

УДК 581.1

СПОСОБНОСТЬ ПРОРОСТКОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ К НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОЙ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ИЗБЫТОЧНОГО СОДЕРЖАНИЯ ЦИНКА В КОРНЕОБИТАЕМОЙ СРЕДЕ

© 2019 г. Н. М. Казнина^а, *, Ю. В. Батова^а, Г. Ф. Лайдинен^а, Е. Г. Шерудило^а, А. Ф. Титов^а

^аИнститут биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”,
Петрозаводск, Россия

*e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 23.04.2018 г.

После доработки 11.09.2018 г.

Принята к публикации 20.11.2018 г.

Изучали способность проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к холодовой адаптации при избыточном содержании (1000 мкМ) цинка в корнеобитаемой среде. Проростки, находящиеся в течение 7 суток в условиях избытка металла, хуже адаптировались к воздействию низкой температуры (4°C) по сравнению с проростками, находящимися в оптимальных условиях минерального питания. Об этом свидетельствуют уменьшение в их листьях количества фотосинтетических пигментов, снижение устойчивой проводимости и оводненности тканей побега. При этом в отличие от варианта с оптимальным содержанием цинка (2 мкМ) в корнеобитаемой среде, отрицательный эффект низкой температуры на физиологические показатели у растений при избытке металла с увеличением экспозиции усиливался. На основе полученных данных высказано предположение, что главными причинами снижения способности проростков, испытывающих воздействие высоких концентраций цинка, к низкотемпературной адаптации являются значительное замедление в этих условиях скорости фотосинтеза и нарушение водного обмена растений.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* – проростки – избыток цинка – низкая температура – рост – фотосинтез – водный обмен

DOI: 10.1134/S0015330319050099

ВВЕДЕНИЕ

Понижение температуры до низких положительных, а иногда и отрицательных значений в период активной вегетации является одним из внешних факторов, оказывающих сильное отрицательное воздействие на рост, развитие и продуктивность растений. Неслучайно большой интерес к механизмам ответной реакции растений на холодовой стресс сохраняется на протяжении многих лет, и к настоящему времени по этому вопросу накоплено значительное количество различных наблюдений и экспериментальных данных. Их анализ показывает, что под влиянием низких субповреждающих (закаливающих) температур в клетках и тканях растений происходят многочисленные структурно-функциональные изменения, особенно хорошо выраженные у холодостойких культур, благодаря которым они приобретают более высокую устойчивость и возможность сохранять свою жизнеспособность в условиях холодового стресса [1, 2]. Среди многочисленных физиолого-биохимических изменений наиболее важными считаются изменения, направленные на поддержание целостности клеточных мембран, сохранение фотосинтетической активности растений и их водного баланса. При этом установлено, что протекание процесса холодовой адаптации растений зависит не только от интенсивности и длительности действия низкой температуры, но и от изменения сопутствующих факторов внешней среды. Например, снижение содержания воды в почве отрицательно сказывалось на способности к холодовой адаптации растений капусты [3], а повышение интенсивности света – на протекание этого процесса у проростков кукурузы [4]. У дуба монгольского понижение температуры до 4°C при высокой концентрации в окружающей среде CO₂ приводило к гораздо более сильному замедлению скорости фотосинтеза, чем при его обычном содержании [5]. У овсяницы луговой, наоборот, низкотемпературное воздействие в условиях двухкратного увеличения концентрации CO₂ усиливало интенсивность фотосинтеза, хотя в обычных условиях скорость процесса снижалась [6]. В

Сокращение: ФСА – фотосинтетический аппарат.

ряде работ указывается, что на адаптацию растений к низким температурам значительное влияние оказывают условия минерального питания, в частности, содержание в почве макро- и микроэлементов [7, 8], однако такого рода данные немногочисленны. В большинстве же случаев исследование процесса низкотемпературной адаптации проводится в условиях сбалансированного минерального питания. Вместе с тем, в настоящее время во многих странах мира весьма остро стоит проблема загрязнения территорий, используемых для выращивания сельскохозяйственных растений, тяжелыми металлами, в том числе цинком. Увеличение содержания цинка в почве и растениях связано с выбросами промышленных предприятий, а также в значительной степени с использованием высоких доз цинк содержащих минеральных удобрений и средств защиты растений от болезней [9]. В небольших концентрациях цинк необходим для нормальной жизнедеятельности растений, но его высокие концентрации в почве могут приводить к многочисленным изменениям и/или нарушениям физиологических процессов [10, 11]. Практически неизвестно, как это сказывается на способности растений к низкотемпературной адаптации. Можно предположить, что при избытке цинка в корнеобитаемой среде растения будут хуже адаптироваться к гипотермии вследствие ингибирующего действия металла на основные физиологические процессы. Не исключено, однако, и обратное, что растения, адаптированные к одному стрессору, будут проявлять более высокую устойчивость к другому виду стрессового воздействия.

