

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ЦИНКА В СУБСТРАТЕ НА РОСТ, ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ И СЕМЕННУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЯЧМЕНЯ

© 2022 г. Н. М. Казнина^а, *, Ю. В. Батова^а, Е. С. Холопцева^а, А. Ф. Титов^а

^аИнститут биологии Карельского научного центра Российской академии наук,
Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Россия

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

Поступила в редакцию 16.01.2022 г.

После доработки 25.01.2022 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

В условиях вегетационного опыта изучали влияние недостатка цинка в субстрате на ряд показателей роста, состояния фотосинтетического аппарата (ФСА), а также параметры семенной продуктивности ячменя (*Hordeum vulgare* L., сорт Нур) в зависимости от фазы развития растений. Выявлены различия в ответной реакции ячменя на дефицит цинка на разных фазах развития растений. В частности, в фазу колошения недостаток этого микроэлемента в субстрате вызывал торможение роста, но не сказывался негативно на фотосинтетической функции растений. В фазу выхода в трубку отрицательное влияние недостатка цинка в отношении параметров роста сглаживалось, однако наблюдалось ингибирование работы ФСА. Ухудшение снабжения соцветия ассимилятами в этот период, видимо, явилось одним из важных факторов снижения урожая семян, наблюдаемое у опытных растений. В фазу колошения растения, выросшие в условиях дефицита цинка, отставали от растений контрольного варианта по высоте побега и площади листовых пластинок подфлагового и флагового листьев, при этом скорость фотосинтеза у них не отличалась от контрольных значений или даже превышала их. Поддержание высокой скорости фотосинтеза в листьях, являющихся основными донорами ассимилятов для созревающих семян, обеспечило формирование полноценных зерновок на главном побеге, хотя и в меньшем количестве, чем в благоприятных условиях минерального питания.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*, цинк, рост, развитие, фотосинтез, формирование семян

DOI: 10.31857/S0015330322040078

ВВЕДЕНИЕ

К числу факторов внешней среды, оказывающих сильное отрицательное влияние на рост и продуктивность растений и урожай сельскохозяйственных культур, относится дефицит элементов минерального питания, в частности микроэлементов. Это связано с их необходимостью для нормального протекания многих процессов жизнедеятельности растений, в том числе и для формирования у них органов плодоношения. Одним из наиболее важных микроэлементов, непосредственно влияющих на величину урожая семян, является цинк. Установлено, что он необходим для работы более 300 ферментов [1] и участвует в функционировании и защите клеточных мембран [2, 3]. Кроме того, цинк является структурным элементом транскрипционных факторов с доменом “цинковые пальцы” (zinc finger), которые играют ключевую роль в регуляции экспрессии целого ряда генов, участвующих в процессе генеративного развития растений [4]. Помимо этого, хорошо из-

вестно и опосредованное влияние дефицита этого микроэлемента на формирование урожая семян за счет торможения роста растений, замедления скорости фотосинтеза, нарушения водного обмена [5].

Как известно, элементы семенной продуктивности растений закладываются последовательно на разных этапах их жизненного цикла [6, 7]. Например, у злаков количество генеративных побегов определяется в фазу кущения, число колосков в колосе и цветков в колосках – в фазу выхода в трубку. Число зерен в колосе зависит от процессов, происходящих в фазы колошения и цветения, а размеры зерновок и их масса – в фазы налива и созревания семян. Все эти процессы контролируются большим числом различных генов [8, 9]. Кроме того, существенное влияние на процесс формирования семян оказывают также и условия окружающей среды, которые действуют как сигнал к корректировке развития с учетом пластических и энергетических возможностей организма [10, 11].

К настоящему времени накоплен довольно большой фактический материал, однозначно свидетельствующий об отрицательном влиянии недостатка цинка в почве на урожай зерна культурных злаков, а также на отдельные компоненты семенной продуктивности [4, 12]. Однако основные причины снижения урожая в этих условиях до сих пор четко не определены. Не выявлены и так называемые “критические периоды” в развитии злаков, когда они наиболее чувствительны к недостатку этого микроэлемента, хотя и обнаружено, что ответная реакция растений на дефицит цинка, а также их устойчивость к действию данного стресс-фактора на разных фазах развития неодинакова [13].

