

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/27/10

**Ю.В. Иванов¹, А.И. Иванова¹, А.В. Карташов¹,
А.Д. Федулова², Ю.В. Савочкин¹**

¹Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва, Россия

²Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия

Минеральное питание сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия цинка

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 12-04-01715-а).

*Изучено воздействие цинка в диапазоне 1,26–300 мкМ ZnSO₄ на рост сеянцев сосны обыкновенной в условиях водной культуры и содержание в их органах важнейших элементов минерального питания (калий, кальций, магний, фосфор, цинк, железо, марганец). Показана высокая чувствительность сосны на данном этапе онтогенеза к токсическому действию цинка, проявляющаяся в значительном угнетении роста даже при минимальной экспериментальной концентрации (50 мкМ ZnSO₄). Преимущественное накопление цинка в корневой системе характеризует сеянцы сосны обыкновенной как исключения данного металла. Обнаружены серьезные нарушения минерального питания сеянцев, связанные со снижением поглощения элементов корневой системой и их транслокацией в надземные органы. Наиболее выраженным последствием токсического действия цинка для минерального питания растений явился острый дефицит марганца, содержание которого снижалось в 3,5 раза в корневой системе и хвое сеянцев сосны при воздействии 300 мкМ ZnSO₄. Выявлены органоспецифические различия в содержании исследуемых элементов минерального питания при действии цинка в повышенных концентрациях. Нарушение баланса магния, марганца и железа могло быть одной из причин наблюдаемого снижения содержания хлорофиллов *a* и *b* в ассимилирующих органах сеянцев.*

Ключевые слова: тяжелые металлы; дефицит элементов минерального питания; поглощение и транслокация; фотосинтетические пигменты.

Введение

Стремительный рост объемов поступления цинка в окружающую среду делает его одним из наиболее опасных поллютантов. Вследствие интенсивного загрязнения этим металлом сельскохозяйственных земель и лесных угодий снижается биологическая продуктивность и устойчивость растений, произрастающих на данных территориях [1]. Под влиянием цинка в избы-

точных концентрациях у большинства видов растений замедляются рост и развитие, снижаются темпы накопления биомассы, сопровождающиеся хлорозом ассимилирующих органов вследствие нарушения поглощения, транспорта и утилизации необходимых химических элементов [2].

Высокая лесистость территории Российской Федерации, преобладание видов хвойных растений и их длительный онтогенез определяют стратегическую важность изучения физиолого-биохимических механизмов ответа хвойных растений на рост содержания в окружающей среде тяжелых металлов. Сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) – типичного представителя хвойных лесов России – являются удобным объектом для изучения механизмов адаптации хвойных древесных растений к действию цинка ввиду высокой чувствительности по сравнению с большинством цветковых растений [3].

Целью данного исследования является установление характера и механизмов воздействия цинка в токсических концентрациях на содержание отдельных микро- и макроэлементов в органах и на минеральное питание семян в целом.

Материалы и методики исследования

Семена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), предоставленные Учебно-опытным лесхозом Брянской государственной инженерно-технологической академии, проращивали в растворах $ZnSO_4$ (концентрации 1,26 (контроль), 50, 150 и 300 мкМ) на дистиллированной воде. После сброса семенной кожуры и развертывания семядолей сеянцы переносили на питательную среду следующего ионного состава: NH_4^+ – 2,0 мМ; K^+ – 1,5 мМ; Ca^{2+} – 1,0 мМ; Mg^{2+} – 0,5 мМ; Na^+ – 0,21 мМ; Fe^{2+} – 9,5 мкМ; Mn^{2+} – 5 мкМ; Zn^{2+} – 1,26 мкМ; Cu^{2+} – 0,32 мкМ; Co^{2+} – 0,02 мкМ; NO_3^- – 2,0 мМ; Cl^- – 2,0 мМ; PO_4^{3-} – 1,5 мМ; SO_4^{2-} – 0,616 мМ; BO_3^{3-} – 55 мкМ; ЭДТА⁴⁻ – 9,5 мкМ; I^- – 1,0 мкМ; MoO_4^{2-} – 0,1 мкМ, pH = 4,5 [4] с соответствующими концентрациями цинка. Проращивание семян и выращивание сеянцев осуществляли в климатической камере при 16-часовом световом периоде при освещении светом от люминесцентных ламп OSRAM L36W/765 ($150 \pm 30 \mu E/m^2 \cdot c^{-1}$) в течение 6 недель [5, 6].

Оценку темпов накопления биомассы сеянцами проводили гравиметрическим методом. Для определения сухой массы и содержания воды в органах сеянцев их высушивали до постоянной массы [3].

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллы *a* и *b*) в ассимилирующих органах сеянцев определяли на спектрофотометре «Genesys 10UV» («Thermo Electron Corporation», США) в соответствии с ранее описанной процедурой [3, 7].

Содержание ионов цинка, калия, кальция, магния, марганца и железа в органах сеянцев определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре

«Формула ФМ400» («Лабист», Россия) после минерализации в растворах концентрированных азотной и хлорной кислот [3].

Содержание фосфора в органах семян определяли спектрофотометрически по содержанию фосфатов в минерализованных образцах методом, основанном на восстановлении аскорбиновой кислотой фосфорномолибденового комплекса с образованием продукта с максимумом оптического поглощения при 825 нм [8]. К 0,5 мл разбавленного образца добавляли раствор молибдата аммония в серной кислоте, после тщательного перемешивания добавляли водный раствор аскорбиновой кислоты. Полученная реакционная смесь объемом 2,0 мл содержала: 100 мМ H_2SO_4 , 0,85 мМ $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$, 43 мМ аскорбиновую кислоту. После развития окраски в течение 1 ч проводили измерение оптической плотности.

Значения коэффициентов биологического поглощения (отношение содержания элемента в корневой системе семян к содержанию его в питательном растворе) и коэффициентов транслокации (отношение содержания элемента в надземных органах к содержанию в корневой системе) исследованных химических элементов минерального питания выражали в расчете на сырую массу органов семян.