Цель работы – изучение способности озимой пшеницы к холодовой адаптации в условиях избыточного содержания цинка в корнеобитаемой среде.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растения озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39 выращивали в камере искусственного климата при температуре 22°C, относительной влажности воздуха 60–70%, ФАР 100 мкмоль/(м² с), 14-часовом фотопериоде, на питательном растворе Хогланда-Арнона с оптимальным (вариант 22°C + Zn 2 мкМ) или избыточным (вариант 22°C + Zn 1000 мкМ) содержанием цинка. Концентрация цинка 1000 мкМ, выбранная на основе предварительных опытов, является для этого сорта пшеницы субповреждающей. Спустя 7 суток (исходный уровень) одну часть растений обоих вариантов переносили в климатическую камеру с температурой 4°C, являющуюся для озимой пшеницы закаливающей, а другую их часть оставляли в прежних условиях. В исходной точке, а также через 1 и 3 суток у растений всех вариантов измеряли показатели, характеризующие рост (высоту побега, его сырую и

сухую биомассу), состояние фотосинтетического аппарата (содержание фотосинтетических пигментов, фотохимическую активность ФС II, устьичную проводимость и интенсивность фотосинтеза) и водный обмен (интенсивность транспирации и оводненность тканей побега). Изучали также устойчивость клеток листьев пшеницы к промораживанию. На протяжении опыта анализировали содержание в органах растений ионов цинка.

Фотосинтетические пигменты экстрагировали 80% ацетоном, их концентрацию определяли на спектрофотометре СФ-2000 (“ОКБ Спектр”, Россия) используя длины волн 665 и 649 нм для измерения содержания хлорофиллов и 440.5 нм для определения количества каротиноидов. Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) измеряли после 20-минутной темновой адаптации листьев с помощью флуориметра MINI-PAM (“Walz”, Германия). Устьичную проводимость, интенсивность фотосинтеза и транспирации анализировали с помощью портативной системы для исследования CO₂-газообмена и водяных паров HSM-1000 (“Walz”, Германия). Все измерения проводили на первом листе, считая от основания побега. Содержание цинка в побегах измеряли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-7000 (“Shimadzu”, Япония). Холодоустойчивость растений оценивали по температуре гибели 50% палисадных клеток (ЛТ₅₀) листовых высечек после их промораживания в термоэлектрическом термостате ТЖР-02/-20 (“Интерм”, Россия) при последовательном снижении температуры с шагом 0.4°C. Жизнеспособность клеток определяли с помощью светового микроскопа Микмед-2 (“ЛОМО”, Россия) по коагуляции цитоплазмы и деструкции хлоропластов.

В каждом варианте опыта измерения проводили на 6–12 растениях (биологическая повторность) в зависимости от показателя. Аналитическая повторность для определения содержания фотосинтетических пигментов и количества цинка в побегах растений была 3–4-кратной. Весь опыт повторяли дважды. На рисунках и в таблицах представлены средние значения по двум независимым опытам и их стандартные ошибки. Анализ данных проводили с использованием двухфакторного дисперсионного анализа.

Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федеральному исследовательскому центру “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные исследования показали, что после 7-суточной экспозиции (исходный уровень) озимой пшеницы на растворе с цинком в концен-

Таблица 1. Влияние температуры 4°C на рост побегов пшеницы сорта Московская 39 при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрации цинка в корнеобитаемой среде

Вариант	Экспозиция, сутки		
	0 (исходный уровень)	1	3
Высота побега, см			
22°C + Zn 2	17.56 ± 0.31Aa	18.7 ± 0.37Aa	22.15 ± 0.47Ab
22°C + Zn 1000	13.62 ± 0.40Ba	13.95 ± 0.46BCa	17.23 ± 0.34Bb
4°C + Zn 2	17.56 ± 0.31Aa	17.20 ± 0.47Aa	18.36 ± 0.47Ba
4°C + Zn 1000	13.62 ± 0.40Ba	13.74 ± 0.52Ca	14.84 ± 0.42Ca
Сырая биомасса побега, мг			
22°C + Zn 2	140.83 ± 4.40Aa	160.10 ± 5.85Aa	217.73 ± 6.92Ab
22°C + Zn 1000	119.90 ± 5.24Ba	119.57 ± 4.64BCa	166.40 ± 6.00Bb
4°C + Zn 2	140.83 ± 4.40Aa	134.44 ± 5.23Ba	168.11 ± 3.57Bb
4°C + Zn 1000	119.90 ± 5.24Ba	114.44 ± 5.48Ca	137.23 ± 4.24Cb
Сухая биомасса побега, мг			
22°C + Zn 2	12.93 ± 0.86Aa	14.67 ± 0.54Aa	18.99 ± 0.74Ab
22°C + Zn 1000	12.22 ± 0.46Aa	12.40 ± 0.46Ba	17.33 ± 0.83ABb
4°C + Zn 2	12.93 ± 0.86Aa	12.24 ± 0.59Ba	16.61 ± 0.66Bb
4°C + Zn 1000	12.22 ± 0.46Aa	11.08 ± 0.71Ba	15.43 ± 0.58Bb

Примечание. Различные прописные буквы обозначают достоверные различия в столбцах (между вариантами), строчные буквы – в строках (по отношению к исходному уровню) при $P < 0.05$.

