

УДК 633.16:581.1

ВЛИЯНИЕ ИЗБЫТКА ИОНОВ ЖЕЛЕЗА (II) НА ПРОЦЕССЫ ФОТОСИНТЕЗА У РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ

© *О.А. Симонова^{1*}, М.В. Симонов², Е.В. Товстик²*

¹ *Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока
имени Н.В. Рудницкого, ул. Ленина, 166а, Киров, 610007 (Россия),
e-mail: simolga07@gmail.com*

² *Вятский государственный университет, ул. Московская, 36, Киров,
610000 (Россия)*

Известно, что все тяжелые металлы (ТМ), в том числе железо, оказывают влияние на развитие сельскохозяйственных культур. Это воздействие отражается как на морфометрических параметрах растений, так и на физиологических процессах, протекающих в них. Ответные реакции на воздействие неблагоприятных факторов могут отличаться не только у разных видов растений, но и у разных сортов. В данной работе представлены результаты исследования содержания хлорофиллов *a* и *b* в листьях растений ячменя разных сортов при добавлении в среду выращивания избыточных доз ионов железа (II). В результате исследования выявлено, что Fe²⁺ оказывает разное влияние на содержание зеленых пигментов и их соотношение в листьях исследованных сортов ячменя. При этом некоторые сорта по определяемым параметрам оказались более устойчивыми к избытку ионов железа (II) по сравнению с другими. В целом содержание хлорофилла *a* в листьях исследованных сортов ячменя в контрольном варианте колебалось от 17.45 (Белгородский 100) до 22.16 мг/г (29–11); хлорофилла *b* – от 9.30 (Бионик) до 12.95 мг/г (29–11). Поскольку процессы фотосинтеза связаны с образованием в растениях белков, жиров и углеводов, данное исследование послужит дальнейшей базой для исследования взаимосвязи между нарушениями процессов фотосинтеза в сельскохозяйственных культурах и образованием в них органических веществ.

Ключевые слова: ячмень, сорт, железо, доза, хлорофилл, пигменты.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока (тема № 0528-2019-0093)

Введение

В настоящее время ячмень является одной из важнейших зерновых культур в мире, чье производство по объему занимает четвертое место [1, 2]. Диплоидный геном, особенность инбридинга, относительно небольшой размер генома, по сравнению с пшеницей и рожью, позволяют использовать его не только как сельскохозяйственную культуру, но и как модельное растение [3]. Зерно ячменя является неотъемлемым компонентом кормопроизводства, пивоварения и в меньшей степени производства лекарственных препаратов [1–7].

Одной из основных стратегий, направленной на повышение урожайности ячменя, выступает селекция толерантных сортов [8–11]. К настоящему времени достигнуты значительные успехи в выяснении механизмов, лежащих в основе толерантности ячменя к ионной токсичности тяжелых металлов, в том числе железа [12, 13].

Известно, что обеспеченность почвы железом определяет многие жизненно важные процессы у растений, включая фотосинтез, накопление белка в зерне [14]. Однако избыток железа в растениях может вызывать

Симонова Ольга Александровна – кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник отдела ЭУР, e-mail: simolga07@gmail.com

Симонов Максим Васильевич – доктор технических наук, доцент кафедры технологии машиностроения, e-mail: simaksim@mail.ru

Товстик Евгения Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, доцент кафедры фундаментальной химии и методики обучения химии, e-mail: tovstik2006@inbox.ru

окислительную цитотоксичность, обусловленную образованием реактивных форм кислорода, и таким образом влиять на продуктивность растений [15]. Учитывая генотипическую изменчивость ячменя в отношении поглощения и накопления ионов железа, актуальным является скрининг устойчивых к избытку железа форм и линий ячменя [16].

* Автор, с которым следует вести переписку.

Цель работы – исследовать реакции различных генотипов ячменя к ионной токсичности железа по параметрам структурно-функциональной организации пигментных комплексов листьев.