Статистическую обработку результатов выполняли в программе Microsoft Excel 2007. Из каждой выборки исключали значения параметров, выходящие за рамки $\pm 3\sigma$. Итоговые значения, представленные в таблицах и на рисунках, являются средней арифметической величиной \pm основная ошибка средней арифметической величины. Оценку существенности различий средних величин проводили с использованием t-критерия Стьюдента, корреляционный анализ – на основании всех имеющихся экспериментальных данных, за исключением отклоняющихся, оценку коэффициентов корреляции – в соответствии со шкалой Чеддока.

Результаты исследования и обсуждение

Хроническое действие цинка во всем диапазоне исследованных концентраций приводило к значительному снижению темпов накопления массы сеянцами сосны по сравнению с контрольной группой растений ($r = -0,90$, $p < 0,001$): на 18,5% при 50 мкМ и на 66,1% при 300 мкМ ZnSO_4 . Анализ изменений сухой массы органов семян выявил отрицательные корреляции с испытанными концентрациями цинка ($p < 0,001$): корневая система ($r = -0,88$), гипокотили ($r = -0,78$), семядоли ($r = -0,49$), хвоя ($r = -0,92$), свидетельствующие о значительном подавлении развития всех органов семян. Однако ингибирование развития корневой системы и хвои семян было более выраженным в сравнении с гипокотильями и семядолями (рис. 1). Воздействие 50 мкМ ZnSO_4 приводило к снижению (при $p < 0,001$) прироста массы корневой системы на 30,2%, хвои – на 19,3% по сравнению с контролем, а 300 мкМ Zn^{2+} – на 77,3 и 74,6%, соответственно. В результате вклад гипокотилей и семядолей в общую биомассу семян, выращенных в при-

сутствии 150 и 300 мкМ цинка, увеличивался по сравнению с контролем соответственно на 66,9 и 107,5%.

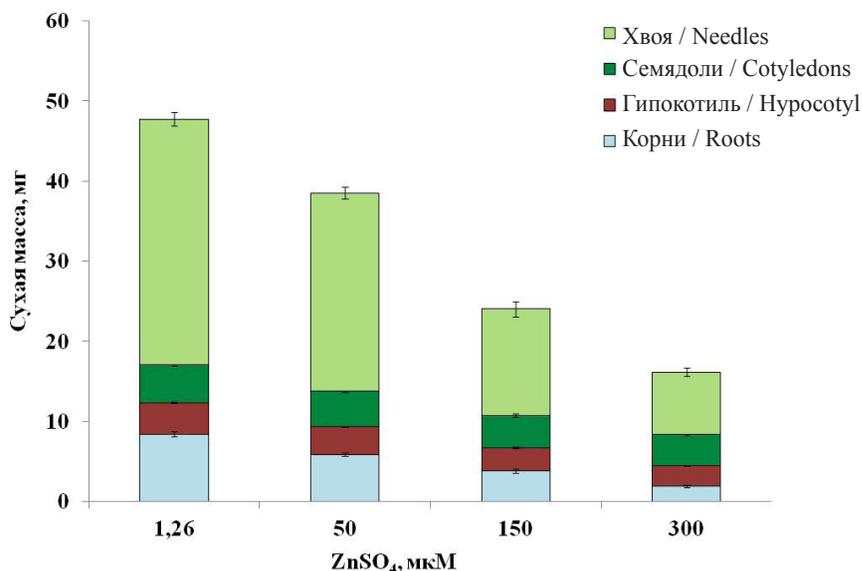


Рис. 1. Сухая масса органов сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия цинка /

Fig. 1. Dry weight of Scots pine seedlings organs under the chronic effect of zinc ions

Вследствие подобного характера изменения масс органов сеянцев использование соотношения массы надземных и подземных органов для характеристики токсического воздействия цинка на сеянцы сосны представляется нам не совсем корректным. Несмотря на наличие высокой корреляции ($r = 0,80$, $p < 0,001$) данного соотношения с использованными концентрациями цинка, максимальное его увеличение составляло 64,9% при 300 мкМ и лишь 14,8 и 12,7% соответственно – при 50 и 150 мкМ ZnSO₄, несмотря на сильное ингибирование роста корневой системы и хвои сеянцев при этих концентрациях (рис. 1).

В ранее проведенных исследованиях воздействие 150 мкМ ZnSO₄ в питательном растворе с реакцией среды, близкой к нейтральной ($pH = 6,6$), ингибировало накопление массы сеянцами на 21% по сравнению с контролем [3], а в данном эксперименте ($pH = 4,5$), при прочих идентичных параметрах, – на 49,5% (см. рис. 1). Столь значительное подавление развития сеянцев сосны при воздействии повышенных концентраций цинка, наблюдаемое в настоящем эксперименте, свидетельствует об усилении токсического эффекта цинка в кислой среде [4]. В то же время минеральный состав и pH питательной среды, используемой в

настоящем эксперименте, более предпочтительны для выращивания сеянцев сосны, так как масса контрольной группы сеянцев в два раза превышала массу растений, полученных в предыдущих экспериментах [3], и лишь на 16,4% уступала массе однолетних сеянцев, выращенных в открытом грунте [9].

Снижение темпов роста сеянцев сосны при действии цинка, регистрируемое по уменьшению прироста сухой массы, могло быть обусловлено непосредственным токсическим действием цинка на макромолекулы и нарушением водно-ионного гомеостаза. Анализ содержания воды в органах сеянцев (табл. 1) выявил отрицательные (за исключением гипокотилей) корреляции с концентрациями цинка в питательном растворе (при $p < 0,001$): корневая система ($r = -0,85$), гипокотили ($r = 0,43$), семядоли ($r = -0,41$), хвоя ($r = -0,52$). Максимальное снижение содержания воды отмечалось в семядолях во всем диапазоне концентраций цинка в среднем на 2,6% по сравнению с контролем. Только при воздействии 300 мкМ $ZnSO_4$ регистрировалось значимое ($p < 0,001$) снижение содержания воды в корневой системе (на 3,6%) и хвое сеянцев (на 1,5%) в сравнении с соответствующими контрольными значениями.