трации 1000 мкМ проростки характеризовались меньшими высотой и сырой биомассой побега по сравнению с растениями, находящимися при оптимальном содержании цинка в корнеобитаемой среде (табл. 1). В дальнейшем при температуре 22°C ингибирующий эффект металла в отношении указанных показателей сохранялся, однако полной остановки роста растений не происходило. Более того, в этих условиях избыток цинка практически не оказывал выраженного отрицательного влияния на накопление сухой биомассы побега. При воздействии температуры 4°C рост побега тормозился, причем независимо от содержания металла в питательном растворе, тогда как его сухая биомасса продолжала увеличиваться и через 3 суток превышала исходный уровень на 28 и 26% при оптимальном и избыточном содержании цинка, соответственно.

Цинк в высокой концентрации вызывал замедление скорости фотосинтеза у проростков пшеницы, и после недельной экспозиции на растворе с металлом (исходный уровень) скорость поглощения CO₂ в этом варианте опыта была на 20% ниже, чем в варианте с оптимальным его содержанием (рис. 1), однако спустя еще 3 суток при температуре 22°C эти различия сглаживались. Воздействие на проростки температуры 4°C уже че-

рез 1 сутки приводило к резкому (почти в 5 раз по сравнению с исходным уровнем) снижению скорости фотосинтеза. Тем не менее, через 3 суток при оптимальном содержании цинка скорость процесса вновь несколько возрастала, тогда как при его высокой концентрации продолжала снижаться.

Одной из возможных причин замедления скорости фотосинтеза у растений в неблагоприятных условиях среды является уменьшение содержания фотосинтетических пигментов. В наших опытах после 7-суточной экспозиции на растворе с избытком цинка (исходный уровень) концентрация хлорофиллов была на 10%, а каротиноидов – на 20% ниже, чем в варианте с его оптимальным содержанием, и при температуре 22°C эти различия сохранялись на протяжении последующих 3 суток (табл. 2). При воздействии 4°C на растения, находящиеся в условиях оптимального содержания цинка, концентрация хлорофиллов и каротиноидов, наоборот, заметно увеличивалась уже спустя 1 сутки и в дальнейшем сохранялась на высоком уровне. В отличие от этого, при избытке цинка низкая температура приводила к снижению содержания зеленых пигментов в листьях проростков, но практически не сказывалась на содержании каротиноидов.

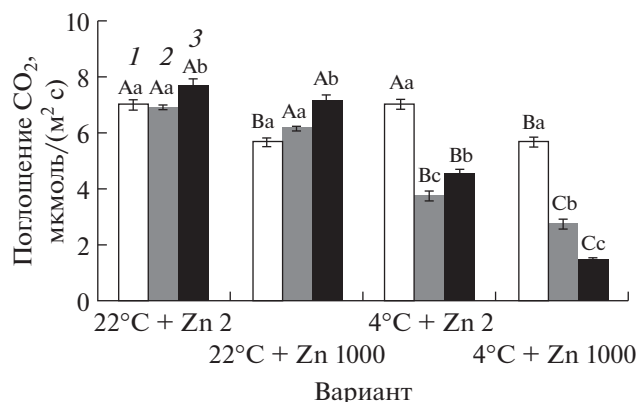


Рис. 1. Влияние температуры 4°C на скорость фотосинтеза у растений пшеницы сорта Московская 39 при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрации цинка в корнеобитаемой среде. 1 – исходный уровень; 2 и 3 – 1 и 3 суток воздействия температуры 4°C, соответственно. Различные прописные буквы обозначают достоверные различия между вариантами, строчные буквы – в зависимости от времени экспозиции при $P < 0.05$.

К замедлению фотосинтеза могли привести и изменения, затрагивающие световые реакции этого процесса. В частности, величина показателя F_v/F_m у проростков пшеницы в присутствии цинка в концентрации 1000 мкМ на протяжении всего опыта была несколько ниже, чем при его

оптимальной концентрации (табл. 2). Низкая температура также приводила к некоторому снижению у растений этого показателя, более явно выраженному при высоком содержании металла в корнеобитаемой среде. В целом, однако, можно говорить об отсутствии во всех вариантах опыта ярко выраженных нарушений в работе фотосистемы II.