Исходя из вышеизложенного целью данного исследования явилось изучение влияния дефицита цинка на ряд показателей роста и состояния фотосинтетического аппарата (ФСА) ячменя на разных фазах развития растений, а также на их семенную продуктивность.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использовали яровую ячмень (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур. Растения выращивали в условиях вегетационного опыта в вегетационном домике в сосудах с песком (высота 40 см, диаметр 20 см) объемом 5 л до фазы восковой спелости семян. Плотность посева составляла 15 растений на сосуд. В опыте использовали промытый водой и прокаленный крупный белый речной песок. Полив осуществляли два раза в неделю питательным раствором Хогланда-Арнона с оптимальной (2.0 мкМ) концентрацией Zn^{2+} (контроль) или без добавления Zn^{2+} (опыт). Анализ растений проводили через 26, 34, 50 и 88 суток после посева, когда у растений фиксировали фазу кушения (IV этап органогенеза, переход к формированию соцветия), фазу выхода в трубку (V–VI этапы органогенеза, начало формирования органов цветка), колошения (VIII этап органогенеза, завершение формирования органов цветка) и созревания семян (XII этап органогенеза), соответственно [6].

В фазы кушения и выхода в трубку о влиянии дефицита цинка на рост растений судили по изменениям (относительно контроля) длины наиболее развитого корня, биомассы подземных и надземных органов, суммарной длины междоузлий стебля. Помимо этого, измеряли высоту конуса нарастания побега и определяли этап органогенеза [6]. Для оценки состояния ФСА растений использовали наиболее молодой, полностью закончивший рост лист (2-й от основания главного побега в фазу кушения и 4-й – в фазу выхода в трубку). О состоянии ФСА судили по таким показателям, как площадь листовой пластинки, содержание фотосинтетических пигментов, коли-

чество устьиц на единицу площади листа, диаметр устьичной щели, устьичная проводимость и скорость фотосинтеза.

В фазу колошения о работе ФСА судили по скорости фотосинтеза в 4-ом от основания главного побега, 5-ом (подфлаговом) и 6-ом (флаговом) листьях.

Влияние дефицита цинка на семенную продуктивность определяли в фазу восковой спелости семян, используя следующие показатели: общее число побегов на растении и количество генеративных побегов, длину и биомассу колоса главного и боковых побегов, количество в них колосков и зерновок, массу 1000 зерновок, урожай зерна с одного растения [14].

Высоту конуса нарастания и этап органогенеза определяли с помощью бинокулярной лупы МБС-10 (ЛЗОС, Россия). Площадь листа рассчитывали по формуле: $S = 2/3ld$, где l – длина листа, d – ширина листа [15]. Содержание пигментов (хлорофиллы a , b и каротиноиды) измеряли спектрофотометрически, экстрагируя 80% ацетоном [16]. Подсчет числа устьиц на нижнем эпидермисе листа и измерение диаметра устьичной щели осуществляли методом отпечатков с использованием светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Россия) и окуляр-микрометра [17]. Интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость изучали с помощью установки для исследования CO_2 -газообмена и концентрации водяных паров НСМ-1000 (Walz, Германия).

Биологическая повторность для морфометрических показателей в каждом варианте опыта составляла не менее 20 растений. При измерении физиологических показателей биологическая повторность была 5-кратной, аналитическая повторность – 3-кратной. Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программы Microsoft Excel 2007. Достоверность различий между вариантами опыта оценивали с помощью t -критерия Стьюдента при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные опыты показали, что в фазу кушения у опытных растений ячменя длина наиболее развитого корня, сухая биомасса корней, а также сухая биомасса побега оказались заметно меньше, чем в контроле (табл. 1). Помимо этого, суммарная длина междоузлий стебля главного побега у них была на 33% ниже, чем у растений контрольного варианта. На росте конуса нарастания побега на этой фазе развития недостаток цинка не сказывался – его высота была практически равной у растений контрольного и опытного вариантов, однако в условиях неблагоприятного минерального питания несколько задерживалась его дифференцировка. Так, если в контроле 86%

Таблица 1. Влияние недостатка цинка в субстрате на показатели роста растений ячменя в фазы кушения и выхода в трубку

Показатель	Фаза кушения		Фаза выхода в трубку	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Высота побега, см	29.9 ± 0.7	30.3 ± 0.8	38.7 ± 1.1	36.6 ± 1.3
Длина наиболее развитого корня, см	27.1 ± 2.0	16.6 ± 1.0*	20.4 ± 1.7	23.2 ± 1.9
Сухая биомасса побега, мг/растение	76.1 ± 3.0	65.2 ± 2.0*	184.2 ± 12.1	212.2 ± 10.1
Сухая биомасса корней, мг/растение	42.2 ± 1.1	32.1 ± 1.1*	61.3 ± 5.0	63.1 ± 4.2
Суммарная длина междоузлий, см	4.9 ± 0.3	3.3 ± 0.3*	17.2 ± 0.9	13.9 ± 1.1*

Примечание. Звездочками (*) обозначены достоверные различия от контроля ($P < 0.05$).