Таблица 1 / Table 1

**Содержание воды (%) в органах сеянцев сосны в условиях
хронического действия цинка /
Water content (%) in organs of Scots pine seedlings
under the chronic effect of zinc ions**

Орган сеянца / Seedling's organ	$ZnSO_4$, мкМ / $ZnSO_4$, uM			
	1,26	50	150	300
Корневая система / Root system	91,47 ± 0,08	91,31 ± 0,12	90,18 ± 0,31	88,20 ± 0,34
Гипокотиль / Hypocotyl	71,49 ± 0,48	72,15 ± 0,39	72,27 ± 1,08	74,32 ± 0,50
Семядоли / Cotyledons	77,38 ± 0,33	75,74 ± 0,43	75,53 ± 0,41	74,89 ± 0,42
Хвоя / Needles	81,39 ± 0,10	80,71 ± 0,14	80,53 ± 0,22	80,20 ± 0,21

Наблюдаемое снижение содержания воды в органах сеянцев могло происходить как вследствие нарушения поглощения воды корнем, изменения структуры проводящих тканей, так и за счет миниатюризации клеток, увеличения общего объема клеточных стенок и их лигнификации [10].

Анализ содержания цинка в контрольной группе сеянцев свидетельствует о достаточной обеспеченности им растения и преимущественном накоплении в корневой системе и семядолях (табл. 2). В пользу данного утверждения свидетельствуют данные элементного анализа хвои взрослых растений сосны обыкновенной в естественных условиях произрастания. В частности,

в хвое текущего года накапливалось $0,49 \pm 0,03$ мкмоль цинка/г сухой массы, а в однолетней и многолетней хвое – $0,63 \pm 0,07$ мкмоль/г сухой массы [11].

Увеличение концентрации цинка в питательном растворе сопровождалось практически пропорциональным ростом его содержания в осевых органах сеянцев (при $p < 0,001$): корневая система ($r = 0,92$), гипокотиль ($r = 0,96$), а также и каскадным ростом ($p < 0,001$) в ассимилирующих органах: семядоли ($r = 0,61$), хвоя ($r = 0,83$). Воздействие 50 мкМ ZnSO_4 приводило к увеличению содержания цинка в корневой системе в 13,8, а в гипокотильях – в 3,6 раз по сравнению с контролем, а 300 мкМ ZnSO_4 – в 35,0 и 23,4 раз соответственно.

Таблица 2 / Table 2

Содержание элементов минерального питания в органах сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия цинка /
Content of mineral elements in organs of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions

ZnSO ₄ , мкМ / ZnSO ₄ , μM	Содержание элемента, мкмоль/г сухой массы / Element content, umole/g of dry weight						
	Zn	P	K	Mg	Ca	Mn	Fe
Корневая система / Root system							
1,26	1,70±0,09	81,7±1,5	830,0±17,3	55,4±0,8	21,0±0,9	3,10±0,22	27,7±1,6
50	23,39±1,32	77,0±2,4	755,0±19,4	43,5±0,8	15,8±1,1	1,44±0,08	34,1±1,9
150	44,38±4,55	73,2±7,3	561,7±60,0	37,0±3,4	15,6±2,9	0,96±0,05	35,0±5,7
300	59,51±1,85	71,3±3,8	570,5±18,6	42,1±1,1	17,5±1,5	0,88±0,05	33,6±2,1
Гипокотиль / Hypocotyl							
1,26	0,82±0,06	29,5±1,7	210,6±6,0	62,2±1,6	20,4±1,9	1,02±0,07	2,75±0,61
50	2,92±0,14	28,9±1,3	205,6±3,0	52,6±1,5	17,9±0,8	0,82±0,03	4,19±1,06
150	9,57±0,58	26,1±1,5	193,4±2,6	48,1±1,5	13,9±2,6	1,02±0,07	7,55±2,96
300	19,22±1,03	37,5±0,9	227,5±14,0	50,4±1,6	10,0±0,5	1,08±0,05	4,60±1,10
Семядоли / Cotyledons							
1,26	1,94±0,24	37,7±1,5	378,7±19,3	137,1±3,6	35,0±2,4	8,19±0,30	5,88±0,93
50	7,19±0,67	38,4±1,8	229,8±6,7	145,3±4,0	26,8±2,8	5,61±0,43	6,82±2,16
150	5,92±0,83	42,6±2,0	319,0±48,0	145,7±7,0	20,5±1,4	5,43±0,18	4,63±1,86
300	8,23±0,85	51,2±3,1	234,4±6,1	154,6±2,5	11,8±0,7	5,36±0,18	5,83±1,26
Хвоя / Needles							
1,26	0,49±0,03	26,9±0,8	480,7±8,9	78,5±1,5	25,8±0,5	4,16±0,12	4,21±0,63
50	1,50±0,13	22,2±1,3	557,3±11,7	62,0±0,9	27,1±0,8	3,02±0,10	7,27±1,14
150	3,92±0,40	26,9±3,2	446,1±50,6	53,4±4,4	21,7±2,0	2,33±0,14	5,71±1,38
300	3,91±0,31	21,5±2,5	445,7±34,7	51,5±3,7	20,1±1,6	1,20±0,10	4,99±2,26

Рост содержания цинка в корневой системе происходил на фоне снижения интенсивности его поглощения из питательного раствора, о чем свидетельствовало падение коэффициента биологического поглощения в 5,0 раз: от 0,115 в контроле до 0,023 при 300 мкМ ZnSO_4 . Накопление цинка в семядолях сеянцев не имело концентрационной зависимости, так как в диапазоне $50\text{--}300 \text{ мкМ ZnSO}_4$ увеличивалось в среднем в 3,7 раза. Аналогичная закономерность в накоплении цинка была отмечена и для хвои сеянцев, но в диапазоне $150\text{--}300 \text{ мкМ ZnSO}_4$, когда содержание цинка увеличивалось в

8,0 раз по сравнению с контролем (табл. 2). Ограниченное поступление цинка в ассимилирующие органы подтверждалось снижением коэффициентов его транслокации в семядоли (до 10,5 раз) и в хвою (до 5,7 раз) по сравнению с контролем, что позволяет отнести сосну обыкновенную к группе растений – исключателей цинка.