Еще одним важным фактором, влияющим на скорость CO₂-ассимиляции, является устьичная проводимость. У проростков, находящихся в течение 7 суток в условиях избытка цинка (исходный уровень), устьичная проводимость заметно уменьшалась, что, вероятно, было одной из причин замедления скорости фотосинтеза (рис. 2). Однако в дальнейшем при 22°C этот показатель вновь повышался, свидетельствуя о восстановлении скорости ассимиляции CO₂. Низкая температура приводила к значительному (почти в 3 раза по сравнению с исходным уровнем) уменьшению устьичной проводимости уже через 1 сутки воздействия, но при оптимальном содержании металла спустя 3 суток наблюдалось частичное восстановление этого параметра, тогда как при его избытке это не происходило.

Известно, что закрытие устьичной щели в ответ на действие неблагоприятной температуры является защитной реакцией растений, направленной на уменьшение потери воды и сохранение

Таблица 2. Влияние температуры 4°C на содержание пигментов и максимальную квантовую эффективность фотосистемы II (F_v/F_m) у растений пшеницы сорта Московская 39 при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрации цинка в корнеобитаемой среде

Вариант	Экспозиция, сутки		
	0 (исходный уровень)	1	3
Содержание хлорофиллов ($a + b$), мг/г сырой массы			
22°C + Zn 2	1.882 ± 0.012Aa	1.794 ± 0.010Ab	1.732 ± 0.022Ab
22°C + Zn 1000	1.741 ± 0.003Ba	1.568 ± 0.024Cb	1.652 ± 0.004Bb
4°C + Zn 2	1.882 ± 0.012Aa	2.251 ± 0.026Bc	2.254 ± 0.012Cb
4°C + Zn 1000	1.741 ± 0.003Ba	1.732 ± 0.009Bab	1.691 ± 0.011Bb
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы			
22°C + Zn 2	0.335 ± 0.004Aa	0.310 ± 0.004Ab	0.288 ± 0.006Abc
22°C + Zn 1000	0.257 ± 0.002Ba	0.222 ± 0.003Cc	0.308 ± 0.006ABb
4°C + Zn 2	0.335 ± 0.004Aa	0.438 ± 0.003Bb	0.325 ± 0.003Ba
4°C + Zn 1000	0.257 ± 0.002Ba	0.278 ± 0.002Ab	0.274 ± 0.005ACa
F_v/F_m			
22°C + Zn 2	0.790 ± 0.002Aa	0.790 ± 0.002Aa	0.787 ± 0.001Aa
22°C + Zn 1000	0.781 ± 0.001Ba	0.780 ± 0.002BCa	0.780 ± 0.002BCa
4°C + Zn 2	0.790 ± 0.002Aa	0.783 ± 0.001Bb	0.784 ± 0.001ABb
4°C + Zn 1000	0.781 ± 0.001Ba	0.778 ± 0.001Cb	0.775 ± 0.002Cb

Примечание. Различные прописные буквы обозначают достоверные различия в столбцах (между вариантами), строчные буквы – в строках (по отношению к исходному уровню) при $P < 0.05$.

необходимого уровня оводненности тканей. В нашем исследовании скорость транспирации во всех вариантах опыта изменялась аналогично изменению устьичной проводимости (табл. 3), и наиболее сильное снижение интенсивности этого процесса зафиксировано также спустя 3 суток воздействия низкой температуры на проростки, находящиеся в условиях избытка цинка. Отметим, что только в этом варианте опыта наблюдалось заметное уменьшение оводненности тканей побега, свидетельствовавшее о нарушении водного обмена.

Оценка холодоустойчивости клеток листьев показала некоторое ее повышение спустя 1 сутки воздействия температуры 4°C, причем как у проростков, находящихся при оптимальном содержании цинка в питательном растворе, так и у испытывающих его избыток (рис. 3). Спустя 3 суток холодоустойчивость продолжала увеличиваться, но в варианте опыта с оптимальным содержанием металла ее прирост был выше, чем у растений в варианте с его избытком. У проростков, находящихся при 22°C, холодоустойчивость листьев не изменялась.

