

УДК 581.1

## УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ *Sisymbrium lipskyi* К ЦИНКУ И ИХ ФИТОРЕМЕДИАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ

© 2024 г. И. В. Дроздова<sup>a, \*</sup>, И. Б. Калимова<sup>a</sup>, А. И. Беляева<sup>a</sup>, Г. А. Пожванов<sup>a, b, c</sup>,  
Н. В. Алексеева-Попова<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

<sup>b</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

<sup>c</sup>Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: IDrozdova@binran.ru

Поступила в редакцию 16.06.2023 г.

После доработки 10.07.2023 г.

Принята к публикации 10.07.2023 г.

Изучено влияние повышенных концентраций цинка на рост, минеральный состав, содержание хлорофиллов и каротиноидов у северокавказского вида гулявника Липского *Sisymbrium lipskyi* N. Busch. Растения выращивали в песчаной культуре в присутствии 80, 160 и 320 мг Zn/кг субстрата. Показана относительно высокая устойчивость *S. lipskyi* к токсическому действию цинка при дозах 80 и 160 мг/кг, проявляющаяся в отсутствии значимого уменьшения накопления сухой биомассы, достоверных изменений в содержании и соотношении хлорофиллов (*a/b*) и сохранении водного статуса. Существенное ингибирующее воздействие цинка на рост и развитие семян наблюдалось лишь при его концентрации 320 мг/кг субстрата и сопровождалось значимым снижением биомассы и содержания хлорофилла *b*. Обнаружено нарушение баланса минеральных элементов, связанное в значительной степени со снижением транслокации элементов из корней в надземные органы семян. Преимущественное накопление цинка в корневой системе (за исключением варианта 320 мг) характеризует *S. lipskyi* как вид, способный ограничивать поступление цинка в надземные органы, о чем свидетельствуют низкие значения величины фактора транслокации. Эта особенность минерального обмена, наряду с относительно высокой устойчивостью к цинку, позволяет рассматривать *S. lipskyi* как перспективный вид для фитостабилизации почв при средних уровнях загрязнения.

**Ключевые слова:** *Sisymbrium lipskyi*, аккумуляция, минеральные элементы, пигменты, токсичность, устойчивость, фиторемедиация, цинк

DOI: 10.31857/S0015330324010121, EDN: NVHTRS

### ВВЕДЕНИЕ

Повышенные концентрации потенциально токсичных элементов-металлов в почве возникают в районах естественного обогащения подстилающих горных пород или вследствие антропогенной деятельности и могут оказывать токсическое действие на растения. В последние десятилетия из-за роста объемов их добычи, резкого увеличения количества автотранспортных средств, возрастания количества вносимых в почву минеральных удобрений значительно усилилось загрязнение окружающей среды. Металлы занимают особое положение среди других загрязняющих веществ, поскольку имеют способность накапливаться в верхнем горизонте почв и в течение долгого периода остаются доступными для поглощения растениями, тем самым включаясь в процессы миграции по трофическим цепям. Так, баланс Zn в поверхностном

слое почв в различных экосистемах показывает, что атмосферное поступление этого металла превышает его вынос за счет выщелачивания в 2–4 раза [1]. Цинк является одним из наиболее биологически доступных элементов в почве, а с ростом его концентрации отмечается значительное увеличение уровня подвижных соединений металла, в результате чего возрастает опасность загрязнения почв и сопредельных сред [2]. В малых количествах Zn является необходимым для растений элементом минерального питания, т.к. входит в состав ряда ферментов из всех известных групп в качестве интегрального компонента, но в избыточных концентрациях он становится токсичным. Наиболее общими симптомами токсического действия Zn являются замедление роста и развития растений, снижение темпов накопления биомассы, сопровождающиеся хлорозом ассимилирующих органов вследствие на-

рушения абсорбции, транспорта и утилизации необходимых питательных веществ [3].

Чувствительность видов по отношению к избытку Zn неодинакова. В целом, симптомы его токсичности проявляются при достаточно высоком содержании в растении – больше 200 мг/кг [4], по другим данным – больше 300 мг/кг [5]. Растения, способные без ущерба для своей жизнедеятельности аккумулировать в надземной части более 3000 мг Zn/кг сухой массы относят к гипераккумуляторам этого элемента. Больше всего гипераккумуляторов, более 20 видов, найдено среди представителей сем. *Brassicaceae* [6]. Феномен гипераккумуляции привлекает усиленное внимание в связи с перспективностью использования таких видов для фитоэкстракции избытка металлов из почв с их повышенным содержанием. Наряду с изучением видов-гипераккумуляторов во многих странах проводятся исследования фиторемедиационного потенциала обычных видов местной флоры, адаптированных к металлофитным местообитаниям [7, 8]. Многие из этих видов, уступающая гипераккумуляторам по уровню накопления металлов, превосходят их по количеству производимой биомассы и могут быть успешно использованы в природоохранных технологиях, таких как фитостабилизация, фитоэкстракция, а также для целей фитомайнинга [9]. Наиболее эффективные с точки зрения аккумуляционного потенциала металлоустойчивые растения могут использоваться как непосредственно для целей фиторемедиации, так и косвенно: в качестве источников генов для усиления аккумулирующих способностей и устойчивости других видов [10].

В настоящее время для территории Северного Кавказа имеется очень мало данных о видах природной флоры, которые могут быть использованы в области фиторемедиации территорий, загрязненных металлами. Наши предыдущие исследования аккумулирующей способности представителей сем. *Brassicaceae*, произрастающих в этом регионе на почвах, обогащенных потенциально токсичными элементами: Cd, Cu, Co, Ni, Pb и Zn, показали наличие среди них видов, которые могут быть использованы в современной биотехнологии фиторемедиации [11]. Дальнейшее исследование представителей этого семейства позволит пополнить список таких видов. Следует также отметить, что, несмотря на максимальное количество видов-гипераккумуляторов Zn в сем. *Brassicaceae*, сведения о влиянии его высоких концентраций на метаболизм растений этого семейства имеются лишь для ограниченного числа видов [12, 13].

Целью настоящего исследования являлось изучение аккумулирующих способностей и устойчивости по отношению к Zn вида флоры Северного Кавказа *Sisymbrium lipskyi* сем. *Brassicaceae* и оценка его фиторемедиационного потенциала.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Растительный материал.** Объект исследования – гулявник Липского *Sisymbrium lipskyi* N. Busch – двулетнее травянистое растение высотой 30–50 см. Этот вид является субэндемиком Северного Кавказа и произрастает в горных районах с диапазоном высот от 1000 до 3000 м над уровнем моря в условиях умеренного континентального климата. Особенности вида является быстрый рост, хорошая приспособляемость к ксерофитным условиям местообитания, высокая продуктивность биомассы. *S. lipskyi* способен осваивать открытые местообитания, в том числе щебнистые горные склоны, где произрастает на хорошо дренированных примитивных горных почвах [14].

Сбор семян *S. lipskyi* проводили с растений, произрастающих на каменистых россыпях с разреженной травянистой растительностью в долине реки Малка в районе села Хабаз Кабардино-Балкарской Республики, 43°43'59" с. ш. 42°56'00" в. д., средняя высота 1300 м над уровнем моря. Следует отметить, что район сбора находится в пределах Малкинского ультрабазитового массива, сопряженного с рудопроявлениями тяжелых металлов: Fe, Ni и Zn [15].