Экспериментальная часть

Объектом исследования служили шесть сортов ячменя: Белгородский 100, 346-09, Форвард, Фермер, 29-11, Бионик. Лабораторный эксперимент проводили методом выращивания растений в рулонной водно-бумажной культуре [17] на питательном растворе Кнопа ($\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 - 1$; $\text{K}_3\text{PO}_4 - 0.25$; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O} - 0.25$; $\text{KCl} - 0.125$ г/л). Семена равномерно раскладывали на полосы фильтровальной бумаги размером 16×64 см на расстоянии 1 см от верхнего края полосы по 35 шт. в каждой повторности эксперимента. Сверху разложенные семена прикрывали полоской такой же бумаги размером 5×64 см и сворачивали в рулон. Рулон нижней частью вертикально помещали в сосуд с раствором солей железа или контроля (раствор Кнопа). От нижнего края семени до уровня жидкости выдерживалось расстояние 6 см. Железо вносили в питательную среду в виде соли $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ в концентрации 2.6; 13.0 и 65.0 мг/л в пересчете на действующее вещество (д.в.). Наименьшая в опыте концентрация железа соответствовала его оптимальному содержанию в почве [18]. Следующие концентрации были, соответственно, в 5 и 25 раз выше оптимальной. Контрольным фоном служил раствор Кнопа без добавления соли железа (II). Продолжительность опыта составила 14 суток. Повторность опыта трехкратная.

Содержание основных форм фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a*, *b*) в листьях растений определяли спектрофотометрическим методом при длине волны 661.6 и 644.8 нм на спектрофотометре марки UVmini-1240 (Shimadzu Corporation, Япония). Экстрагирование пигментов осуществляли 100%-ным ацетоном. Расчет содержания пигментов проводили по методике, изложенной в работе Н.К. Lichtenthaler с соавторами [19].

Поскольку функциональная роль пигментов в светособирающем комплексе (ССК) и реакционном центре (РЦ) фотосистем различна, производили расчет содержания хлорофилла *a* в ССК и РЦ, долю хлорофиллов от их общей суммы (в %) в ССК. При расчете хлорофилла *a* исходили из того, что в РЦ фотосистемы I и фотосистемы II листьев растений содержится только хлорофилл *a*, а в ССК соотношение хлорофилл *a* / хлорофилл *b* равно 1.2 : 1.0; хлорофилл *b* находится только в ССК [20, 21].

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили с использованием компьютерной программы *Microsoft Excel*. Для оценки числовых характеристик исследуемых показателей растений рассчитывали их средние арифметические значения и стандартные ошибки. Существенность различий между вариантами определяли при уровне значимости $P \geq 0.95$ (*P*-доверительная вероятность).

Результаты и обсуждения

Содержание хлорофилла *a* и *b* в листьях ячменя исследованных сортов в контрольном варианте варьировало от 17 до 22 и от 9.3 до 13 мг/г соответственно. Наименьшее достоверно значимое содержание хлорофилла *a* и *b* отмечали у сорта Белгородский 100 и Бионик; наибольшее – у сорта 29-11 (рис. 1а).

Различные дозы железа в среде оказали разное действие на содержание пигментов в листьях исследованных сортов ячменя (рис. 1 б, в, г). Так, у сортов Белгородский 100 и Бионик было отмечено увеличение по сравнению с контрольным фоном количества хлорофиллов *a* и *b*, а также их суммы в вариантах опыта с железом. У сорта 29–11 отмечали повышение суммы хлорофиллов только при внесении максимальной исследуемой дозы железа (II) (65 мг/л) в среду выращивания растений, а у сорта Бионик – значений всех показателей при концентрации элемента 2.6 и 65 мг/л. В то же время, при дозе железа (II), равной 13 мг/л у сорта 29-11 было зафиксировано уменьшение содержания хлорофилла *b* и суммы хлорофиллов в листьях, по сравнению с контрольным фоном. У сорта 346-09 достоверных отличий в вариантах опыта по сравнению с контролем не было выявлено. У сортов Форвард и Фермер при воздействии ионов железа (II) произошло снижение содержания хлорофиллов *a*, *b* и их суммы в листьях.

Изменения в фотосинтетической активности, вызванной тяжелыми металлами, включая Fe, ранее были описаны для высших растений [22]. Например, Chatterjee с соавторами установлено значительное снижение содержания хлорофилла в *Solanum tuberosum* под действием как избытка, так и недостатка железа [23]. В то же время в литературе имеются сведения о значительном увеличении общего содержания хлорофилла *a* и *b* и ингибировании активности отдельных ферментов в листьях под действием высоких концентраций ионов железа [24].

Среди оцениваемых параметров наибольшую диагностическую ценность имела сумма хлорофиллов, среднее значение которой в вариантах опыта с железом было наибольшим у сортов Белгородский 100, 29-11, Бионик.