Анализ элементного состава корневой системы сеянцев сосны контрольной группы свидетельствует о максимальном содержании в ней калия (см. табл. 2), коэффициент биологического поглощения которого из питательного раствора составлял 47,1%. В целом минимальные значения коэффициентов биологического поглощения были характерны для макроэлементов: магний – 9,45%, фосфор – 4,64%, кальций – 1,79%, а максимальные – для микроэлементов: марганец – 53,0%, цинк – 115,2%, железо – 248,3%, что свидетельствует о высокой эффективности функционирования механизмов их поглощения. Отметим, что содержание калия в корневой системе (табл. 2) в 4,3 раза превышало его содержание в корневой системе однолетних сеянцев, выращенных в открытом грунте, в то время как содержание фосфора находилось на сопоставимом уровне [9].

Хроническое воздействие цинка даже в минимальной концентрации (50 мкМ) приводило к существенным нарушениям баланса элементов минерального питания в корневой системе сеянцев. В частности, отмечалось меньшее (при $p < 0,001$) содержание: калия – на 9,0%, фосфора – на 5,8% ($p > 0,05$), кальция – на 24,9%, магния – на 21,5% и марганца – на 53,6%. При этом содержание железа в корневой системе сеянцев превышало контрольные значения на 23,1% ($p < 0,01$) по сравнению с контрольной группой растений (см. табл. 2). Корреляционным анализом выявляется заметная (при $p < 0,001$) связь содержания в корневой системе калия ($r = -0,67$), магния ($r = -0,55$) и марганца ($r = -0,57$) с ростом концентрации цинка в питательном растворе. Однако только содержание марганца снижалось во всем диапазоне испытанных концентраций цинка с минимумом (в 3,5 раз ниже контроля) при 300 мкМ $ZnSO_4$, в то время как минимальное содержание калия (на 32,4%) и магния (на 33,2%) отмечалось при воздействии 150 мкМ $ZnSO_4$. На этом фоне достоверной корреляционной связи между концентрацией цинка в питательном растворе и содержанием фосфора ($r = -0,25$) и кальция ($r = -0,20$) в корневой системе сеянцев не обнаруживалось, поскольку во всех вариантах опыта фосфора накапливалось в среднем на 9,6%, а кальция – на 22,5% меньше, чем в контроле. Примечательно, что на фоне снижения содержания всех исследованных элементов минерального питания содержание железа в корневой системе сеянцев увеличивалось в среднем на 23,7%, независимо от концентрации цинка в питательном растворе ($r = 0,30$, $p < 0,05$; см. табл. 2).

Наблюдаемое снижение содержания исследованных элементов минерального питания в корневой системе, за исключением железа, могло быть обусловлено как падением поглощения элемента из питательной среды, так

и расходом его на отток в надземные органы. Расчет коэффициентов биологического поглощения элементов свидетельствует о сильном снижении коэффициента поглощения марганца – в среднем на 59,1%, что сопоставимо со средним снижением его содержания в корневой системе на 64,7% (табл. 2). Однако на фоне значительного снижения содержания в корневой системе магния (в среднем на 26,3%), калия (в среднем на 24,2%) и кальция (в среднем на 22,5%) снижение коэффициентов их биологического поглощения составляло в среднем: 12,7, 11,3 и 7,6% соответственно. Напротив, снижение содержания фосфора в корневой системе происходило на фоне увеличения его коэффициента биологического поглощения – в среднем на 6,7%, а увеличение содержания железа (в среднем на 23,7%) было связано с увеличением его коэффициента биологического поглощения на 46,7%.

В гипокотылях семян, депонирующих наибольшее количество поступающего в надземные органы цинка, характер изменений в содержании исследованных элементов минерального питания значительно отличался от корневой системы. В частности, практически неизменным оставался уровень калия ($r = 0,26$, $p > 0,05$) и марганца ($r = 0,21$, $p > 0,05$), при воздействии 300 мкМ $ZnSO_4$ на 27,3% увеличивалось содержание фосфора ($r = 0,57$, $p < 0,001$), а содержание кальция снижалось во всем диапазоне концентраций цинка ($r = -0,68$, $p < 0,001$). Аналогично корневой системе снижалось содержание магния ($r = -0,53$, $p < 0,001$) и увеличивалось содержание железа ($r = 0,16$, $p > 0,05$) (табл. 2).

Поддержание стабильного уровня калия в гипокотылях обеспечивалось увеличением его транслокации (в среднем на 6,3%), в то время как транспорт марганца возрастал в среднем на 128,8%. В то же время меньшие значения коэффициентов транслокации кальция и магния (в среднем на 24,1% и 9,6%, соответственно) отмечались на фоне значительного снижения содержания данных элементов в гипокотылях (табл. 2). Таким образом, характер изменений пула исследуемых элементов минерального питания в гипокотылях свидетельствует о преобладании их транспорта в ассимилирующие органы семян над поступлением из корневой системы.

Между семядолями и хвоей семян обнаружены значительные органоспецифические различия как в конститутивном содержании элементов минерального питания, так и в характере изменений их пула в условиях хронического действия цинка. В контрольных условиях хвоя семян характеризовалась меньшим содержанием фосфора на 28,7%, кальция – на 26,3%, магния – на 42,7%, марганца – на 49,2% и железа – на 28,4% по сравнению с семядолями. Только содержание калия в хвое было на 26,9% выше, чем в семядолях (см. табл. 2).

Сопоставление полученных результатов с литературными данными свидетельствует о значительной аккумуляции ряда элементов минерального питания в ассимилирующих органах контрольных растений сосны, выращенных в условиях водной культуры, по сравнению с растениями в естественных условиях обитания. Например, уровень калия в хвое семян, регистрируемый в

нашем эксперименте, в 2,1 раза превышал его содержание в хвое однолетних сеянцев [9] и в 3,4 раза – содержание в хвое текущего года взрослых растений сосны [11]. Кроме того, нами отмечалось более высокое содержание железа (в 10,8 раз) и магния (в 2,0 раза) в хвое сеянцев по сравнению с их содержанием в хвое взрослых растений. Вместе с тем по содержанию кальция и фосфора в хвое сеянцы уступали взрослым растениям в 1,5 и 1,8 раз соответственно [11].