Таблица 2. Влияние недостатка цинка в субстрате на фотосинтетический аппарат растений ячменя в фазы кушения и выхода в трубку

Показатель	Фаза кушения		Фаза выхода в трубку	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Площадь листа, см ²	6.90 ± 0.26	5.51 ± 0.28*	8.13 ± 0.59	8.35 ± 0.30
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сырого веса	1.261 ± 0.065	1.288 ± 0.020	1.253 ± 0.015	1.047 ± 0.016*
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сырого веса	0.511 ± 0.032	0.545 ± 0.006	0.524 ± 0.004	0.424 ± 0.006*
Сумма хлорофиллов (<i>a</i> + <i>b</i>), мг/г сырого веса	1.772 ± 0.96	1.834 ± 0.026	1.777 ± 0.018	1.471 ± 0.022*
Отношение хлорофиллов (<i>a/b</i>)	2.48 ± 0.03	2.36 ± 0.02*	2.39 ± 0.02	2.47 ± 0.01*
Содержание каротиноидов, мг/г сырого веса	0.338 ± 0.017	0.360 ± 0.005	0.305 ± 0.006	0.262 ± 0.011*
Интенсивность фотосинтеза мкмоль/(м ² с)	7.18 ± 0.21	7.17 ± 0.15	10.66 ± 0.88	7.99 ± 0.14*
Количество устьиц, шт./мм ²	225.6 ± 3.9	205.3 ± 3.2*	224.3 ± 4.2	211.9 ± 5.1
Диаметр устьичной щели, мкм	14.13 ± 0.28	13.23 ± 0.23*	15.6 ± 0.2	13.7 ± 0.2*
Устьичная проводимость, ммоль/(м ² с)	103.0 ± 6.4	117.8 ± 7.0	206.9 ± 10.8	111.3 ± 5.0*

Примечание. Показатели представлены для самого молодого, полностью закончившего рост листа (2-го и 4-го от основания главного побега для фазы кушения и выхода в трубку, соответственно). Звездочками (*) обозначены достоверные различия от контроля ($P < 0.05$).

растений находились на этапе образования лопастей соцветия (IV этап органогенеза), а у 14% на конусе нарастания уже фиксировали начало закладки цветковых бугорков, что соответствует началу V этапа органогенеза, то в опытном варианте у всех растений отмечался IV этап органогенеза.

Анализ ФСА показал, что в фазу кушения при недостатке цинка в субстрате площадь 2-го листа заметно уменьшается (на 20% по сравнению с контролем), но его фотосинтетическая активность при этом меняется незначительно (табл. 2). Небольшое уменьшение у растений опытного варианта количества устьиц и диаметра устьичной щели, а также отношения хлорофиллов (*a/b*) не повлияло на устьичную проводимость и скорость фотосинтеза, что свидетельствует о сохранении в листе необходимого уровня газообмена.

В фазу выхода в трубку отрицательное влияние недостатка цинка в субстрате на растения в отношении параметров роста несколько сглажива-

лось. В частности, у опытных растений не было обнаружено уменьшения (по сравнению с контролем) большинства изученных морфометрических показателей, за исключением суммарной длины междоузлий, которая была на 20% ниже, чем в контроле. Значимых различий в размере и дифференциации конуса нарастания побега между опытными и контрольными растениями также не наблюдалось.

В отличие от показателей роста, параметры, характеризующие состояние ФСА, оказались весьма чувствительными к дефициту цинка на этой фазе развития растений. Так, несмотря на сохранение площади 4-го листа на уровне контроля, у растений опытного варианта снижалось содержание зеленых и желтых пигментов (на 17 и 14%, соответственно), а также отношение содержания хлорофиллов (*a/b*) (табл. 2). Кроме того, у них отмечено уменьшение (на 12% по отношению к контролю) диаметра устьичной щели и значительное снижение (на 50%) устьичной проводи-

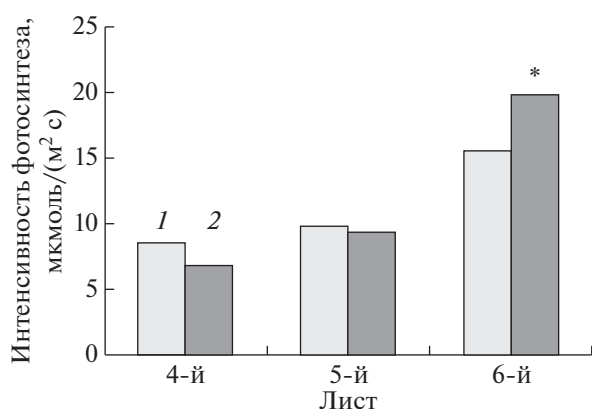


Рис. 1. Влияние недостатка цинка в субстрате на интенсивность фотосинтеза в листьях растений ячменя в фазу колошения. 1 – контроль; 2 – опыт. Звездочкой (*) обозначены достоверные различия от контроля ($P < 0.05$).