Соотношение хлорофиллов (a/b) при воздействии ионов железа (II) значительно снизилось по сравнению с контролем у сорта Бионик и 29-11 в варианте с максимальной дозой. У остальных исследованных сортов достоверных отличий от контроля не было установлено (рис. 2).

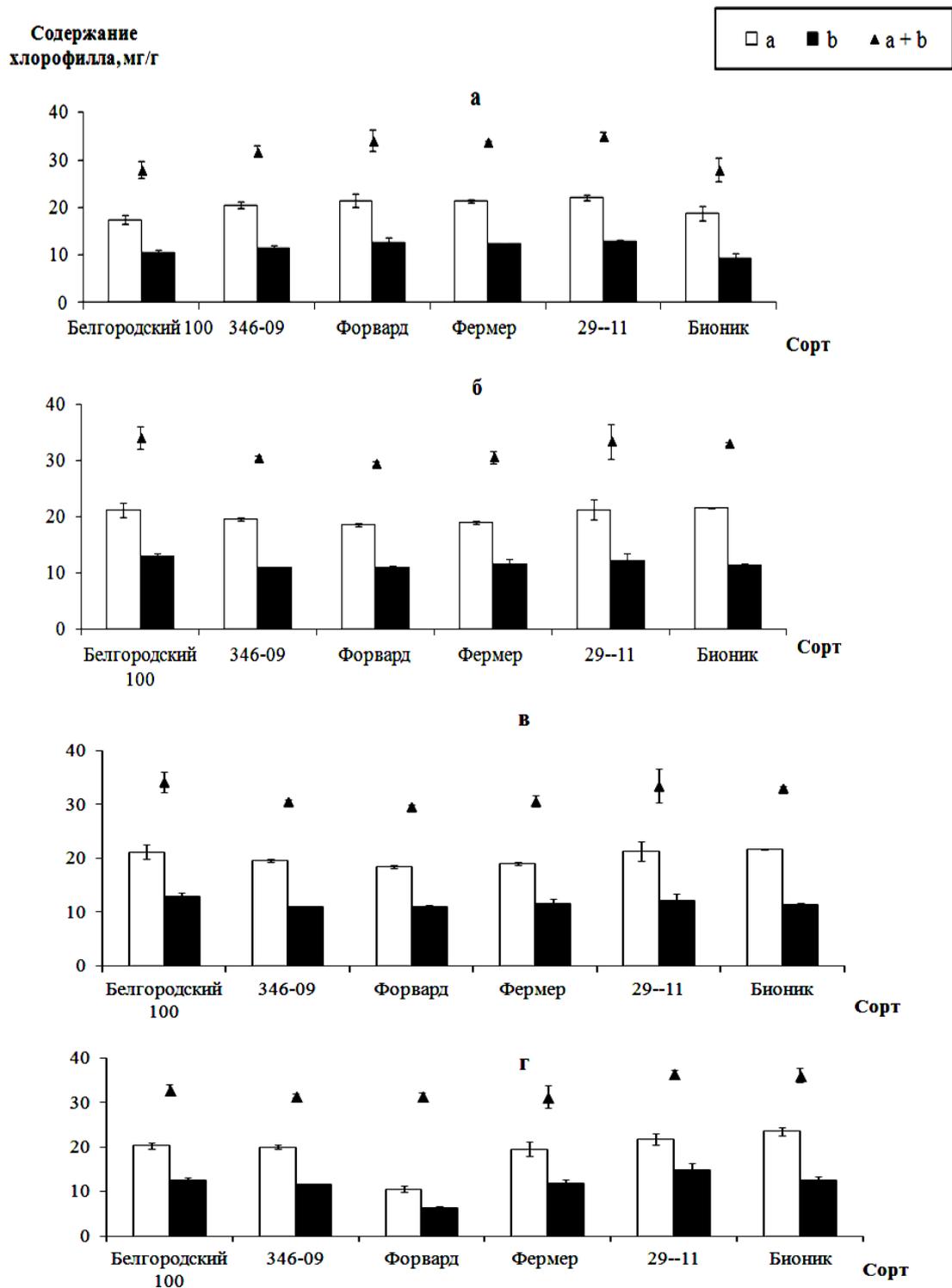


Рис. 1. Содержание хлорофилла a и b в листьях ячменя контрольного варианта (a), в варианте опыта с концентрацией ионов железа (II) 2.6 ($б$), 13 ($в$), 65 ($г$) мг/л