Семена *S. lipskyi* (0.1 г) высевали в вегетационные сосуды с 1 кг песка, которые в опытных вариантах предварительно поливали раствором сульфата Zn в концентрациях 80, 160 и 320 мг/л в пересчете на металл. Затем песок поливали через сутки дистиллированной водой, а после прорастания семян – разбавленным в два раза питательным раствором Арнона до полной влагоемкости. Растения выращивали в течение двух месяцев в контролируемых условиях при температуре 23°C со световым периодом 14 ч и освещенностью 2730 лк на уровне розеток листьев. В каждом варианте опыта было использовано по шесть вегетационных сосудов. По окончании эксперимента растения разделяли на надземную часть и корни, которые выдерживали 30 мин в растворе хелатора двухвалентных катионов (15 мМ EGTA в буфере 2 мМ TRIS; 4 мМ MES, pH 6.0) для удаления поверхностно адсорбированных солей, затем промывали дистиллированной водой. Одновременно отбирали образцы листьев для анализа на содержание в них фотосинтетических пигментов. Сырую массу органов сеянцев определяли на аналитических весах с точностью до 0.1 мг, а затем фиксировали при 105°C и высушивали при 70°C до постоянного веса, после чего определяли сухую массу. Данные о различиях сырой и сухой массы использовали для расчета содержания воды в органах сеянцев.

Для определения влияния Zn на всхожесть предварительно обработанные 0.1% раствором  $\text{KMnO}_4$  семена (по 100 штук) проращивали в

чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой (контроль) или раствором  $ZnSO_4 \times 7H_2O$  в тех же концентрациях, которые использовали для выращивания опытных растений. Число проросших семян подсчитывали через 7 дней.

**Определение содержания макро- и микроэлементов.** Для измерения содержания макро- и микроэлементов измельченные сухие образцы растений (2 г) озоляли в муфельной печи при  $450^\circ C$  в течение 12 ч. Зола растворяли в 6 мл смеси кислот: 1.5 М HCl и 3.71 М  $HNO_3$  при нагревании, затем фильтровали и доводили объем до 25 мл бидистиллированной водой. Для извлечение подвижных форм Zn из образцов экспериментального песка навеску (3 г) заливали 30 мл 1 N ацетатно-аммонийного буфера с pH 4.8, встряхивали на ротаторе в течение 1 ч и фильтровали. Концентрации элементов в образцах растений и песке определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре фирмы “Кортек” (Россия). При анализе использовали государственные стандартные образцы: ГСО 8065-94, ГСО 7272-96 и ГСО 7325-96.

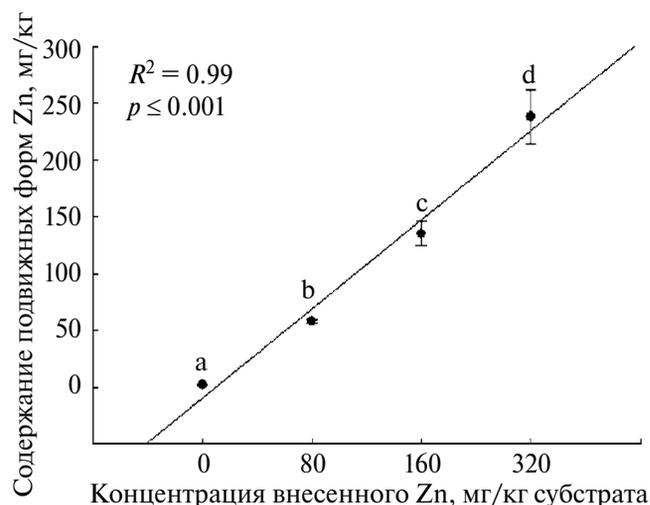
**Определение содержания хлорофиллов и каротиноидов.** Для определения содержания хлорофиллов и каротиноидов отдельно взвешивали третий полностью развитый лист из розетки листьев (0.1–0.15 г) и экстрагировали в 1.8 мл метанола в темноте при  $+5^\circ C$  в течение суток, затем экстракт хранили при  $-20^\circ C$  не более 5 сут до спектрофотометрирования. В двухлучевом сканирующем спектрофотометре УФ-6100 (Эковью, Россия), получив полный спектр поглощения экстракта в диапазоне 400–750 нм, определяли максимумы поглощения хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, затем вычисляли содержание фотосинтетических пигментов по эмпирической формуле Lichtenthaler, Buschmann [16].

**Статистическая обработка данных.** Определение содержания макро- и микроэлементов, а также фотосинтетических пигментов в растениях проводилось в 6 биологических и 2 аналитических повторностях. На основании полученных данных был вычислен фактор транслокации – отношение содержания Zn в надземной части к его содержанию в корнях и коэффициент биологического накопления как отношение концентрации микроэлемента в надземной части к концентрации его подвижных форм в субстрате. Статистическую обработку материалов проводили в программе Statistica 12. Количественные данные представлены как средние значения и их стандартные отклонения. Достоверность различий вариантов опыта по изученным параметрам оценивали по непараметрическому критерию Краскела-Уоллиса при  $P < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Содержание Zn в среде выращивания

Средняя концентрация подвижных форм Zn, оставшихся в субстрате после внесения сульфата Zn, увеличивалась линейно во всем диапазоне изученных концентраций (рис. 1). Из образцов использованного в эксперименте песка 1 N ацетатно-аммонийным буфером было извлечено приблизительно 70–80% от внесенного Zn, что указывает на его высокую подвижность и доступность для растений. Данные об уровнях содержания Zn в субстрате были использованы для расчета величины коэффициента биологического накопления.

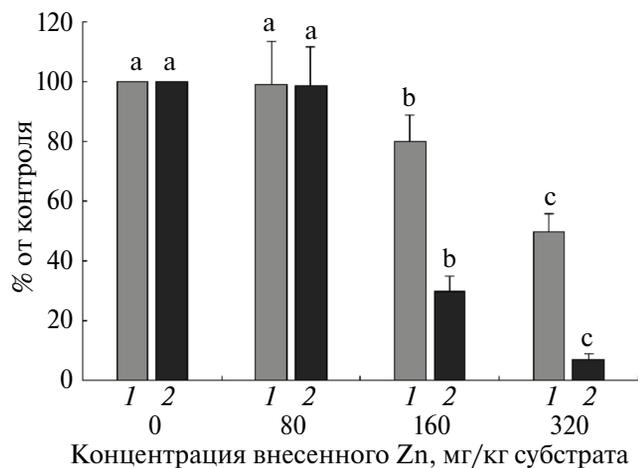


**Рис. 1.** Содержание подвижных форм Zn в субстрате после 2-месячного произрастания семян *Sisymbrium lypskyi*. Разными буквами обозначены значимые различия между вариантами опыта при  $P < 0.05$ .

### Всхожесть и рост

Влияние избытка Zn на прорастание семян *S. lypskyi* проявилось в снижении их всхожести при концентрациях в субстрате 160 и 320 мг на 20 и 50% соответственно по сравнению с контрольными значениями (рис. 2). В этих вариантах отмечена также задержка появления всходов на 3–4 сут по сравнению с контрольным вариантом и вариантом с внесением 80 мг Zn, характеризующимися практически одинаковой всхожестью.