Поскольку ответная реакция растений на действие тяжелых металлов во многом определяется их концентрацией в органах, нами был проведен анализ содержания цинка в побегах проростков пшеницы, который показал, что после 7 суток экспозиции растений в условиях избытка металла (исходный уровень) его концентрация оказалась в 40 раз выше, чем у растений, находящихся при оптимальной концентрации цинка в корнеобитаемой среде (табл. 4). В течение следующих 3 суток

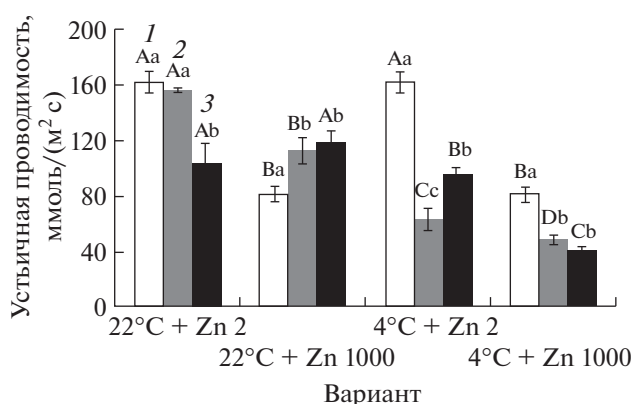


Рис. 2. Влияние температуры 4°C на устьичную проводимость у растений пшеницы сорта Московская 39 при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрации цинка в корнеобитаемой среде. 1 – исходный уровень; 2 и 3 – 1 и 3 суток воздействия температуры 4°C, соответственно. Различные прописные буквы обозначают достоверные различия между вариантами, строчные буквы – в зависимости от времени экспозиции при $P < 0.05$.

заметных изменений в содержании металла ни в одном из вариантов опыта не наблюдалось.

Для оценки влияния низкой температуры, избытка цинка и их возможного взаимодействия на физиологические показатели и процессы у растений пшеницы был использован двухфакторный дисперсионный анализ (табл. 5). Его результаты показали, что избыток цинка и низкая температура, действующие как по отдельности, так и в сочетании, оказывают сильное ингибирующее влияние на

Таблица 3. Влияние температуры 4°C на интенсивность транспирации и оводненность тканей побега у растений пшеницы сорта Московская 39 при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрации цинка в корнеобитаемой среде

Вариант	Экспозиция, сут		
	0 (исходный уровень)	1	3
Интенсивность транспирации, ммоль/(м² с)			
22°C + Zn 2	1.85 ± 0.15Aa	1.85 ± 0.03Aa	1.41 ± 0.16Ab
22°C + Zn 1000	0.93 ± 0.01Bb	0.83 ± 0.01Bc	1.63 ± 0.12Aa
4°C + Zn 2	1.85 ± 0.15Aa	0.46 ± 0.06Cc	0.68 ± 0.05Bb
4°C + Zn 1000	0.93 ± 0.01Ba	0.28 ± 0.02Db	0.25 ± 0.03Cb
Оводненность тканей побега, %			
22°C + Zn 2	90.94 ± 0.44Aa	90.74 ± 0.22Aa	91.28 ± 0.19Aa
22°C + Zn 1000	89.66 ± 0.29Ba	89.70 ± 0.23Ba	89.64 ± 0.24Ba
4°C + Zn 2	90.94 ± 0.44Aa	90.88 ± 0.29Aa	90.18 ± 0.25Ba
4°C + Zn 1000	89.66 ± 0.029Ba	90.33 ± 0.44Aa	88.78 ± 0.20Cb

Примечание. Различные прописные буквы обозначают достоверные различия в столбцах (между вариантами), строчные буквы – в строках (по отношению к исходному уровню) при $P < 0.05$.

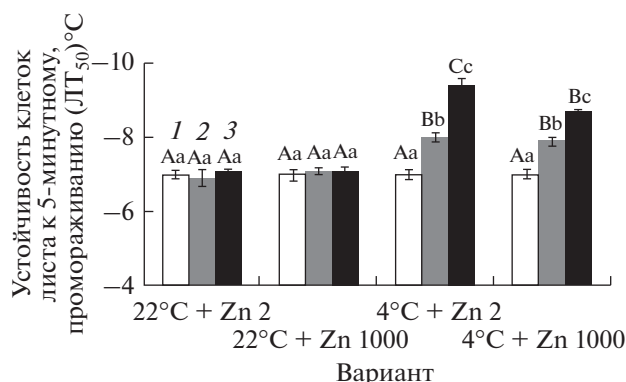


Рис. 3. Влияние температуры 4°C на холодоустойчивость листьев пшеницы сорта Московская 39 при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрации цинка в корнеобитаемой среде. 1 – исходный уровень; 2 и 3 – 1 и 3 суток воздействия температуры 4°C, соответственно. Различные прописные буквы обозначают достоверные различия между вариантами, строчные буквы – в зависимости от времени экспозиции при $P < 0.05$.

большинство из изученных нами показателей. Причем с увеличением экспозиции отрицательный эффект совместного воздействия изученных факторов на растения усиливается.