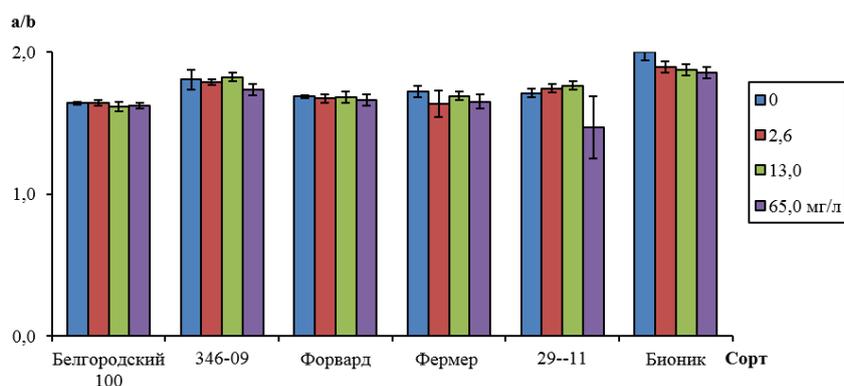


Рис. 2. Соотношение хлорофиллов (a/b) в листьях ячменя разных сортов в зависимости от содержания ионов железа (II) в среде

Соотношение хлорофиллов (a/b) является показателем функционирования пигментной системы и световой адаптации фотосинтетического аппарата, а его снижение может быть интерпретировано как укрупнение антенной системы PS II [19, 25]. Токсические концентрации тяжелых металлов, в том числе ионов железа, могут ингибировать светособирающий Chl a/b комплекс, что ведет к нарушению системы PS II [26]. Например, Xing и соавторы (2010) продемонстрировали снижение скорости фотосинтеза у *Elodea nuttallii* в результате токсичного воздействия железа [27].

Содержание хлорофилла a как в ССК, так и в РЦ листьев ячменя увеличилось во всех вариантах опыта с добавлением ионов железа (II) по сравнению с контролем только у сорта Белгородский 100 (табл.). У сорта Бионик также наблюдалось повышение содержания хлорофилла в ССК во всех вариантах опыта, а в РЦ – только при концентрации ионов железа (II) 65.0 мг/л. У сорта Форвард, наоборот, произошло уменьшение содержания пигмента в ССК и в РЦ при концентрации элемента 65.0 мг/л; а у сортов Фермер и 29-11 – только в ССК при дозе ионов железа (II) 13.0 мг/л. Кроме того, у сорта Фермер наблюдалось снижение содержания хлорофилла a в РЦ во всех вариантах опыта по сравнению с контролем.

Доля хлорофилла a в светособирающем комплексе и реакционных центрах, доля хлорофиллов в светособирающих комплексах фотосистем листьев растений ячменя

Сорт	Fe ²⁺ , мг/л	Содержание хлорофилла a , мг/г		Доля хлорофиллов в ССК, %
		В ССК	В РЦ	
Белгородский 100	0	12.7±0.8	4.8±0.3	82.7±0.4
	2.6	15.5±0.8	5.7±0.5	83.4±0.6
	13.0	15.6±0.6	5.4±0.4	84.1±1.1
	65.0	15.0±0.7	5.3±0.1	83.8±0.5
346-09	0	13.6±0.7	6.9±0.5	78.2±1.9
	2.6	13.1±0.1	6.5±0.3	78.8±0.7
	13.0	13.2±0.8	6.9±0.1	77.8±0.9
	65.0	13.9±0.2	6.2±0.4	80.4±1.1
Форвард	0	15.3±1.1	6.2±0.4	81.9±0.3
	2.6	13.3±0.2	5.2±0.3	82.3±1.0
	13.0	13.5±0.6	5.5±0.2	81.9±1.2
	65.0	7.7±0.3	2.9±0.4	82.8±1.2
Фермер	0	14.9±0.2	6.5±0.4	80.8±1.1
	2.6	13.9±0.9	5.1±0.8	83.3±2.9
	13.0	14.1±0.6	5.8±0.2	81.7±0.8
	65.0	14.2±1.1	5.3±0.7	83.0±1.6
29-11	0	15.5±0.4	6.6±0.4	81.2±0.9
	2.6	14.6±1.5	6.6±0.4	80.0±0.9
	13.0	14.1±0.8	6.7±0.5	79.6±0.9
	65.0	17.8±1.9	7.1±0.4	88.8±8.3
Бионик	0	11.2±1.2	7.6±0.3	72.6±1.4
	2.6	13.7±0.3	7.9±0.3	75.9±1.1
	13.0	12.9±0.6	7.3±0.2	76.5±0.9
	65.0	15.2±0.9	8.3±0.1	76.9±1.1

В то же время доля хлорофиллов в ССК, %, достоверно изменилась только у сорта Бионик. Для данного сорта фиксировали увеличение значения данного показателя во всех вариантах опыта с добавлением ионов железа (II) в питательный раствор по сравнению с контрольным фоном.