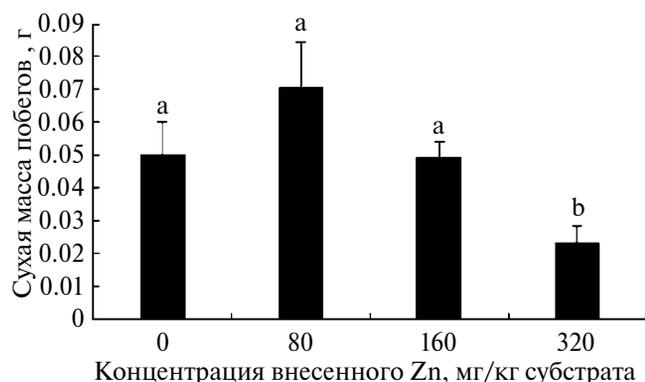
Дальнейшее развитие растений еще в большей степени, чем их всхожесть, зависело от концентрации Zn в субстрате. При минимальной из использованных концентраций Zn 80 мг рост и развитие растений практически не отличались от контрольного варианта. Напротив, в присутствии 160 мг Zn у 70% семян и особенно значительно, у более чем 90%



**Рис. 2.** Влияние Zn на всхожесть (1) и рост (2) семян *Sisymbrium lipskyi*. Обозначения статистической значимости различий приводятся отдельно для показателей всхожести и роста. Разными буквами обозначены значимые различия между вариантами опыта при  $P < 0.05$ .

сеянцев, при 320 мг Zn проявились симптомы его избытка, прежде всего, в визуальном наблюдении резком торможении роста и остановке развития растений в фазе семядольных листьев (рис. 2). У таких недоразвитых растений фиксировали утолщение и потемнение корешка, а также наличие хлорозов на семядольных листьях. Вместе с тем, нормально развитые растения имели в конце эксперимента розетку с 5–7 настоящими листьями без визуальных признаков хлороза.

На момент окончания эксперимента не было обнаружено статистически значимых различий в аккумуляции сухой биомассы одного растения между сеянцами вариантов 80 мг Zn и контрольного (рис. 2). В присутствии 160 мг Zn темпы ее

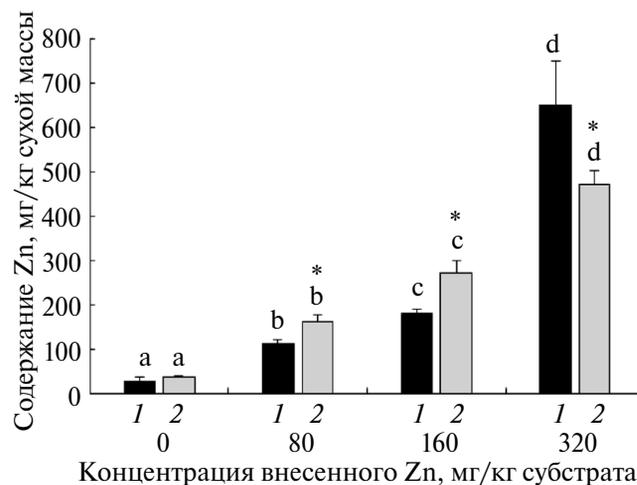


**Рис. 3.** Влияние 2-месячного воздействия Zn на накопление сухой биомассы надземных органов сеянцев *Sisymbrium lipskyi*. Приведены данные для нормально развитых растений. Разными буквами обозначены значимые различия между вариантами опыта при  $P < 0.05$ .

накопления у нормально развитых особей этого варианта также статистически значимо не отличались от контроля, угнетение аккумуляции биомассы у таких растений проявлялось лишь на фоне концентрации 320 мг.

#### Содержание Zn в органах

Данные о содержании Zn в корнях и листьях нормально развитых сеянцев представлены на рис. 3. Они показывают интенсивную аккумуляцию Zn в корнях и надземных органах сеянцев в условиях его избытка. В присутствии Zn в концентрации 80 мг его содержание в листьях сеянцев достигало 114 мг/кг, что превысило уровень элемента в контрольных растениях в 4 раза. При увеличении дозы Zn до 160 мг содержание его в надземных органах *S. lipskyi* продолжало увеличиваться, но в меньшей степени. В дальнейшем при нарастании избытка Zn до 320 мг его содержание в надземной части резко повышалось: в 22 раза по сравнению с контролем у нормально развитых сеянцев и в 57 раз в семядольных листьях недоразвитых сеянцев, в которых оно достигало 1700 мг/кг. Обнаружены различия в накоплении Zn в надземных и подземных органах. Содержание Zn в корнях в контрольном варианте было несколько выше, чем в листьях, однако различия между органами статистически не значимы. В то же время, в вариантах опыта с концентрацией Zn в субстрате 80 и 160 мг его содержание в корнях было статистически зна-



**Рис. 4.** Содержание Zn в корнях (1) и листьях (2) сеянцев *Sisymbrium lipskyi* после 2-месячного произрастания при разных уровнях Zn в субстрате. Обозначения статистической значимости различий приводятся отдельно для корней и листьев. Звездочкой обозначены статистически значимые различия между корнями и листьями для каждого из вариантов опыта. Приведены данные для нормально развитых растений. Разными буквами обозначены значимые различия между вариантами опыта при  $P < 0.05$ .

чимо выше, чем в листьях. Следует отметить, что в отличие от надземных органов, в корнях уровень Zn возрастал более равномерно по сравнению с надземными органами во всем диапазоне концентраций (рис. 3).

#### Накопление и распределение минеральных элементов

Результаты опыта показывали, что во всех вариантах содержание макроэлементов Ca и Mg в листьях было на порядок выше, чем в корнях (табл. 1). Разница в содержании K менее существенная: в 2–3 раза. В то же время в корнях *S. lipskyi* аккумулировалось в 2–6 раз больше Cu, чем в листьях. Но наибольшие различия по уровню содержания микроэлементов между корневой системой и надземной частью были обнаружены для Fe, уровень которого в корнях был в 3–13 раз выше, чем в надземной части. Следует отметить, что при выращивании в песчаной культуре растения *S. lipskyi* сохраняли присущий им в природных условиях ярко выраженный кальциотрофный тип минерального обмена, аккумулируя в листьях в 4–5 раз больше Ca, чем K.

В интервале концентраций Zn 0–160 мг не обнаружено значимых изменений в содержании K и Ca в корнях и надземной части нормально

развитых растений (табл. 1). Под действием дозы Zn 320 мг в корнях таких растений возрастало накопление Ca и значимо снижалось в их листьях. Наиболее существенно, в 2 раза по сравнению с соответствующими контрольными значениями, было снижено содержание Ca и K в семядольных листьях недоразвитых сеянцев. Следует отметить, что в листьях нормально развитых растений в этом варианте опыта содержание K, напротив, было выше контрольного значения. На фоне концентраций Zn 80 и 160 мг отмечено статистически значимое снижение уровня Mg в листьях сеянцев по сравнению с растениями в контрольном варианте.