мости. Одновременно с этим замедлялась (на 25%) и скорость ассимиляции углекислого газа.

К фазе колошения растения, выросшие в условиях недостатка цинка, отставали от растений контрольного варианта по высоте побега на 15%. Кроме того, у них оказалась меньше, чем в контроле площадь листовых пластинок 5-го (подфлагового) и 6-го (флагового) листьев (на 27 и 54%, соответственно). При этом скорость фотосинтеза подфлагового листа практически не отличалась от растений контрольного варианта, а флагового – даже превышала контрольные значения (рис. 1).

Отставание опытных растений от контрольных по высоте главного побега и накоплению сухой биомассы надземных органов сохранялось и в фазу созревания семян (табл. 3). При этом отрицательное влияние недостатка цинка на количество генеративных побегов, а также на длину колоса главного побега и количество колосков не наблюдалось (табл. 4). Тем не менее количество зерновок в колосе у опытных растений оказалось заметно меньше, чем у контрольных: на главном побеге – на 11%, на боковых побегах – на 56%.

Необходимо также отметить, что масса 1000 зерновок на главном побеге была практически равной у опытных и контрольных растений, тогда как на боковых побегах в опытном варианте наблюдалось значительное уменьшение этого показателя (на 41% по отношению к контролю). В результате общий урожай зерна с растения при недостатке цинка оказался на 23% ниже, чем при его оптимальном содержании в субстрате.

ОБСУЖДЕНИЕ

Хорошо известно, что продуктивность растений во многом определяется их способностью поддерживать в неблагоприятных условиях внешней среды темпы роста и нормальную работу ФСА. Недостаток цинка, как известно, негативно влияет на рост и ФСА растений [4, 12]. При этом обнаружено, что их ответная реакция на воздействие этого стресс-фактора во многом зависит от фазы развития. Так, у фасоли признаки дефицита цинка выявлялись к фазе 1-го настоящего листа [18]. У растений ячменя негативное влияние недостатка этого микроэлемента на рост проявлялось сильнее в фазу созревания семян, по сравнению с фазой начала колошения [13]. Полученные нами данные также подтверждают это. В частности, в фазу кущения влияние недостатка цинка в субстрате на изученные показатели роста оказалось более выраженными, чем в фазу выхода в трубку. Отметим, что в большей степени в этих условиях уменьшалась длина междоузлий. Ингибирование роста междоузлий стебля, а также уменьшение размеров листьев наблюдалось при дефиците цинка и у других видов растений [19]. Предполагается, что это может быть обусловлено снижением содержания ауксина – гормона, который контролирует процессы деления и растяжения клеток [3, 12]. Кроме того, являясь структурным элементом белков, участвующих в регуляции экспрессии генов, связанных с метаболизмом ДНК, цинк напрямую влияет на деление клеток, а его недостаток приводит к торможению этого процесса. Дефицит этого микроэлемента может отрица-

Таблица 3. Влияние недостатка цинка в субстрате на показатели роста растений ячменя в фазу созревания семян

Показатель	Контроль	Опыт
Высота растения, см	56.00 ± 0.67	48.17 ± 0.94*
Сухая биомасса надземных органов, г/растение	2.37 ± 0.12	2.04 ± 0.08*
Общее количество побегов, шт./растение	2.46 ± 0.19	3.13 ± 0.22
Количество генеративных побегов, шт./растение	1.79 ± 0.12	2.30 ± 0.13
Сухая биомасса подземных органов, г/растение	0.17 ± 0.03	0.13 ± 0.02
Площадь подфлагового листа главного побега, см ²	12.24 ± 1.09	8.99 ± 0.68*
Площадь флагового листа главного побега, см ²	3.85 ± 0.52	1.77 ± 0.25*

Примечание. Звездочками (*) обозначены достоверные различия от контроля ($P < 0.05$).