Наиболее яркий эффект токсического действия цинка в ассимилирующих органах сеянцев проявлялся в значительном снижении содержания в них марганца. Уже при воздействии 50 мкМ $ZnSO_4$ содержание марганца снижалось (при $p < 0,001$) на 31,5% в семядолях и на 27,4% в хвое в сравнении с контролем. При более высоких концентрациях цинка в питательном растворе в хвое сеянцев развивался острый дефицит марганца, содержание которого при 300 мкМ $ZnSO_4$ снижалось в 3,5 раза по сравнению с контролем ($r = -0,80$, $p < 0,001$). Однако в семядолях содержание марганца с ростом концентрации цинка не изменялось ($r = -0,56$, $p < 0,01$), оставаясь на стабильно низком уровне – на 33,3% меньше контрольного (табл. 2). Отметим, что ассимилирующие органы сеянцев характеризовались максимальными коэффициентами транслокации марганца (семядоли – 6,99, хвоя – 2,92), значения которых при действии цинка увеличивались в среднем на 81,0% (семядоли) и 34,4% (хвоя) по сравнению с контролем. Таким образом, развитие дефицита марганца в органах сеянцев сосны в условиях токсического действия цинка было обусловлено исключительно нарушением его усвоения корневой системой из питательного раствора.

Воздействие цинка приводило к снижению содержания кальция и калия как в семядолях, так и хвое сеянцев. Развитие дефицита кальция в семядолях происходило во всем диапазоне концентраций цинка ($r = -0,83$, $p < 0,001$), в то время как в хвое – только при воздействии 150 и 300 мкМ $ZnSO_4$ ($r = -0,41$, $p < 0,001$). Снижение содержания кальция в семядолях сеянцев (в среднем на 43,7%) происходило на фоне уменьшения коэффициента его транслокации на 28,5%, а пониженное содержание кальция в хвое (в среднем на 19,0%) при воздействии 150 и 300 мкМ цинка было опосредовано уменьшением коэффициента его транслокации на 13,5% (см. табл. 2). Наблюдаемый характер изменения содержания кальция в органах сеянцев сосны при действии цинка свидетельствует о нарушении его поглощения и транспорта в ассимилирующие органы. Возможными причинами этого являются замещение цинком кальция в местах связывания с транспортирующими молекулами (например, с Ca^{2+} -АТФазами) и ослаблением транспирационного тока в связи с общетоксическим действием цинка [2].

Наиболее сильное снижение содержания калия было характерно для семядолей сеянцев ($r = -0,50$, $p < 0,01$) – в среднем на 31,1% во всем диапазоне концентраций. Содержание калия в хвое снижалось на 7,2% по сравнению с контролем лишь при воздействии 150 и 300 мкМ $ZnSO_4$, в то время как при 50 мкМ оно увеличивалось на 15,9% (табл. 2). В результате не обнаруживалось свя-

зи содержания калия в хвое с испытанными концентрациями цинка ($r = -0,22$, $p < 0,05$). Наблюдаемые изменения в содержании калия в ассимилирующих органах происходили на фоне снижения коэффициента его транслокации в семядоли в среднем на 13,5% и увеличении коэффициента транслокации в хвою на 19,6%. Снижение содержания калия в органах семян, на наш взгляд, связано с цитотоксическим действием цинка, замедлением роста клеток растяжением и ослаблением транспирационного тока. Вследствие нехватки калия в растущих клетках хвои происходит его реутилизация из закончивших рост семядолей, что препятствует развитию острого дефицита этого элемента.

Характер изменения содержания фосфора в ассимилирующих органах в условиях токсического действия цинка кардинально различался между семядолями и хвоей семян (см. табл. 2). В то время как в семядолях отмечалось увеличение его содержания во всем диапазоне испытанных концентраций цинка в среднем на 16,6% ($r = 0,79$, $p < 0,001$), его содержание в хвое в среднем снижалось на 12,3% ($r = -0,19$, $p > 0,05$). Анализ коэффициентов транслокации фосфора также свидетельствует об усилении его поступления в семядоли (в среднем на 18,4%) и снижении интенсивности поступления в хвою семян (в среднем на 13,0%). Накопление цинка в семядолях семян происходило интенсивнее, чем в хвое (см. табл. 2), поэтому увеличение содержания фосфора могло быть связано с детоксикацией избытка данного тяжелого металла. Для многих цветковых растений доказана вовлеченность органических фосфатов в детоксикацию цинка в корневой системе за счет образования нерастворимого фитата [12], который может связывать до 85% цинка, поступившего в растение [13]. Вероятно, этот механизм функционирует и у хвойных растений, поскольку они способны к синтезу и аккумуляции фитиновой кислоты в тканях [14].

Магний играет важную роль в метаболизме растений, поскольку входит в активные центры многих макромолекул, тесно связанных с фотосинтезом, биосинтезом белков и нуклеиновых кислот [2, 15]. Его содержание в ассимилирующих органах семян в условиях хронического действия цинка изменялось аналогично содержанию фосфора. Для семядолей семян было характерно увеличение содержания магния (в среднем на 8,3%) ($r = 0,55$, $p < 0,01$), а для хвои – значительное снижение содержания во всем диапазоне концентраций цинка ($r = -0,64$, $p < 0,001$) – в среднем на 29,1% (табл. 2). При конститутивно высоких значениях коэффициентов транслокации магния в семядоли (6,56) и хвою семян (3,09) токсическое действие цинка приводило к увеличению их значений в семядолях в среднем на 36,9% и снижению в хвое в среднем на 12,9%. Таким образом, дефицит магния в хвое, аналогично дефициту марганца, развивался в результате снижения поглощения магния корневой системой семян.

Анализ содержания железа в ассимилирующих органах семян сосны не выявил четкой связи с содержанием цинка в питательном растворе. Снижение содержания железа в семядолях в сравнении с контролем составляло не более 2,1% ($r = 0,25$, $p > 0,05$). В хвое семян, напротив, регистрировалось увеличение его содержания по сравнению с контролем в среднем на 42,3%,

с максимумом при 50 мкМ цинка – на 72,7% ($r = 0,17$, $p > 0,05$) (табл. 2). Подобный характер изменений пула железа в органах сеянцев позволяет утверждать, что его дефицита в условиях токсического действия цинка у сеянцев сосны обыкновенной не наблюдалось.