В корнях растений, выращенных при дозе Zn 160 мг, наблюдали резкое увеличение накопления Fe, концентрация которого возросла в 4.4 раза по сравнению с контрольными растениями. При нарастании избытка Zn в субстрате до 320 мг содержание Fe в корнях продолжало расти, хотя и в меньшей степени. В то же время, в листьях сеянцев его накопление при этих дозах Zn было снижено по сравнению с контролем на 37 и 24% соответственно. Минимальное содержание Fe (падение на 43% от контроля) отмечалось в семядольных листьях недоразвитых особей. Под влиянием избытка Zn происходило изменение и в уровне накопления Mn и

**Таблица 1.** Содержание макро- и микроэлементов в органах сеянцев *Sisymbrium lipskyi*, произраставших в течение двух месяцев в песчаной культуре при разном уровне Zn в субстрате

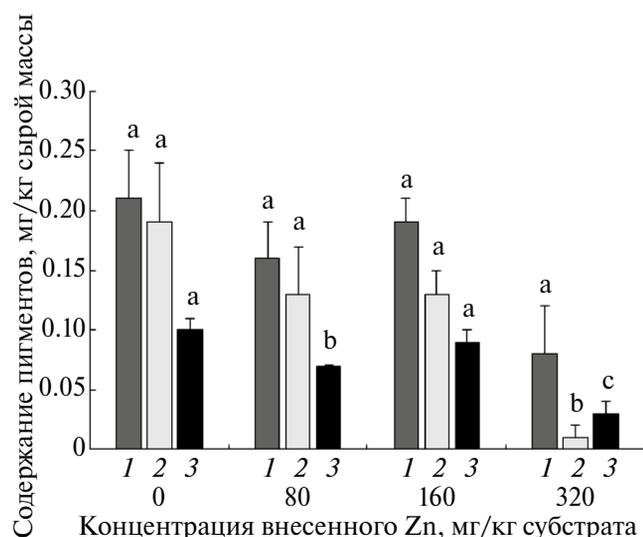
Вариант опыта	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Cu
	%			мг/кг сухой массы		
<b>Корни</b>						
Контроль	1.14 ± 0.07 <sup>b</sup>	1.22 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.01 ± 0.001 <sup>a</sup>	642 ± 8.95 <sup>a</sup>	8.85 ± 0.71 <sup>a</sup>	14.6 ± 0.67 <sup>a</sup>
Zn 80 мг/кг	1.27 ± 0.01 <sup>ab</sup>	1.21 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.01 ± 0.001 <sup>a</sup>	626 ± 19.0 <sup>a</sup>	34.8 ± 2.79 <sup>b*</sup>	19.7 ± 0.83 <sup>b</sup>
Zn 160 мг/кг	1.33 ± 0.09 <sup>ab</sup>	2.01 ± 0.31 <sup>b</sup>	0.03 ± 0.004 <sup>b</sup>	1360 ± 12.2 <sup>b</sup>	31.1 ± 3.63 <sup>b*</sup>	17.2 ± 0.72 <sup>c</sup>
Zn 320 мг/кг	2.14 ± 0.01 <sup>c</sup>	1.60 ± 0.01 <sup>b</sup>	0.01 ± 0.002 <sup>a</sup>	1890 ± 58.1 <sup>c</sup>	121 ± 15.7 <sup>c</sup>	20.4 ± 0.15 <sup>b</sup>
<b>Листья</b>						
Контроль	3.03 ± 0.02 <sup>a</sup>	12.9 ± 0.14 <sup>a</sup>	0.61 ± 0.03 <sup>a</sup>	186 ± 20.4 <sup>a</sup>	41.1 ± 2.72 <sup>a</sup>	8.19 ± 0.09 <sup>a</sup>
Zn 80 мг/кг	3.02 ± 0.06 <sup>a</sup>	14.2 ± 0.31 <sup>b</sup>	0.48 ± 0.04 <sup>b</sup>	189 ± 11.9 <sup>a</sup>	25.8 ± 2.09 <sup>b</sup>	8.08 ± 0.25 <sup>a</sup>
Zn 160 мг/кг	3.42 ± 0.14 <sup>a</sup>	12.7 ± 0.24 <sup>a</sup>	0.47 ± 0.03 <sup>b</sup>	118 ± 22.8 <sup>b</sup>	26.6 ± 2.44 <sup>b</sup>	8.36 ± 0.26 <sup>a</sup>
Zn 320 мг/кг	<u>3.69 ± 0.27<sup>b</sup></u> 1.60 ± 0.34 <sup>c</sup>	<u>10.4 ± 0.53<sup>c</sup></u> 6.28 ± 0.27 <sup>d</sup>	<u>0.54 ± 0.04<sup>ab</sup></u> 0.51 ± 0.05 <sup>ab</sup>	<u>123 ± 14.2<sup>b</sup></u> 106 ± 17.5 <sup>c</sup>	<u>28.2 ± 4.55<sup>b</sup></u> 37.1 ± 9.33 <sup>b</sup>	<u>10.2 ± 0.21<sup>b</sup></u> 6.80 ± 2.17 <sup>c</sup>

Примечание: представлены среднеарифметические величины и стандартное отклонение,  $n = 6$ . Разными буквами обозначены значимые различия между вариантами опыта ( $P < 0.05$ ). Звездочкой обозначены статистически незначимые различия между корнями и листьями для каждого из вариантов опыта. Для варианта Zn 320 мг/кг над чертой приведены данные для нормально развитых растений, под чертой – для недоразвитых растений.

Cu: содержание этих элементов в корнях также увеличивалось. Так, при воздействии 80 мг Zn содержание Mn в корнях возрастало в 4 раза, а 320 мг Zn – в 14 раз. В последнем варианте нельзя исключить, что увеличение содержания металла не явилось также следствием угнетения роста (эффект концентрирования). В отличие от корневой системы, рост содержания Zn в среде сопровождался падением уровня Mn в листьях сеянцев опытных вариантов на 30–40% по сравнению с его содержанием в контрольных растениях.

#### Содержание фотосинтетических пигментов

Количественная оценка фотосинтетических пигментов в листьях нормально развитых растений, выросших на среде с избытком Zn, выявила отсутствие значимых различий в содержании как хлорофилла *a*, так и хлорофилла *b* при концентрациях 80 и 160 мг Zn/кг субстрата по сравнению с соответствующими контрольными значениями (рис. 4). В то же время при дозе Zn 80 мг отмечено уменьшение уровня содержания каротиноидов на 30%. Максимальное негативное действие ZnSO<sub>4</sub> на содержание пигментов проявилось при дозе Zn 320 мг. Цинк в этой концентрации очень сильно – на 90% снижал содержание хлорофилла *b*, и существенно, на 64% – уровень каротиноидов (рис. 4).



**Рис. 5.** Влияние 2-месячного воздействия Zn на содержание хлорофилла *a* (1), хлорофилла *b* (2) и каротиноидов (3) в листьях сеянцев *Sisymbrium lipskyi*. Обозначения статистической значимости различий приводятся отдельно для хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов. Приведены данные для нормально развитых растений. Разными буквами обозначены значимые различия между вариантами опыта при  $P < 0.05$ .