Таблица 4. Влияние недостатка цинка в субстрате на семенную продуктивность растений ячменя

Показатель	Главный побег		Боковые побеги	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Урожай зерна, г/побег	1.40 ± 0.05	1.16 ± 0.08*	0.44 ± 0.04	0.25 ± 0.05*
Количество колосков, шт./колос	13.43 ± 0.21	12.61 ± 0.49	8.80 ± 0.61	8.23 ± 0.38
Количество зерновок, шт./колос	13.16 ± 0.23	11.75 ± 0.66*	3.39 ± 0.55	1.48 ± 0.35*
Масса 1000 зерен, г	51.79 ± 1.83	49.78 ± 1.35	27.00 ± 3.21	15.81 ± 0.76*

Примечание. Звездочками (*) обозначены достоверные различия от контроля ($P < 0.05$).

тельно влиять и на растяжение клеток, вызывая нарушение проницаемости клеточных мембран [20, 21].

О влиянии дефицита цинка на дифференциацию апикальной меристемы стебля данных в известной нам литературе нет. В наших опытах при недостатке цинка у растений ячменя несколько задерживалось наступление очередного этапа органогенеза в фазу кушения. Однако уже к фазе выхода в трубку различия в темпах развития между опытными и контрольными растениями нивелировались.

В целом ряде работ указывается на значительное замедление скорости фотосинтеза у растений, испытывающих дефицит цинка [22–24]. По мнению одних авторов, это связано с нарушениями в протекании световых реакций [22, 24], по мнению других – с работой устьичного аппарата [19, 25]. В литературе также имеются единичные сведения, указывающие на то, что ответная реакция ФСА на дефицит цинка может изменяться в ходе онтогенеза [26]. В наших опытах при анализе функционирования ФСА на разных фазах развития ячменя, мы учитывали то обстоятельство, что листья, в зависимости от их местоположения на побеге, играют разную роль в обеспечении органов растения пластическими веществами. В частности, у злаков ассимиляты из нижних листьев (1-го и 2-го) передвигаются преимущественно в корни и молодые листья. Из 3-го и 4-го листьев усиливается отток ассимилятов к конусу нарастания побега, где начинается формирование соцветия, 5-й лист снабжает ассимилятами развивающийся колос, а 6-й лист – формирующиеся зерновки [6]. Полученные нами результаты показали, что в фазу кушения недостаток цинка практически не оказывает отрицательного воздействия на фотосинтетическую активность 2-го листа у ячменя. Обнаруженное снижение у опытных растений отношения хлорофиллов (a/b), свидетельствующее об увеличении доли мембран гран в хлоропластах [24], вероятно, связано с адаптацией к неблагоприятным условиям минерального питания и в определенной степени направлено на сохранение скорости фотосинтеза на необходимом уровне.

В отличие от этого, в фазу выхода в трубку было зафиксировано довольно сильное негативное воздействие недостатка цинка на фотосинтетическую функцию 4-го листа, на что указывает заметное уменьшение содержания фотосинтетических пигментов, снижение устьичной проводимости и замедление скорости фотосинтеза. Уменьшение количества хлорофиллов и каротиноидов при дефиците микроэлемента считается одним из типичных признаков этого типа стрессового воздействия. Ранее подобный эффект уже был отмечен у растений кукурузы [22, 23], риса [24], капусты [19] и нута [26]. Полагают, что это обусловлено главным образом усилением деградации пигментов под влиянием избытка АФК, образующихся в этом случае [3]. С увеличением образования радикалов кислорода и повреждением мембран хлоропластов также часто связывают и снижение интенсивности фотосинтеза растений при недостатке цинка в субстрате [19, 24]. Однако ранее нами было установлено, что у ячменя в этих условиях усиления интенсивности ПОЛ в листьях не происходит, что говорит об отсутствии окислительного стресса [27]. Более вероятной причиной снижения скорости ассимиляции углерода у ячменя является замедление скорости протекания реакций темновой фазы фотосинтеза вследствие нарушения работы устьичного аппарата и/или уменьшения активности участвующих в них ферментов. Снижение устьичной проводимости у растений при недостатке цинка уже отмечалось ранее [22, 24, 25]. При этом обнаружено, что в таких условиях уменьшается количество устьиц [25, 28] и нарушается работа замыкающих клеток из-за снижения содержания в них K^+ [19, 20]. Помимо этого, не исключается, что дефицит цинка может оказывать прямое негативное воздействие на активность РБФК/О [23], а также карбоангидразы – важнейшего Zn-содержащего фермента растительных клеток, который способствует обеспечению РБФК/О молекулами CO_2 [23, 26]. В наших опытах у растений, испытывающих дефицит цинка, несколько снижался (по отношению к контролю) только диаметр устьичной щели. Устьичная же проводимость при этом оказалась в 2 раза ниже, чем в контроле, что может

быть связано с низкой активностью карбоангидразы, как это было обнаружено у пшеницы при дефиците этого микроэлемента [12].