Содержание железа в органах различных видов растений находится в тесной взаимосвязи с другими микроэлементами, в особенности с марганцем. Соотношение Fe/Mn рассматривается в качестве важного параметра минерального питания растений, поскольку данные элементы взаимосвязаны в метаболизме и, возможно, имеют общие механизмы транспорта. Для большинства видов цветковых растений оптимальное соотношение Fe/Mn находится в пределах 1,5–2,5 [16]. Полученные нами результаты свидетельствуют о значительном преобладании железа над марганцем в корневой системе контрольных растений сосны (8,9), которое значительно возрастало в условиях токсического действия цинка (до 38,2 раз при 300 мкМ ZnSO₄). В хвое сеянцев также отмечалось увеличение соотношения Fe/Mn от 1,01 в контроле до 4,2 при 300 мкМ ZnSO₄. Столь сильный сдвиг баланса данных микроэлементов, вероятно, связан с диспропорционированием процессов поглощения и транспорта марганца. В пользу данного предположения свидетельствуют результаты, полученные на других видах растений. В частности, обработка сульфатом цинка растений сахарного тростника (*Saccharum* spp. сорт CoLk 8102) приводила к увеличению содержания марганца в тканях с одновременным снижением содержания железа [17]. В то же время у растений фасоли (*Phaseolus vulgaris* L. сорт Lodi) воздействие цинка сопровождалось снижением содержания марганца в корнях на фоне роста в них содержания железа [18].

Конститутивные и стресс-зависимые различия в содержании магния, марганца и железа в семядолях и хвое сеянцев (см. табл. 2) могли влиять на уровни содержания в них фотосинтетических пигментов, поскольку входят в состав белков фотосистем [2]. Содержание хлорофиллов *a* и *b* в семядолях контрольной группы растений превышало их содержание в хвое в 2,0 и 3,2 раза соответственно. В условиях токсического действия цинка в хвое наблюдалось снижение содержания хлорофиллов по сравнению с контрольной группой сеянцев, но без явной концентрационной зависимости: хлорофилл *a* ($r = -0,44$, $p < 0,001$), хлорофилл *b* ($r = -0,24$, $p > 0,05$). При этом минимальное содержание хлорофилла *a* в хвое отмечалось при воздействии 300 мкМ ZnSO₄ (на 24,0% ниже контрольных значений, $p < 0,001$), а хлорофилла *b* – при 50 мкМ цинка (ниже на 40,4%, $p < 0,001$). Напротив, в семядолях сеянцев минимальное содержание данных пигментов регистрировалось при воздействии 50 мкМ Zn²⁺ (при $p < 0,05$): хлорофилл *a* – на 24,1%, хлорофилл *b* – на 40,1% ниже контрольных значений. При более высоких концентрациях цинка в питательном растворе содержание фотосинтетических пигментов в семядолях снижалось менее значимо, а при 300 мкМ ZnSO₄ было сопоставимо с уровнями в контроле (табл. 3). Снижение содержания фотосинтетических пигментов при воздействии цинка также показано для растений фасоли (на 52%) [18] и некоторых сортов тополя (до 96%) [19].

Таблица 3 / Table 3

Содержание основных фотосинтетических пигментов в ассимилирующих органах сеянцев сосны в условиях хронического действия цинка /
Content of basic photosynthetic pigments in assimilating organs of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions

Орган сеянца / Seedling's organ	ZnSO ₄ , мкМ / ZnSO ₄ , uM			
	1,26	50	150	300
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сухой массы / Chlorophyll <i>a</i> content, mg/g of dry weight				
Семядоли / Cotyledons	4,61±0,41	3,50±0,12	3,75±0,08	4,73±1,31
Хвоя / Needles	2,33±0,08	1,91±0,05	1,89±0,06	1,77±0,11
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сухой массы / Chlorophyll <i>b</i> content, mg/g of dry weight				
Семядоли / Cotyledons	1,87±0,21	1,12±0,04	1,40±0,06	1,86±0,46
Хвоя / Needles	0,57±0,03	0,34±0,01	0,38±0,01	0,44±0,04

Таким образом, в условиях токсического действия цинка нами обнаружено развитие хлороза хвои сеянцев в связи с дефицитом магния и марганца, но не железа (см. табл. 2). При этом изменения в содержании хлорофиллов *a* и *b* в семядолях сеянцев могли быть связаны только с дефицитом марганца, возможно, из-за его замещения цинком в тилакоидных мембранах хлоропластов [2].

Заключение

Совокупность экспериментальных данных свидетельствует о серьезном нарушении минерального питания сеянцев сосны обыкновенной в условиях токсического действия цинка. Это связано со снижением поглощения элементов корневой системой и непропорциональной их транслокацией в надземные органы. Недосток калия и кальция в органах сеянцев преимущественно был результатом общетоксического действия цинка, связанного со снижением темпов метаболизма и падением транспирационного тока. Прогрессирующий дефицит магния и марганца в отдельных органах сеянцев был следствием ингибирования цинком механизмов активного транспорта данных элементов. Снижение содержания магния в хвое на фоне увеличения в семядолях сеянцев свидетельствует об отсутствии реутилизации, способной восполнить недостаток данного элемента в растущих органах. Значительное увеличение содержания цинка в семядолях сеянцев приводило к вынужденному увеличению пула фосфора, вероятно, в форме фитата, необходимого для детоксикации тяжелого металла.

Хроническое действие ZnSO₄ было причиной наблюдаемого дисбаланса некоторых микроэлементов, который выражался в дефиците марганца и увеличении содержания железа. При этом возрастала вероятность проявления токсических свойств железа в связи с переходом в закисную форму при недостатке марганца, что могло усиливать токсический эффект цинка.

Токсическое действие цинка в совокупности с нарушением минерального питания приводило к снижению синтеза фотосинтетических пигментов, замедлению метаболизма и, следовательно, к падению скорости роста и развития растений.