## ОБСУЖДЕНИЕ

В экспериментах с дикорастущими и культурными видами растений показано, что под влиянием избытка Zn в среде уменьшается всхожесть семян и энергия их прорастания [17]. С другой стороны, имеются данные о том, что прорастание семян устойчиво к воздействию его повышенных концентраций в субстрате [18]. Показано, что избыток Zn не препятствовал значительному прорастанию семян у *Coriandrum sativum* L. и *Medicago sativa* L., хотя и заметно подавлял рост корней проростков [19, 20]. Устойчивость начальных этапов прорастания семян к стрессу, вызванному влиянием высоких концентраций металлов, связана с низкой проницаемостью для них семенной кожуры большинства видов, вследствие чего период от начала набухания семени до ее прорыва кончиком корня наименее подвержен их токсическому действию. После образования первичного корня зародыш начинает получать питательные вещества из окружающей среды, что в условиях нашего эксперимента обусловило интенсивное поступление в растение Zn в повышенных концентрациях, повлекшее, в свою очередь, ингибирование роста части растений при его дозах 160 и 320 мг. Этот процесс может быть результатом как ингибирования митотической активности [17], так и нарушения растяжения клеток из-за снижения эластичности клеточных стенок или снижение их тургора [21].

Однако даже в варианте с максимальной концентрацией Zn 320 мг наряду с недоразвитыми особями имелись растения, которые переходили к следующей фазе онтогенетического цикла, хотя при этом и наблюдалось ингибирование накопления их биомассы (рис. 3). Столь существенные различия в росте и развитии растений, которые мы наблюдали в нашем эксперименте, свидетельствуют о внутривидовой дифференциации *S. lipskyi* по степени устойчивости к Zn, особенно ярко проявившейся при его максимальной концентрации. Ранее проведенные исследования устойчивости дикорастущих видов растений из районов обогащения почв Zn показали у ряда из них значительную внутривидовую неоднородность металлоустойчивости [22].

Известно, что уменьшение продуктивности является наиболее общей реакцией растений на воздействие избытка металлов в субстрате, поэтому накопление биомассы может выступать в качестве индикатора устойчивости к этому воздействию [3]. Растения *S. lipskyi* показали высокую устойчивость к Zn по этому показателю, о чем свидетельствует отсутствие статистически значимых различий в накоплении биомассы одного растения при дозе Zn 80 и 160 мг (рис. 2). Избыток Zn в субстрате не вызывал также сни-

жения оводненности листьев *S. lipskyi*. Причем этот показатель не отличался от контрольного даже у семядольных листьев недоразвитых растений и для всех вариантов опыта был достаточно высоким 89–91%. Предположительно, *S. lipskyi* как растение, приспособленное к ксерофитным условиям обитания, может быть адаптировано к факторам, влияющим на водный режим. Известно также, что в присутствии повышенных концентраций металлов оводненность клеток и тканей уменьшается в гораздо меньшей степени, чем остальные показатели водного режима растений, что связано главным образом с увеличением устьичного сопротивления и/или снижением транспирации [23].

Установлено, что при оптимальных содержаниях Zn в среде чаще наблюдается акропетальный характер его распределения, но при избыточных концентрациях – базипетальный [1]. Это соответствует результатам нашего исследования, согласно которым на фоне повышенных содержаний Zn (80 и 160 мг) уровень его аккумуляции в корнях возрастал в большей степени, чем в листьях. Вместе с тем увеличение содержания Zn в субстрате приводило не только к усилению его поступления в корневую систему, но и увеличению накопления Zn в надземных органах сеянцев (рис. 3). При этом степень изменений в содержании элемента в надземной части при разном интервале концентраций неодинакова. Так, если в интервале 80–160 мг Zn его содержание в листьях увеличивается в 1.6 раза, то при переходе от 160 к 320 мг – в 3.6 раза. Подобное явление наблюдалось у другого вида сем. *Brassicaceae* *Lepidium ruderale*, в побегах которого накопление Zn практически не менялось в интервале концентраций 20–40 мМ, в то время как при 40–80 мМ оно возрастало почти в 2 раза [12]. По нашим данным, при градиенте концентраций 0–160 мг Zn в среде у *S. lipskyi* возрастает значение корней как органов, выполняющих барьерную функцию при передвижении Zn в надземные органы, что обеспечивает повышенную толерантность растений к избытку металла [1]. Однако при дозе Zn 320 мг характер его распределения в органах сеянцев изменился, и доля Zn, поступившего в надземную часть, относительно его содержания в целом растении повысилась с 40 до 60%. По-видимому, доза Zn 320 мг оказалась токсичной для *S. lipskyi*, что проявилось в нарушении физиологических механизмов контроля передвижения Zn в растении. Полученные нами данные подтвердили также вывод, сделанный при изучении действия металла на 14-дневные сеянцы ячменя, о возрастании скорости поглощения Zn в условиях, когда общее его содержание в почве превышает некоторую пороговую величину в области 200–300 мг/кг [24]. Следует отметить, что в этом же интервале содержаний в

нашем эксперименте начинают проявляться негативные биологические эффекты токсического действия избытка Zn, регистрируемые по изменению показателей накопления сухой биомассы (рис. 2).

Избыток Zn в среде оказал влияние и на накопление физиологически необходимых макро- и микроэлементов в органах сеянцев. Наиболее выраженный ингибирующий эффект на фоне повышенных доз Zn обнаружен в отношении накопления Mg в листьях сеянцев, аккумуляция которого в них значимо снижалась в интервале концентраций 0–160 мг Zn/кг субстрата (табл. 1). Известно, что благодаря сходному ионному радиусу Zn может заменить Mg, ингибируя тем самым накопление хлорофилла [25]. Меньшее влияние оказал избыток Zn на содержание Ca и K в листьях. Причем реакция была разнонаправленной: концентрация Ca при дозе Zn 320 мг уменьшалась, а содержание K увеличивалось. Возрастание уровня этого макроэлемента при действии избытка Zn наблюдали в мезофилле листа, а также ксилеме и флоэме у *Zygophyllum fabago* [26]. При этом было высказано предположение, что транспорт K к надземным органам у растений, испытывающих стресс от избытка Zn, может способствовать улучшению фотосинтеза и установлению трансмембранного градиента pH, необходимого для синтеза АТФ.

При повышенных дозах Zn одновременно происходило увеличение накопления Fe в корнях и снижение его концентрации в надземной части по сравнению с контролем (табл. 1). Это, по-видимому, явилось следствием нарушения передвижения металла из корневой системы в надземные органы. Антагонистические взаимоотношения между Fe и Zn, усиливающиеся при повышенных концентрациях последнего в среде, подтверждаются результатами многих исследований [1]. В частности, избыток Zn задерживал передвижение Fe в надземную часть, не снижая его поглощения, у *Phlomis tuberosa* [27]. Увеличение концентрации Fe в корнях и торможение его транспорта под влиянием токсических доз Zn показано также в опытах с водной культурой *Pinus sylvestris* [28]. Согласно литературным данным, вызванное избытком Zn снижение концентрации Fe в побегах обусловлено конкуренцией в процессах хелатирования, обеспечивающих транслокацию обоих элементов из корней в надземные органы [29]. Так, оба металла как в ксилеме, так и во флоэме хелатируются одними и теми же хелаторами – никотианамином и цитратом. Следовательно, конкуренция между Zn и Fe за хелатирование может привести к Zn-индуцированному снижению содержания Fe в побегах, что было показано, например, для *Arabidopsis halleri* и *Glycine max* [30, 31].