В фазу колошения у растений опытного варианта скорость фотосинтеза в 4-ом листе оставалась низкой, тогда как в подфлаговом листе она не уступала контрольным значениям, а во флаговом — даже превышала их. Известно, что поддержание в неблагоприятных условиях минерального питания высокой скорости фотосинтеза в листьях, обеспечивающих колос ассимилятами, чрезвычайно важно для формирования семян, особенно при уменьшении площади листьев. Поэтому обнаруженный нами эффект, очевидно, является защитно-приспособительным механизмом, направленным на сохранение семенной продуктивности у растений, испытывающих дефицит цинка.

В целом ряде исследований показано, что недостаток цинка в субстрате негативно отражается на урожае семян у большинства зерновых злаков [29]. Среди основных причин этого называют снижение количества генеративных побегов, уменьшение размера соцветия [30], количества колосков [31, 32], снижение завязываемости семян [29, 32] и задержку их созревания [33]. В наших опытах у ячменя в условиях дефицита цинка не было зафиксировано уменьшения количества продуктивных побегов, размера соцветия и количества колосков в колосе. Существенное же снижение урожая зерна было связано главным образом с уменьшением количества зерновок. Известно, что у ячменя количество зерновок определяется прежде всего числом фертильных цветков, сформированных к началу фазы цветения, что, в свою очередь, зависит от условий окружающей среды, которые складываются на протяжении фазы выхода в трубку и стеблевания [7, 11]. Установлено, что недостаток цинка в этот период ведет к нарушению процессов микроспоро- и гаметогенеза [34, 35], что может быть обусловлено снижением активности целого ряда факторов транскрипции, содержащих домен “цинковые пальцы”, которые участвуют в процессах развития пыльников и пыльцевых зерен [36, 37]. Это подтверждают данные о том, что на этом этапе развития у растений наблюдается активизация большого количества генов, связанных с транспортом минеральных элементов, в том числе микроэлементов [7]. Причиной слабого завязывания семян в условиях недостатка цинка может быть также пониженный уровень ауксина [12] и/или повышенный уровень АБК, приводящие к преждевременной гибели цветков [38]. Среди причин снижения урожая семян в неблагоприятных условиях минерального питания важную роль может играть и низкая активность ФСА [11, 39, 40]. Это согласуется с полученными нами результатами. Дефицит цинка не оказывал сильного негативного влияния на активность ФСА в фазу кушения, когда на конусе

нарастания побега происходит закладка основных элементов соцветия, но вызывал значительное уменьшение фотосинтетической активности в фазу выхода в трубку, когда начинается формирование цветков. Не исключено, что ухудшение снабжения соцветия ассимилятами в этот период может быть одним из факторов, ведущих к увеличению количества стерильных цветков и, как следствие, к уменьшению количества зерновок в колосе и урожая семян. Отсутствие же снижения в стрессовых условиях биомассы зерновок, сформировавшихся на главном побеге, вероятно, связано с поддержанием высокой скорости фотосинтеза в подфлаговом и флаговом листьях.

Таким образом, полученные нами данные показывают, что отрицательное влияние недостатка цинка в субстрате на рост и ФСА растений ячменя различно на разных фазах онтогенеза. В фазу кушения определенные структурно-функциональные перестройки ФСА, по-видимому, способствуют поддержанию высокой фотосинтетической активности растений, испытывающих дефицит цинка, что во многом обеспечивает успешный переход к генеративному развитию и формирование элементов соцветия. В фазу выхода в трубку, когда заметно возрастает потребность растений в микроэлементах, дефицит цинка негативно сказывается на работе ФСА, что выражается в замедлении скорости фотосинтетических процессов и, по нашему мнению, может быть одной из причин уменьшения в этих условиях количества фертильных цветков и снижения количества зерновок и, в целом, урожая семян. Поддержание же высокой скорости фотосинтеза в листьях, являющихся основными донорами ассимилятов в созревающие семена, обеспечило формирование на главном побеге полноценных зерновок с биомассой, соответствующей биомассе зерновок с растением, находящимся в благоприятных условиях минерального питания.