Литература

1. Nagajyoti P.C., Lee K.D., Sreekanth T.V.M. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review // Environ. Chem. Lett. 2010. Vol. 8. P. 199–216.
2. Marschner H. Marschner's mineral nutrition of higher plants, Third Edition (Vol. 89) / ed. Petra Marschner. London : Academic Press, 2012. 651 p.
3. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В. Сосна обыкновенная как модельный объект для изучения механизмов адаптации хвойных к действию тяжелых металлов. 1 Изменение морфометрических и физиологических параметров при развитии семян сосны в условиях хронического действия цинка // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 5. С. 728–736.
4. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В. Влияние минерального состава и pH питательной среды на устойчивость сосны обыкновенной к токсическому действию ионов цинка // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 2. С. 257–267.
5. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В. Влияние длины светового дня на устойчивость семян сосны обыкновенной к токсическому действию цинка // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2012. № 1(84). С. 99–104.
6. Карташов А.В., Паиковский П.П., Иванов Ю.В., Иванова А.И., Савочкин Ю.В. Морфогенез ассимилирующих органов семян сосны обыкновенной и ели европейской при действии красного и синего света // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 1 (25). С. 167–182.
7. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
8. Федоров А.А., Черняховская Ф.В., Вернидуб А.С., Ананьевская М.П., Замараев В.П. Аналитическая химия фосфора. М. : Наука, 1974. 220 с.
9. Холонцева Е.С., Чернобровкина Н.П. Влияние азота, бора и люпина узколистного на рост и минеральное питание семян сосны обыкновенной // Лесоведение. 2009. № 1. С. 25–32.
10. Barcelo J., Poschenrieder Ch. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review // Journal of Plant Nutrition. 1990. Vol. 13. P. 1–37.
11. Сухарева Т.А., Лукина Н.В. Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове // Экология. 2014. № 2. С. 97–104.
12. van Steveninck R.F.M., Babare A., Fernando D.R., van Steveninck M.E. The binding of zinc, but not cadmium, by phytic acid in roots of crop plants // Plant and Soil. 1994. Vol. 167. P. 157–164.
13. Koppitke P.M., Menzies N.W., de Jonge M.D., McKenna B.A., Donner E., Webb R.I., Paterson D.J., Howard D.L., Ryan C.G., Glover C.J., Scheckel K.G., Lombi E. In situ distribution and speciation of toxic copper, nickel, and zinc in hydrated roots of cowpea // Plant Physiology. 2011. Vol. 156. P. 663–673.
14. Reid D.A., Lott J.N.A., Attree S.M., Fowke L.C. Mineral nutrition in white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) seeds and somatic embryos. I. phosphorus, phytic acid, potassium, magnesium, calcium, iron and zinc // Plant Science. 1999. Vol. 141. P. 11–18.
15. Verbruggen N., Hermans C. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants // Plant Soil. 2013. Vol. 368. P. 87–99.
16. Kabata-Pendias A., Mukherjee A.B. Trace elements from soil to human. Berlin : Springer-Verlag, 2007. 576 p.

17. Jain R., Srivastava S., Solomon S., Shrivastava A.K., Chandra A. Impact of excess zinc on growth parameters, cell division, nutrient accumulation, photosynthetic pigments and oxidative stress of sugarcane (*Saccharum* spp.) // *Acta Physiol. Plant.* 2010. Vol. 32. P. 979–986.
18. Vassilev A., Nikolova A., Koleva L., Lidon F. Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants // *Journal of Phytology.* 2011. Vol. 3(6). P. 58–62.
19. Romeo S., Francini A., Ariani A., Sebastiani L. Phytoremediation of Zn: Identify the diverging resistance, uptake and biomass production behaviours of poplar clones under high zinc stress // *Water Air Soil Pollut.* 2014. Vol. 225. P. 1813.

Поступила в редакцию 14.05.2014 г.; повторно 31.05.2014 г.;
принята 25.06.2014 г.

Авторский коллектив:

Иванов Юрий Валерьевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: ivanovinfo@mail.ru

Иванова Александра Игоревна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: aicheremisina@mail.ru

Карташов Александр Валерьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: botanius@ya.ru

Федулова Анастасия Дмитриевна – магистрант кафедры экологии факультета почвоведения, агрохимии и экологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (г. Москва, Россия). E-mail: fedulova.91@bk.ru

Савочкин Юрий Валерьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: savochkinmail@mail.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 3 (27). P. 142–157

*Yury V. Ivanov¹, Aleksandra I. Ivanova¹, Aleksandr V. Kartashov¹,
Anastasiya D. Fedulova², Yury V. Savochkin¹

¹Laboratory of Physiological and Molecular Mechanisms of Adaptation, Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

*E-mail: ivanovinfo@mail.ru

²The Faculty of Agricultural Chemistry and Soil Science, Russian Timiryazev State Agrarian University, Moscow, Russian Federation

Mineral nutrition of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions

Seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) are a convenient model object for studying the mechanisms of conifers adaptation to dangerous pollutant action such as zinc. The aim of this study was to determine the nature and mechanisms of toxic zinc action on the individual macro- and micronutrients content and on the mineral nutrition of seedlings integrally. We grew pine seedlings in hydroponic for six weeks with different concentrations of zinc sulfate (1.26 (control), 50, 150 and 300 µM). We determined nutrients content by atomic absorption spectrophotometry.

Zinc chronic action resulted in a significant reduction in the rate of mass accumulation of pine seedlings as compared to the control: on 66.1% with 300 μM ZnSO_4 . Increasing the zinc concentration in the nutrient solution was accompanied by a scale-up increasing zinc contents in the seedlings axial organs: up to 35.0 times in the roots at 300 μM ZnSO_4 and up to 23.4 times in hypocotyls, compared to the control. The zinc content in the seedlings cotyledons and needles was not of the concentration dependence, increasing, in average, in 3.7 times (cotyledons) and 8.0 times (needles). Limited intake of zinc in assimilating organs of Scots pine seedlings can be attributed to zinc excluders. The experimental data indicate a serious breach of mineral nutrition of Scots pine seedlings in the conditions of zinc action, which is associated with a decrease in nutrients absorption by root system and their disproportional translocation into the aerial organs. Deficiency of potassium and calcium in the seedlings organs was mainly caused by general zinc toxicity, associated with decreased metabolic processes and transpiration rate. Strengthening of magnesium and manganese deficiency in the seedlings organs was a consequence of the inhibition by zinc of active transport of these elements. Decreasing of magnesium content in the needles, with an increase in the cotyledons indicates the absence of reutilization, capable to compensate the lack of this element in the growing organs. Significant increasing of zinc content in cotyledons led to the increase in phosphorus pool, probably in the form of phytate, necessary for heavy metal detoxification. Zinc toxicity was responsible for the observed imbalance of certain trace elements, which is expressed in manganese deficiency and increased iron content. Intensification of iron transition to ferrous form as a consequence of manganese deficiency could enhance the toxic effect of zinc. Toxic effect of zinc together with the mineral nutrition disorder resulted in decreased synthesis of the photosynthetic pigments, slowing metabolism and therefore a downfall of rate of growth and plant development.