По-видимому, дефицит Fe явился одной из причин развития визуально наблюдаемых симптомов хлороза семядольных листьев недоразвитых особей *S. lipskyi*, в которых был отмечен наиболее низкий уровень элемента (табл. 1). Следует отметить, что на фоне избыточного поступления Zn аккумуляция его больших количеств в надземных органах нарушала нормальное соотношение Zn с другими металлами, свойственное *S. lipskyi*. Резко упало, например, отношение Fe к Zn. Так, при исследованных концентрациях Zn в среде оно уменьшилось в 4–29 раз. Это может вызвать расстройство и дезорганизацию различных физиологических функций. Таким образом, можно предположить, что при избытке Zn в среде изменение элементного состава растений обусловлено не только его конкурентным влиянием на поглощение других металлов, что было описано ранее [1], но и изменением течения метаболических реакций в растении в результате накопления Zn в токсических концентрациях.

Обращает на себя внимание тот факт, что в контрольном варианте концентрация Mn в листьях была выше, чем в корнях в 4.6 раза. При выращивании растений на субстратах, содержащих повышенные дозы Zn, концентрация Mn в корнях резко увеличивалась, что сопровождалось статистически значимым падением уровня этого элемента в надземной части *S. lipskyi* (табл. 1). Аналогичные закономерности взаимодействия этих элементов были показаны и для других видов растений [32]. В то же время обнаружено, что у некоторых видов, например *Saccharum* spp., усиление аккумуляции Mn в корнях в условиях избытка Zn в среде не сопровождалось ингибированием его накопления в надземной части [33]. По нашим данным, испытанные концентрации Zn вызывали также увеличение уровня Cu в корнях сеянцев, способствуя ее поглощению (табл. 1). Подобное явление наблюдали в опытах с растениями *Phlomis tuberosa*, экспонировавшимися на растворах с повышенным содержанием Zn [27]. Значительное синергетическое действие Zn в условиях его избытка на поглощение Cu было установлено также для корневой системы *Triticum aestivum* [34].

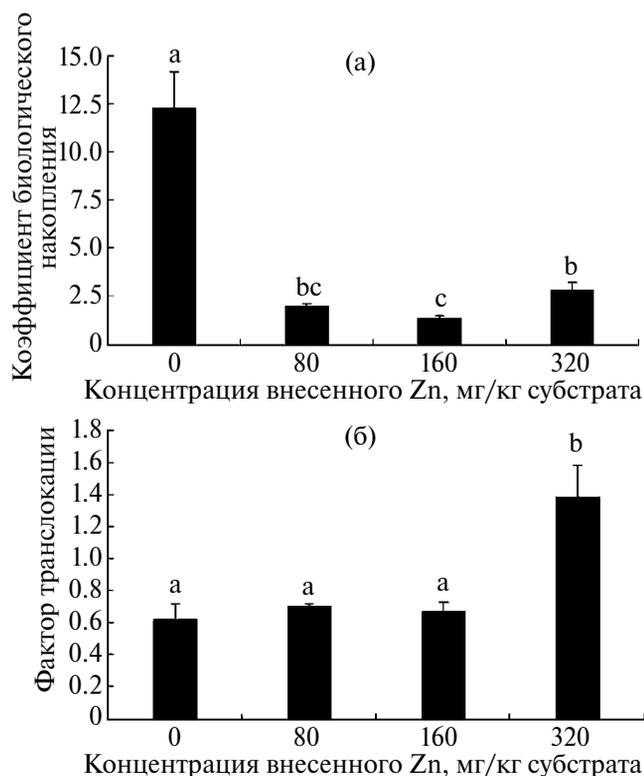
Нарушение минерального питания и, прежде всего, поступления и распределения Fe, Mn и Mg, является, по-видимому, основной причиной токсического влияния избытка Zn на процесс фотосинтеза [32]. Так, у многолетнего злака *Polypogon monspeliensis* было описано влияние Zn на процесс фотоокисления воды из-за замены марганца в Mn-содержащем комплексе ФС II, что препятствовало переносу электронов наряду с выделением O<sub>2</sub> [35]. Цинк, замещая Mg<sup>2+</sup> в Рубиско, снижал ассимиляцию CO<sub>2</sub> у кустарника *Limoniastrum monopetalum* и тем самым вызывал снижение интенсивности фотосинтеза [36].

Обусловленное избытком Zn ингибирование фотосинтетического аппарата, может быть непосредственно связано и с изменениями в содержании пигментов. По литературным данным, в листьях *Sinapis alba* под влиянием Zn в дозе 100 мг/кг субстрата концентрация хлорофилла *a* и каротиноидов снижалась на 30%, а хлорофилла *b* на 50% по сравнению с контрольными значениями [13]. Как показали результаты нашего исследования, в интервале концентраций Zn 0–160 мг не наблюдалось статистически значимых изменений в содержании хлорофиллов в листьях *S. lipskyi* (рис. 4). В этих пределах незначительно изменялось и соотношение хлорофиллов *a/b* (1.43–1.67), а также отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам (3.73–3.96). Отсутствие значимых количественных изменений в содержании хлорофиллов при концентрациях Zn в субстрате 80 и 160 мг указывает на устойчивость к ним фотосинтетического аппарата *S. lipskyi*. Негативное влияние на него проявилось только при наивысшей из использованных концентраций 320 мг (рис. 4). При этом наиболее значительно (в 6.5 раз) снижалось среднее содержание хлорофилла *b*, а соотношение *a/b* возрастало в 3.5 раза по сравнению с контролем. Увеличение концентрации Zn в корнеобитаемой среде приводило к снижению содержания хлорофиллов и каротиноидов у целого ряда растений. Например, на фоне высокой концентрации Zn отмечено уменьшение содержания хлорофилла *b* и последующее увеличение отношения хлорофиллов *a/b* в листьях *Miscanthus × giganteus*, что указывает на более высокую чувствительность хлорофилла *b* к стрессу, вызванному избытком Zn, по сравнению с хлорофиллом *a* и каротиноидами [37]. Вместе с тем более устойчивые к Zn виды, например *Sinapis alba*, отличались отсутствием каких-либо значимых изменений в концентрации пигментов, что обеспечивало успешную работу фотосинтетического аппарата растений в условиях их выращивания в песчаной культуре при концентрациях Zn от 1 до 5 мМ [38].

В оценке фиторемедиационного потенциала вида ключевая роль принадлежит таким показателям как фактор транслокации и коэффициент биологического накопления. По величине первого оценивается эффективность транспорта элементов из подземных органов в надземные. Второй характеризует поглощательную способность растений. Эти показатели зависят от ряда причин, в том числе от природы элемента, видовой стратегии растения по отношению к данному элементу, концентрации его в питательной среде. Растения, характеризующиеся величинами коэффициента биологического накопления и фактора транслокации выше 1, могут быть использованы в целях фитоэкстракции металлов из загрязненных почв, а имеющие коэф-

коэффициент биологического накопления выше 1 наряду с показателем фактора транслокации ниже 1 — пригодны для фитостабилизации почв, загрязненных металлами [6]. По нашим данным коэффициент биологического накопления Zn в растениях *S. lipskyi* во всех вариантах опыта превышал 1 (рис. 6). При этом его значение снижалось от 12.3 (контроль) до 1.34 (160 мг Zn) и увеличивалось в 2 раза при дозе 320 мг. В диапазоне концентраций Zn 0–160 мг величина фактора транслокации была ниже 1 (рис. 6). Она уменьшалась от 0.78 до 0.67 с ростом дозы Zn в среде и лишь на фоне 320 мг Zn возрастала до 1.38. Достаточно низкие значения фактора транслокации свидетельствуют об ограниченном перемещении Zn из корней в листья сеянцев. На этом основании можно утверждать, что *S. lipskyi* представляет собой вид растений исключателей, у которых металлы накапливаются, в большей степени, в корнях. Такие растения можно рассматривать как перспективные для целей фитостабилизации почв, загрязненных потенциально токсичными элементами.