Исследования проводили с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН”.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № FMEN-2022-0004).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо данных, полученных с участием людей и животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Coleman J.E.* Zinc enzymes // *Curr. Opin. Chem. Biol.* 1998. V. 2. P. 222.
[https://doi.org/10.1016/s1367-5931\(98\)80064-1](https://doi.org/10.1016/s1367-5931(98)80064-1)

2. *Marschner H.* Mineral nutrition of higher plants. London: Academic press, 1995. 889 p.
<https://doi.org/10.1016/C2009-0-63043-9>
3. *Cakmak I.* Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species // *New Phytol.* 2000. V. 146. P. 185.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00630.x>
4. *Alloway B.J.* Micronutrients and crop production: an introduction // *Micronutrient Deficiencies in Global Crop Production* / Ed. B.J. Alloway. Springer Science + Business Media B.V. 2008. P. 1.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6860-7>
5. *Казнина Н.М., Титов А.Ф.* Влияние дефицита цинка на физиологические процессы и продуктивность культурных злаков // *Успехи современной биологии.* 2019. Т. 139. № 3. С. 280.
<https://doi.org/10.1134/S0042132419030037>
6. *Куперман Ф.М.* Морфофизиология растений. Москва: Высшая школа, 1984. 240 с.
7. *Digel B., Pankin A., von Korff M.* Global transcriptome profiling of developing leaf and shoot apices reveals distinct genetic and environmental control of floral transition and inflorescence development in barley // *Plant Cell.* 2015. V. 27. P. 2318.
<https://doi.org/10.1105/tpc.15.00203>
8. *Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., Осипова М.А.* Генетика развития растений. Санкт-Петербург: Изд-во Н-Л., 2010. 432 с.
9. *Huijser P., Schmid M.* The control of developmental phase transitions in plants // *Development.* 2011. V. 138. P. 4117.
<https://doi.org/10.1242/dev.063511>
10. *Posé D., Yant L., Schmid M.* The end of innocence: flowering networks explode in complexity // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. V. 15. P. 45.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.09.002>
11. *Gol L., Tomé F., von Korff M.* Floral transitions in wheat and barley: interactions between photoperiod, abiotic stresses, and nutrient status // *J. Exp. Bot.* 2017. V. 68. № 7. P. 1399.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erx055>
12. *Rehman A., Farooq M., Ozturk L., Asif M., Siddique K.H.M.* Zinc nutrition in wheat-based cropping systems // *Plant Soil.* 2018. V. 422. P. 283.
<https://doi.org/10.1007/s11104-017-3507-3>
13. *Genc Y., McDonald G.K., Graham R.D.* Differential expression of zinc efficiency during the growing season of barley // *Plant Soil.* 2004. V. 263. P. 273.
<https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000047741.52700.29>
14. *Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений. Москва: Наука, 1981. 96 с.
15. *Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф.* Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // *Физиология растений.* 1961. Т. 8. С. 375.
16. *Шлык А.А.* Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // *Биологические методы в физиологии растений.* Москва: Наука, 1971. С. 154.
17. *Жолкевич В.Н., Пильщикова Н.В.* Методы изучения транспирации и состояния устьиц // *Водный обмен растений* / Под ред. И.А. Тарчевского, В.Н. Жолкевича. Москва: Наука, 1989. С. 152.
18. *Hacisalihoglu G., Kochian L.V.* How do some plants tolerate low levels of soil zinc? Mechanisms of zinc efficiency in crop plants // *New Phytol.* 2003. V. 159. P. 341.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00826.x>
19. *Hajiboland R., Amirazad F.* Growth, photosynthesis and antioxidant defense system in Zn-deficient red cabbage plants // *Plant Soil Environ.* 2010. V. 56. № 5. P. 209.
<https://doi.org/10.17221/207/2009-PSE>
20. *Sharma P.N., Tripathi A., Bisht S.S.* Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower // *Plant Physiol.* 1995. V. 107. P. 751.
<https://doi.org/10.1104/pp.107.3.751>
21. *Ghanepour S., Shakiba M.-R., Toorchi M., Oustan S.* Role of Zn nutrition in membrane stability, leaf hydration status, and growth of common bean grown under soil moisture stress // *J. Biodivers. Environ. Sci.* 2015. V. 6. № 4. P. 9.
22. *Wang H., Jin J.Y.* Photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters, and lipid peroxidation of maize leaves as affected by zinc deficiency // *Photosynthetica.* 2005. V. 43. № 4. P. 591.
<https://doi.org/10.1007/s11099-005-0092-0>
23. *Salama Z.A., El-Fouly M.M., Lazova G., Popova L.P.* Carboxylating enzymes and carbonic anhydrase functions were suppressed by zinc deficiency in maize and chick pea plants // *Acta Physiol. Plant.* 2006. V. 28. № 5. P. 445.
<https://doi.org/10.1007/BF02706627>
24. *Chen W., Yang X., He Z., Feng Y., Hu F.* Differential changes in photosynthetic capacity, 77 K chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure between Zn-efficient and Zn-inefficient rice genotypes (*Oryza sativa*) under low zinc stress // *Physiol. Plant.* 2008. V. 132. P. 89.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00992.x>
25. *Mattiello E.M., Ruiza H.A., Nevesa J.C.L., Ventrellab M.C., Araújo W.L.* Zinc deficiency affects physiological and anatomical characteristics in maize leaves // *J. Plant Physiol.* 2015. V. 183. P. 138.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.05.014>
26. *Siddiqui S.N., Umar S., Iqbal M.* Zinc-induced modulation of some biochemical parameters in a high- and a low-zinc-accumulating genotype of *Cicer arietinum* L. grown under Zn-deficient condition // *Protoplasma.* 2015. V. 252. P. 1335.
<https://doi.org/10.1007/s00709-015-0767-8>
27. *Kaznina N.M., Batova Y.V., Repkina N.S.* Effect of zinc deficiency and excess on the antioxidant enzymes activity in barley seedling leaves // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* 2021. V. 14(3). P. 287.
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0351>
28. *Subba P., Mukhopadhyay M., Mohato S.K., Bhutia K.D., Mondal T.K., Ghosh S.K.* Zinc stress induces physiological, ultra-structural and biochemical changes in mandarin orange (*Citrus reticulata* Blanco) seedlings // *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 2014. V. 20. № 4. P. 461.
<https://doi.org/10.1007/s12298-014-0254-2>
29. *Cakmak I., Ekiz H., Yilmaz A., Torun B., Köleli N., Gültekin I., Alkan A., Eker S.* Differential response of rye, triticale, bread and durum wheat to zinc deficiency