ОБСУЖДЕНИЕ

Озимая пшеница относится к холодоустойчивым злакам, обладающим высокой способностью к низкотемпературной адаптации. В ее основе лежат многочисленные взаимодополняющие структурно-функциональные изменения, происходящие в том числе и на уровне отдельных физиологических процессов. К таким изменениям относятся торможение роста растений, закрытие устьиц, замедление скорости фотосинтеза и транспирации [2, 12–15] и др. Подобные изменения наблюдались и в наших опытах при воздействии температуры 4°C на проростки пшеницы при сбалансированном минеральном питании. Очевидно, эти изменения, по крайней мере отчасти, способ-

ствовали повышению холодоустойчивости проростков, о чем свидетельствует частичное восстановление к концу опыта скорости ассимиляции CO_2 , увеличение сухой биомассы побега, сохранение водного обмена растений, а также повышение холодоустойчивости клеток листьев.

Проростки пшеницы, находившиеся в условиях избытка цинка, к началу холодового воздействия имели меньшую (по сравнению с растениями в оптимальных условиях минерального питания) высоту побега и его биомассу, их листья содержали меньше пигментов, кроме того, они характеризовались более низкими значениями устойчивой проводимости и интенсивности фотосинтеза. Тем не менее, при 22°C, несмотря на высокое содержание металла в надземных органах, растения продолжали свой рост, поддерживали высокий уровень оводненности тканей побега, а к завершению опыта у них даже было отмечено некоторое повышение ряда изученных физиологических показателей, что, по-видимому, объясняется эффективной работой механизмов детоксикации цинка в клетке.

При воздействии низкой температуры у растений заметно снижались все изученные физиологические показатели. При этом, если в варианте опыта с оптимальным содержанием цинка спустя 3 суток наблюдалось частичное восстановление большинства изученных параметров, то при избытке металла в корнеобитаемой среде ингибирующий эффект воздействия стресс-факторов к концу опыта усиливался. Особенно это касается фотосинтеза, скорость которого снизилась более чем в 5 раз. Столь сильное замедление интенсивности фотосинтеза в этих условиях могло быть вызвано целым рядом причин, связанных с негативными эффектами цинка на ФСА. Например, известно, что в присутствии избытка цинка у растений увеличиваются размеры вакуоли, что обусловлено необходимостью изоляции в них комплексов хелатирующих молекул с ионами металла, а размеры хлоропластов, наоборот, уменьшаются и в них наблюдается дегградация тилакоидов строма [16, 17]. Вместе с тем, для поддержания требу-

Таблица 4. Влияние температуры 4°C на содержание цинка (мг/кг сухой массы) в побегах растений пшеницы сорта Московская 39 при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрации металла в корнеобитаемой среде

Вариант	Экспозиция, сут		
	0 (исходный уровень)	1	3
22°C + Zn 2	31.0 ± 5.0Aa	28.0 ± 4.5Aa	30.5 ± 4.9Aa
22°C + Zn 1000	1274.0 ± 204.0Ba	1261.5 ± 201.8Ba	1376 ± 220.1Ba
4°C + Zn 2	31.0 ± 5.0Aa	25.0 ± 4.0Aa	27.5 ± 4.4Aa
4°C + Zn 1000	1274.0 ± 204.0Ba	941.5 ± 160.6Ba	1116.0 ± 178.6Ba

Примечание. Различные прописные буквы обозначают достоверные различия в столбцах (между вариантами), строчные буквы – в строках (по отношению к исходному уровню) при $P < 0.05$.

Таблица 5. Результаты дисперсионного анализа (F) влияния температуры 4°C, избытка цинка (1000 мкМ) и их совместного действия на изученные физиологические показатели у растений пшеницы сорта Московская 39

Показатель	Экспозиция, сут	Воздействие 4°C	Воздействие Zn 1000 мкМ	Воздействие 4°C + Zn 1000 мкМ
Высота побега, см	1	12.01*	38.51*	9.11*
	3	48.16*	96.07*	15.56*
Сухая биомасса побега, мг	1	10.16*	8.75*	0.94
	3	9.55*	4.14*	6.12*
ИФ, мкмоль/(м ² с)	1	588.78*	42.39*	45.33*
	3	666.95*	76.16*	30.17*
Хл ($a + b$), мг/г сырой массы	1	271.35*	373.74*	55.71*
	3	149.36*	153.38*	113.47*
Кар, мг/г сырой массы	1	142.07*	144.60*	32.20*
	3	0.78	15.88*	68.84*
УП, ммоль/(м ² с)	1	87.63*	198.74*	133.68*
	3	0.94	1.18	65.68*
ИТ, ммоль/(м ² с)	1	169.49*	31.65*	296.89*
	3	15.74*	1.15	43.93*
ОП, %	1	2.94	0.31	1.58
	3	2.95*	11.85*	64.09*

Примечание. ИФ – интенсивность фотосинтеза; Хл ($a + b$) – содержание хлорофиллов; Кар – содержание каротиноидов; УП – устьичная проводимость; ИТ – интенсивность транспирации; ОП – оводненность тканей побега. *Влияние факторов, действующих раздельно или совместно, достоверно при $P < 0.05$.