Таким образом, в настоящей работе выявлены особенности аккумуляции Zn и его влияния



**Рис. 6.** Отношение содержания Zn в листьях сеянцев *Sisymbrium lipskyi* к его содержанию в субстрате (коэффициент биологического накопления) (а) и отношение содержания Zn в листьях к его содержанию в корнях (фактор транслокации) (б) после 2-месячного произрастания при разных уровнях Zn в субстрате. Разными буквами обозначены значимые различия между вариантами опыта при  $P < 0.05$ .

на накопление биомассы, содержание хлорофиллов, каротиноидов и минеральный состав северокавказского вида гулявника Липского *S. lipskyi*. В целом, полученные данные позволяют сделать вывод об относительно высокой устойчивости данного вида к повышенным концентрациям Zn. В интервале концентраций от 0 до 160 мг Zn/ кг субстрата не было отмечено статистически значимого снижения аккумуляции сухой биомассы и содержания хлорофиллов в листьях нормально развитых сеянцев *S. lipskyi*. Во всем диапазоне изученных концентраций Zn не обнаружено нарушение водного статуса надземных органов сеянцев. Следует отметить, что концентрация 160 мг/Zn характеризует средний уровень загрязнения, в 7 раз превышающий показатель предельно допустимой концентрации подвижных форм Zn в почве [39].

Однако доза 320 мг Zn оказалась токсичной для *S. lipskyi*. В присутствии элемента в этой концентрации было обнаружено прекращение ростовых процессов у более чем 90% сеянцев, ингибировалось накопление биомассы и содержания хлорофилла *b*, а также каротиноидов в ассимилирующих органах, происходило нарушение физиологических механизмов контроля поступления Zn в растение.

Изучение минерального состава *S. lipskyi* в условиях высоких концентраций Zn выявило однонаправленность изменений в содержании Fe и Mn: избыток Zn способствовал аккумуляции этих элементов в корнях и тормозил их поступление в надземные органы. На фоне повышенных концентраций Zn в среде уменьшалось содержание Mg в листьях сеянцев. Снижение накопления Mg, Fe и Mn в надземных органах сеянцев, подвергшихся стрессу из-за избытка Zn в субстрате, было следствием ингибирования механизмов активного транспорта данных элементов. Вместе с тем, нарушение минерального питания при концентрациях Zn 80 и 160 мг в субстрате не вызвало значимых количественных изменений в содержании пигментов, что указывает на устойчивость к ним фотосинтетического аппарата *S. lipskyi* и подтверждается отсутствием визуальных проявлений хлороза на листьях нормально развитых сеянцев. Значения фактора транслокации Zn во всех вариантах опыта, за исключением варианта 320 мг Zn/ кг субстрата, были меньше 1. В соответствии с относительно низкими значениями этого показателя можно утверждать, что *S. lipskyi* представляет собой вид растений, способных ограничивать поступление потенциально токсичных элементов в надземные органы и аккумулировать более высокое их количество в корнях. Эта особенность минерального обмена, наряду с относительно высокой устойчивостью к Zn, позволяет рассматривать *S. lipskyi*

как перспективный вид для фитостабилизации почв при средних уровнях загрязнения. Принимая во внимание тот факт, что *S. lipskyi* хорошо адаптирован к ксерофитным условиям местообитания, его способность произрастать с большим обилием на горных примитивных почвах, данный вид можно рекомендовать для рекультивации отвалов горнодобывающей промышленности, восстановления растительности в районах геологоразведки и т. п.

Авторы выражают искреннюю благодарность д.б.н. В.И. Дорофееву за консультации по вопросам флористики и помощь в сборе материала для исследования.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук (плановые темы № 121032500047-1 и № 1021071912881-5-1.6.11).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kabata-Pendias A., Pendias H. Trace elements in soils and plants. Boca Raton: CRC Press LLC, 2001. 432 p.
2. Плеханова И.О., Бамбушева В.А. Экстракционные методы изучения состояния тяжелых металлов в почвах и их сравнительная оценка // Почвоведение. 2010. Т. 9. С. 1081.
3. Marschner H. Marschner's Mineral nutrition of higher plants. London: Elsevier Ltd., 2012. 651 p.
4. Bonnet M., Camares O., Veisseire P. Effect of Zinc and influence of *Acremonium lolli* on growth parameters, chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activity of ryegrass // J. Exp. Bot. 2000. V. 51. P. 945. <http://doi.org/10.1093/jxb/51.346.945>
5. Broadley M.R., White P.J., Hammond J.P., Zelko I., Lux A. Zinc in plants // New Phytol. 2007. V. 173. P. 677. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01996.x>
6. Reeves R.D., Baker A.J.M., Jaffré T., Erskine P.D., Echevarria G., Van Der Ent A. A global database for plants that hyperaccumulate metal and metalloid trace elements // New Phytol. 2017. V. 218. P. 407. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.14907>
7. McIntyre T. PhytoRem: A Global CD-ROM database of aquatic and terrestrial plants that sequester, accumulate, or hyperaccumulate heavy metals. Hull, Quebec: Environment Canada, 2001.
8. Azizi M., Faz A., Zornoza R., Martinez-Martinez S., Acosta J.A. Phytoremediation potential of native plant species in mine soils polluted by metal(loid)s and rare earth elements // Plants. 2023. V. 12. P. 1219. <http://doi.org/10.3390/plants12061219>
9. Whiting S.N., Reeves R.D., Richards D., Johnson M.S., Cooke J.A., Malaisse F., Paton A., Smith J.A.C., Angle J.S., Chaney R.L., Ginocchio R., Jaffré T., Johns R., McIntyre T., Purvis O. et al. Research priorities for conservation of metallophyte biodiversity and their potential for restoration and site remediation // Restor. Ecol. 2004. V. 12. P. 106. <https://doi.org/10.1111/j.1061-2971.2004.00367.x>
10. Pollard A.J., Powell K.D., Harper F.A., Smith J.A.C. The genetic basis of metal hyperaccumulation in plants // Crit. Rev. Plant Sci. 2002. V. 21. P. 539. <https://doi.org/10.1080/0735-260291044359>
11. Drozdova I., Alekseeva-Popova N., Kalimova I., Bech J., Roca N. Research of reclamation of polluted mine soils by native metallophytes: some cases // Geochemistry: Exploration, Environment, Analysis. 2019. V. 19. P. 164. <https://doi.org/10.1144/geochem2018-037>
12. Kozhevnikova A.D., Erlikh N.T., Zhukovskaya N.V., Obroucheva N.V., Ivanov V.B., Belinskaya A.A., Khutoryanskaya M.Y., Seregin I.V. Nickel and zinc effects, accumulation and distribution in ruderal plants *Lepidium ruderales* and *Capsella bursa-pastoris* // Acta Physiol. Plant. 2014. V. 36. P. 3291. <http://doi.org/10.1007/s11738-014-1697-3>
13. Repkina N., Nilova I., Kaznina N. Effect of zinc excess in substrate on physiological responses of *Sinapis alba* L. // Plants. 2023. V. 12. P. 211. <https://doi.org/10.3390/plants12010211>
14. Дорофеев В.И. Brassicaceae Burnett, nom. cons., nom. alt. (Cruciferae Juss., nom. cons.). Конспект флоры Кавказа / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. С. 371.
15. Потаненко Ю.Я. Геология Карачаево-Черкесии. Карачаевск: Карачаево-Черкесский государственный университет. 2004. 154 с.
16. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy // Current protocols in food analytical chemistry. 2001. P. F4.2. <http://doi.org/10.1002/0471142913.faf0403s01>
17. Mahmoudi H., Salah I.B., Zaouali W., Zorrig W., Smaoui A., Ali T., Gruber M., Ouerghi Z., Hosni K. Impact of zinc excess on germination, growth parameters and oxidative stress of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2021. V. 106. P. 899. <http://doi.org/10.1007/s00128-021-03188-6>
18. Kholodova V.P., Volkov K.S., Kuznetsov V.I. Adaptation of the common ice plant to high copper and zinc concentrations and their potential using for phytoremediation // Russ. J. Plant Physiol. 2005. V. 52. P. 748. <http://doi.org/10.1007/s11183-005-0111-9>
19. Marichali A., Dallali S., Ouerghemmi S., Sebeia H., Hosni K. Germination, morpho-physiological and biochemical responses of coriander (*Coriandrum sativum* L.) to zinc excess // Ind. Crops Prod. 2014. V. 55. P. 248. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2014.02.033>