- in calcareous soils // *Plant Soil*. 1997. V. 188. P. 1.
<https://doi.org/10.1023/A:1004247911381>
30. *Abdoli M., Esfandiari E.* Assessment of genetic variation and zinc deficient tolerance in spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) genotypes in calcareous soil with zinc deficiency // *J. Genet. Res.* 2017. V. 3. № 1. P. 7.
<https://doi.org/10.22080/JGR.2017.13099.1070>
31. *Khan M., Fuller M., Baloch F.* Effect of soil applied zinc sulphate on wheat (*Triticum aestivum* L.) grown on a calcareous soil in Pakistan // *Cereal Res. Commun.* 2008. V. 36. P. 571.
<https://doi.org/10.1556/CRC.36.2008.4.6>
32. *Ma D., Sun D., Wang C., Ding H., Qin H., Hou J., Huang X., Xie Y., Guo T.* Physiological responses and yield of wheat plants in zinc-mediated alleviation of drought stress // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. P. 860.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00860>
33. *Pandey N., Pathak G.C., Sharma C.P.* Impairment in reproductive development is a major factor limiting yield of black gram under zinc deficiency // *Biol. Plant.* 2009. V. 53. № 4. P. 723.
<https://doi.org/10.1007/s10535-009-0131-y>
34. *Mousavi S.R.* Zinc in crop production and interaction with phosphorus // *Aust. J. Basic Appl. Sci.* 2011. V. 5. P. 1503.
35. *Nautiyal N., Yadav S., Singh D.* Improvement in reproductive development, seed yield, and quality in wheat by zinc application to a soil deficient in zinc // *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 2011. V. 42. P. 2039.
<https://doi.org/10.1080/00103624.2011.596235>
36. *Takatsuji H., Mori M., Benfey P.N., Ren L., Chua N.H.* Characterization of zinc finger DNA-binding protein expressed specifically in petunia petals and seedlings // *EMBO J.* 1992. V. 11. P. 241.
<https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1992.tb05047.x>
37. *Agarwal P., Arora R., Ray S., Singh A.K., Singh V.P., Takatsuji H., Kapoor S., Tyagi A.K.* Genome-wide identification of C₂H₂ zinc-finger gene family in rice and their phylogeny and expression analysis // *Plant Mol. Biol.* 2007. V. 65. P. 467.
<https://doi.org/10.1007/s11103-007-9199-y>
38. *Brown P.H., Cakmak I., Zhang Q.* Form and function of zinc plants // *Zinc in soils and plants* / Ed. A.D. Robson. Netherlands: Springer, 1993. P. 93.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-0878-2_7
39. *Gene Y., McDonald G.K., Graham R.D.* A soil-based method to screen for zinc efficiency in seedlings and its ability to predict yield responses to zinc deficiency in mature plants // *Aust. J. Agric. Res.* 2002. V. 53. № 4. P. 409.
<https://doi.org/10.1071/AR01088>
40. *Gene Y., McDonald G.K., Graham R.D.* Contribution of different mechanisms to zinc efficiency in bread wheat during early vegetative stage // *Plant Soil.* 2006. V. 281. P. 353.
<https://doi.org/10.1007/s11104-005-4725-7>