Acknowledgments: This work was supported by RFBR (project 12-04-01715-a).
The article contains 1 figure, 3 tables, 19 ref.

Key words: heavy metals; mineral nutrition deficiency; ions uptake and translocation; photosynthetic pigments.

References

1. Nagajyoti PC, Lee KD, Sreekanth TVM. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review. *Environ. Chem. Lett.* 2010;8:199-216. doi: [10.1007/s10311-010-0297-8](https://doi.org/10.1007/s10311-010-0297-8)
2. Marschner H. Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3rd edition (Vol. 89). Marschner, editor. London: Academic Press; 2012. 651 p.
3. Ivanov YuV, Savochkin YuV, Kuznetsov VIV. Scots pine as a model plant for studying the mechanisms of conifers adaptation to heavy metal action: 1. Effects of continuous zinc presence on morphometric and physiological characteristics of developing pine seedlings. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2011;58:871-878. doi: [10.1134/S1021443711050104](https://doi.org/10.1134/S1021443711050104)
4. Ivanov YuV, Savochkin YuV, Kuznetsov VIV. Effect of mineral composition and medium pH on Scots pine tolerance to toxic effect of zinc ions. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2013;60:260-269. doi: [10.1134/S102144371302009X](https://doi.org/10.1134/S102144371302009X)
5. Ivanov YuV, Savochkin YuV. Day length influence on Scots pine seedlings tolerance to zinc toxic action. *Vestn. Moskovsk. Gos. Univ. Lesa, Lesnoi Vestnik.* 2012;84:99-104. In Russian
6. Kartashov AV, Pashkovskiy PP, Ivanov YuV, Ivanova AI, Savochkin YuV. Morphogenesis of Norway spruce and Scots pine seedlings assimilating organs under the influence of red and blue LED light. *Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;1(25):167-182. In Russian, English Summary.
7. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology.* 1987;148:350-382. doi: [10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)

8. Fedorov AA, Chernyahovskaya FV, Vernidub AS, Anan'evskaya MP, Zamaraev VP. Analytical chemistry of phosphorus. Moscow: Nauka; 1974. 220 p. In Russian.
9. Kholoptseva ES, Chernobrovkina NP. The influence of nitrogen, boron, and blue lupine on growth and mineral nutrition of Scots pine seedlings. *Lesovedenie*. 2009;1:25-32. In Russian
10. Barcelo J, Poschenrieder Ch. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review. *Journal of Plant Nutrition*. 1990;13:1-37. doi: [10.1080/01904169009364057](https://doi.org/10.1080/01904169009364057)
11. Sukhareva TA, Lukina NV. Mineral composition of assimilative organs of conifers after reduction of atmospheric pollution in the Kola Peninsula. *Russian Journal of Ecology*. 2014;45:95-102. doi: [10.1134/S1067413614020088](https://doi.org/10.1134/S1067413614020088)
12. van Steveninck RFM, Babare A, Fernando DR, van Steveninck ME. The binding of zinc, but not cadmium, by phytic acid in roots of crop plants. *Plant and Soil*. 1994;167:157-164. doi: [10.1007/BF01587611](https://doi.org/10.1007/BF01587611)
13. Kopittke PM, Menzies NW, de Jonge MD, McKenna BA, Donner E, Webb RI, Paterson DJ, Howard DL, Ryan CG, Glover CJ, Scheckel KG, Lombi E. *In situ* distribution and speciation of toxic copper, nickel, and zinc in hydrated roots of cowpea. *Plant Physiology*. 2011;156:663-673. doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.111.173716>
14. Reid DA, Lott JNA, Attree SM, Fowke LC. Mineral nutrition in white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) seeds and somatic embryos. I. phosphorus, phytic acid, potassium, magnesium, calcium, iron and zinc. *Plant Science*. 1999;141:11-18. doi: [10.1016/S0168-9452\(98\)00227-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00227-1)
15. Verbruggen N, Hermans C. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant Soil*. 2013;368:87-99. doi: [10.1007/s11104-013-1589-0](https://doi.org/10.1007/s11104-013-1589-0)
16. Kabata-Pendias A, Mukherjee AB. Trace elements from soil to human. Berlin: Springer-Verlag; 2007. 576 p.
17. Jain R, Srivastava S, Solomon S, Shrivastava AK, Chandra A. Impact of excess zinc on growth parameters, cell division, nutrient accumulation, photosynthetic pigments and oxidative stress of sugarcane (*Saccharum* spp.). *Acta Physiol. Plant*. 2010;32:979-986. doi: [10.1007/s11738-010-0487-9](https://doi.org/10.1007/s11738-010-0487-9)
18. Vassilev A, Nikolova A, Koleva L, Lidon F. Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants. *Journal of Phytology*. 2011;3:58-62.
19. Romeo S, Francini A, Ariani A, Sebastiani L. Phytoremediation of Zn: Identify the diverging resistance, uptake and biomass production behaviours of poplar clones under high zinc stress. *Water Air Soil Pollut*. 2014;225:1813. doi: [10.1007/s11270-013-1813-9](https://doi.org/10.1007/s11270-013-1813-9)

Received 14 May 2014;

Revised 31 May 2014;

Accepted 25 June 2014

Ivanov YuV, Ivanova AI, Kartashov AV, Fedulova AD, Savochnik YuV. Mineral nutrition of Scots pine seedlings under the chronic effect of zinc ions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):142-157. doi: [10.17223/19988591/27/10](https://doi.org/10.17223/19988591/27/10) In Russian, English summary.