20. *Yahaghi Z., Shirvani M., Nourbakhsh F., Pueyo J.J.* Uptake and effects of lead and zinc on alfalfa (*Medicago sativa* L.) seed germination and seedling growth: Role of plant growth promoting bacteria // *South African Journal of Botany*. 2019. V. 124. P. 573. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.01.006>
21. *Liščáková P., Namaz A., Molnárová M.* Reciprocal effects of copper and zinc in plants // *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 2022. V. 19. P. 9297. <http://doi.org/10.1007/s13762-021-03854-6>
22. *Алексеева-Попова Н.В., Моченят К.И.* Внутрипопуляционные различия реакции *Salvia stepposa* на избыток цинка в среде // Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов / Под ред. Н.В. Алексеевой-Поповой. Ленинград: Лениздат, 1991. С. 47.
23. *Тумов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В.* Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2014. 194 с.
24. *Лаврентьева Г.В.* Поведение тяжелых металлов Co, Cu, Zn, Cd и радионуклидов <sup>60</sup>Co, <sup>65</sup>Zn в системе твердая фаза почв – почвенный раствор – растение. Дис. ... канд. биол. наук. Обнинск. 2008. 148 с.
25. *Tripathy B.C., Pattanayak G.* Chlorophyll biosynthesis in higher plants // *Photosynthesis* / Eds. J.J. Eaton-Rye et al. Springer. 2012. P. 63. [http://doi.org/10.1007/978-94-007-1579-0\\_3](http://doi.org/10.1007/978-94-007-1579-0_3)
26. *Lefèvre I., Vogel-Mikuš K., Jeromel L., Vavpetič P., Planchon S., Arčon I., T. Van Elteren J., Lepoint G., Gobert S., Renaut J., Pelicon P., Lutts S.* Differential cadmium and zinc distribution in relation to their physiological impact in the leaves of the accumulating *Zygophyllum fabago* L. // *Plant, Cell Environ.* 2014. V. 37. P. 1299. <http://doi.org/10.1111/pce.12234>
27. *Давыдова В.Н., Моченят К.И.* Накопление и распределение металлов у *Phlomis tuberosa* при избытке цинка в среде // Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов / Под ред. Н.В. Алексеевой-Поповой. Ленинград: Лениздат. 1991. С. 80.
28. *Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Марченко С.И., Иванов В.П.* Анализ ростовых процессов *Pinus sylvestris* L. на ранних стадиях онтогенеза в условиях хронического действия цинка // *Лесной журнал*. 2011. Т. 2. С. 12.
29. *Glińska S., Gapińska M., Michlewska S., Skiba E., Kubicki J.* Analysis of *Triticum aestivum* seedling response to the excess of zinc // *Protoplasma*. 2016. V. 253. P. 367. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0816-3>
30. *Cornu J.-Y., Deinlein U., Horeth S., Braun M., Schmidt H., Weber M., Persson D.P., Husted S., Schjoerring J.K., Clemens S.* Contrasting effects of nicotianamine synthase knockdown on zinc and nickel tolerance and accumulation in the zinc/cadmium hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* // *New Phytol.* 2015. V. 206. P. 738. <https://doi.org/10.1111/nph.13237>
31. *Ibiang Y.B., Mitsumoto H., Kazunori S.* Bradyrhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi modulate manganese, iron, phosphorus, and polyphenols in Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under excess zinc // *Environ. Exp. Bot.* 2017. V. 137. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.01.011>
32. *Kaur H., Garg N.* Zinc toxicity in plants: a review // *Planta*. 2021. V. 253. P. 129. <http://doi.org/10.1007/s00425-021-03642-z>
33. *Jain A., Srivastava S., Solomon S., Shrivastava A.K.* Impact of excess zinc on growth parameters, cell division, nutrient accumulation, photosynthetic pigments and oxidative stress of sugarcane (*Saccharum* spp.) // *Acta Physiol. Plant.* 2010. V. 32. P. 979. <http://doi.org/10.1007/s11738-010-0487-9>
34. *Tani F.H., Barrington S.* Zinc and copper uptake by plants under two transpiration rates. Part II. Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* L.) // *Environmental Pollution*. 2005. V. 138. P. 548. <http://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.06.004>
35. *Ouni Y., Mateos-Naranjo E., Abdelly C., Lakhdar R.* Interactive effect of salinity and zinc stress on growth and photosynthetic responses of the perennial grass, *Polypogon monspeliensis* // *Ecological Engineering*. 2016. V. 95. P. 171. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.06.067>
36. *Cambrollé J., Mancilla-Leytón J.M., Muñoz-Vallés S., Luque T., Figueroa M.E.* Zinc tolerance and accumulation in the salt-marsh shrub *Halimione portulacoides* // *Chemosphere*. 2012. V. 86. P. 867. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.10.039>
37. *Andrejić G., Gajić G., Prica M., Dželetović Ž, Rakić T.* Zinc accumulation, photosynthetic gas exchange, and chlorophyll a fluorescence in Zn-stressed *Miscanthus × giganteus* plants // *Photosynthetica*. 2018. V. 56. P. 1249. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0827-3>
38. *Задворная А.К., Казнина Н.М., Холопцева Е.С.* Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на рост и фотосинтетический аппарат горчицы белой // *Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология № 3* / Под ред. В.А. Илюха. Петрозаводск: Институт биологии КарНЦ РАН, 2021. С. 68. <http://doi.org/10.17076/eb1392>
39. СанПин 4266-87. Методические указания по оценке степени опасности загрязнения почвы химическими веществами. Москва: Министерство здравоохранения СССР, 1987. 25 с.