емой скорости фотосинтеза в условиях действия холода необходимы такие изменения как уменьшение площади, занимаемой вакуолью в клетках, и увеличение площади, занимаемой хлоропластами, в которых преобладают тилакоиды стромы [18, 19]. Цинк в высокой концентрации нарушает также процесс фотоокисления воды из-за замены иона марганца в Mn-содержащем кластере и взаимодействует с кофакторами переноса электронов в реакционном центре ФС II, в частности, с пластохиноном (Q_A) [20]. Последнее ведет к нарушениям в протекании световых реакций фотосинтеза, а в дальнейшем к замедлению скорости поглощения CO_2 . Укажем также на уменьшение количества хлорофиллов у растений в присутствии высоких концентраций цинка, что отмечено как в наших опытах, так и другими авторами [21, 22]. Важными причинами замедления скорости фотосинтеза в стрессовых условиях, как известно, могут быть и различные нарушения в ФС II. Однако в условиях нашего эксперимента, судя по отсутствию значительных изменений показателя F_v/F_m – индикатора фотохимической активности фотосинтетического аппарата, это не происходило. Поскольку поддержание высокой скорости фотосинтеза при низких температурах чрезвычайно важно для перестройки метаболизма, которая необходима для успешной адаптации растений к холоду [23], значительное замедление это-

го процесса, наблюдаемое при избытке цинка, могло негативно отразиться на их способности к адаптации.

Необходимо также отметить важность поддержания оводненности клеток и тканей для сохранения жизнеспособности растений в условиях действия холода. Известно, что закрытие устьиц и снижение устьичной проводимости является одной из первых реакций растений на охлаждение, что позволяет им избежать обезвоживания. При этом холодостойкие виды способны поддерживать водный потенциал и при закрытых устьицах [24]. Однако под влиянием высоких концентраций цинка водный потенциал растений [25], и осмотический потенциал [26] снижаются. Это приводит к нарушениям в водном обмене и потере воды клетками, что, очевидно, и наблюдалось при воздействии на проростки пшеницы температуры 4°C в условиях избытка цинка.

Судя по полученным данным, действие низкой температуры на растения озимой пшеницы при избытке цинка оказывает более сильное отрицательное влияние на большинство изученных нами физиологических показателей по сравнению с растениями, находящимися в оптимальных условиях минерального питания, что подтверждают и данные дисперсионного анализа (табл. 5). Очевидно, подобный эффект во многом связан с усилением негативного влияния цинка на ФСА и вод-

ный обмен в условиях низкой температуры. Сходный вывод следует и из результатов, полученных в работе других авторов, где изучалось влияние высокой концентрации кадмия в корнеобитаемой среде на растения *Populus tremula* [27]. При этом проведенный авторами протеомный анализ позволил заключить, что снижение способности растений к низкотемпературной адаптации было связано, по крайней мере отчасти, с нарушением под влиянием этих двух стресс-факторов синтеза хлоропластных белков, а также белков, участвующих в метаболизме жирных кислот.

Усиление ингибирующего действия высоких концентраций цинка на ряд физиологических показателей при снижении температуры уже было отмечено нами в более ранней работе [11]. Настоящее исследование позволило убедительно доказать, что в условиях избыточного содержания цинка в корнеобитаемой среде способность растений озимой пшеницы к холодовой адаптации снижается в значительной степени из-за подавления фотосинтеза и нарушения водного обмена.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института леса Карельского научного центра РАН д.б.н. Н.А. Галибиной и К.М. Никеровой за помощь в определении содержания цинка в растениях.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0218-2019-0074).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Титов А.Ф., Акимов Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В.* Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.
2. *Трунова Т.И.* Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 2007. 54 с.
3. *Wise R.R., McWilliam J., Naylor A.W.* A comparative study of low-temperature-induced ultrastructural alterations of three species with differing chilling sensitivities // *Plant Cell Environ.* 1983. V. 6. P. 525–535.
4. *McWilliam J.R., Naylor A.W.* Temperature and plant adaptation. I. Interaction of temperature and light in the synthesis of chlorophyll in corn // *Plant Physiol.* 1967. V. 42. P. 1711–1715.
5. *Wang X.W., Zhao M., Mao Z.J., Zhu S.Y., Zhang D.L., Zhao X.Z.* Combination of elevated CO₂ concentration and elevated temperature only promote photosynthesis of *Quercus mongolica* seedlings // *Russian J. Plant Physiol.* 2008. V. 55. P. 54–58.
6. *Hakala K., Mela T.* The effects of prolonged exposure to elevated temperatures and elevated CO₂ levels on the growth, yield and dry matter partitioning of the field-sown meadow fescue // *Agricultural Food Sci. Finland.* 1996. V. 5. P. 285–298.
7. *Дроздов С.Н., Курец В.К.* Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 172 с.
8. *Полесская О.Г., Каширина Е.И., Алехина Н.Д.* Изменение активности антиоксидантных ферментов в листьях и корнях пшеницы в зависимости от формы и дозы азота // *Физиология растений.* 2004. Т. 51. С. 686–691.
9. *Добровольский В.В.* Основные черты биохимии цинка и кадмия // *Цинк и кадмий в окружающей среде.* М.: Наука, 1992. С. 7–18.
10. *Broadley M.R., White P.J., Hammond J.P., Zelko I., Lux A.* Zinc in plants // *New Phytol.* 2007. V. 173. P. 677–702.
11. *Казнина Н.М., Батова Ю.В., Лайдинен Г.Ф., Титов А.Ф.* Влияние цинка на рост и фотосинтетический аппарат растений пшеницы в условиях оптимума и гипотермии // *Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология.* 2017. № 12. С. 118–124.
12. *Климов С.В.* Биоэнергетическая концепция адаптации растений к низким температурам // *Успехи соврем. биологии.* 1997. Т. 117. Вып. 2. С. 133–154.
13. *Титов А.Ф., Венжик Ю.В., Таланова В.В., Фролова С.А., Таланов А.В., Назаркина Е.А.* Характер и последовательность изменений в фотосинтетическом аппарате растений озимой пшеницы в условиях холодового закалывания // *Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология.* 2009. № 3. С. 93–97.
14. *Астахова Н.В., Попов В.Н., Селиванов А.А., Бураханова Е.А., Алиева Г.П., Мошков И.Е.* Реорганизация ультраструктуры хлоропластов при низкотемпературном закалывании растений арабидопсиса // *Физиология растений.* 2014. Т. 61. С. 790–797.
15. *Liu Z.G., Sun W.C., Zhao Y.N., Li X.C., Fang Y., Wu J.Y., Zeng X.C.* Effect of low nocturnal temperature on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of winter rapeseed // *Физиология растений.* 2016. Т. 63. С. 481–490.
16. *Song A., Li P., Fan F., Li Z., Liang Y.* The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress // *PLOS ONE.* 2014. V. 9(11): e113782. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113782>
17. *Glińska S., Gapińska M., Michlewska S., Skiba E., Kubicki J.* Analysis of *Triticum aestivum* seedling response to excess of zinc // *Protoplasma.* 2016. V. 253. P. 367–377.
18. *Трунова Т.И., Астахова Н.В.* Роль ультраструктуры клеток в формировании морозостойкой озимой пшеницы // *Докл. АН.* 1998. Т. 359. С. 120–122.
19. *Венжик Ю.В., Таланова В.В., Титов А.Ф., Мирославов Е.А.* Ультраструктура хлоропластов пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при холодовой адаптации и действия абсцизовой кислоты // *Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология.* 2014. № 5. С. 102–107.

20. *Monnet F., Vaillant N., Vernay P., Coudret A., Sallanon H., Himi A.* Relationship between PSII activity, CO₂ fixation, and Zn, Mn and Mg contents of *Lolium perenne* under zinc stress // *J. Plant Physiol.* 2001. V. 158. P. 1137–1144.
21. *Vassilev A., Nikolova A., Koleva L., Lidon F.* Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants // *J. Phyto.* 2011. V. 3. P. 58–62.
22. *Li X., Yang Y., Jia L., Chen H., Wei X.* Zinc-induced oxidative damage, antioxidant enzyme response and proline metabolism in roots and leaves of wheat plants // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2013. V. 89. P. 150–157.
23. *Попов В.Н., Антипина О.В., Пчелкин В.П., Цыдендамбаев В.Д.* Изменение жирнокислотного состава липидов хлоропластных мембран растений табака при низкотемпературном закаливании // *Физиология растений.* 2017. Т. 64. С. 109–115.
24. *Reynolds M.P., Mujeeb-Kasi A., Sawkins M.* Prospects for utilizing plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environments // *Ann. Appl. Biol.* 2005. V. 146. P. 239–259.
25. *Chatterjee J., Chatterjee C.* Phytotoxicity of cobalt, chromium and copper in cauliflower // *Environ. Pollut.* 2000. V. 109. P. 69–74.
26. *Kholodova V., Volkov K., Abdeyeva A., Kuznetsov V.* Water status in *Mesembryanthemum crystallinum* under heavy metal stress // *Environ. Exp. Bot.* 2011. V. 71. P. 382–389.
27. *Sergeant K., Kieffer P., Dommes J., Hausman J.-F., Renault J.* Proteomic changes in leaves of poplar exposed to cadmium and low-temperature // *Environ. Exp. Bot.* 2014. V. 106. P. 112–123.