Выводы

Таким образом, ионы железа (II) оказывают разнонаправленное влияние на содержание зеленых пигментов в листьях ячменя. У сортов Белгородский 100 и Бионик фиксируется повышение их количества, у сортов Форвард и Фермер – напротив, уменьшение. При действии ионов железа (II) содержание хлорофилла *a* как в ССК, так и в РЦ листьев ячменя увеличилось у сортов Белгородский 100 и Бионик, а у сортов Форвард, Фермер и 29-11 – уменьшилось. При этом соотношение хлорофиллов (*a/b*) и их доля в ССК (%) достоверно изменилась только у сорта Бионик. Сорт 346-09 оказался наиболее устойчивым среди исследованных сортов ячменя, так как для него не было выявлено достоверных изменений в значениях исследуемых параметров фотосинтеза под влиянием ионов железа (II).

Список литературы

1. Родина Н.А. Селекция ячменя на Северо-Востоке Нечерноземья. Киров, 2006. 488 с.
2. Harwood W.A. An Introduction to Barley: The Crop and the Model // Barley. Methods in Molecular Biology. Humana Press, New York, 2019. Vol. 1900. Pp. 1–5. DOI: 10.1007/978-1-4939-8944-7_1.
3. König P., Beier S., Basterrechea M., Schüler D., Arend D. et al. BRIDGE-A visual analytics web tool for barley genebank genomics // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11. 701. DOI: 10.3389/fpls.2020.00701.
4. Giraldo P., Benavente E., Manzano-Agugliaro F., Gimenez E. Worldwide Research Trends on Wheat and Barley: A Bibliometric Comparative Analysis // Agronomy. 2019. Vol. 9(7). 352. DOI: 10.3390/agronomy9070352.
5. Huang H., Gao X., Li Y., Tian P., Nima Y. et al. Content analysis of vitamins, dietary fibers and amino acids in a wide collection of barley (*Hordeum vulgare* L.) from Tibet, China // Bioinformation. 2020. Vol. 16. N4. Pp. 314–322. DOI: 10.6026/97320630016314.
6. Kowalczewski P.L., Radzikowska D., Ivanišová E., Szwengiel A., Kačániová M., Sawinska Z. Influence of Abiotic Stress Factors on the Antioxidant Properties and Polyphenols Profile Composition of Green Barley (*Hordeum vulgare* L.) // International Journal of Molecular Sciences. 2020. Vol. 21. N2. 397. DOI: 10.3390/ijms21020397.
7. Бережная О.В. Разработка технологии получения проростков зерна пшеницы при производстве хлебопекарной и кулинарной продукции: дисс. ... канд. техн. наук. Москва, 2015. 207 с.
8. Tavakol E., Jáklí B., Cakmak I., Dittert K., Karlovsky P. et al. Optimized potassium nutrition improves plant-water-relations of barley under PEG-induced osmotic stress // Plant and Soil. 2018. Vol. 430. N1–2. Pp. 23–35. DOI: 10.1007/s11104-018-3704-8.
9. Кошеляев В.В., Кошеляева И.П., Володкин А.А. Развитие заболеваний и урожайность ячменя при разных уровнях минерального питания // Исследовательский журнал фармацевтических, биологических и химических наук. 2018. Т. 9. №4. С. 819–824.
10. Щуплецова О.Н., Щенникова И.Н. Генетические источники селекции ячменя (*Hordeum Vulgare*) в Волго-Вятском регионе // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019. №180(1). С. 82–88. DOI: 30901/2227-8834-2019-1-82-88.
11. Sallam A., Alqudah A.M., Dawood M.F.A., Baenziger P.S., Börner A. et al. Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research // International journal of molecular sciences. 2019. Vol. 20. N13. 3137. DOI: 10.3390/ijms20133137.
12. Kalaivanan D., Ganeshamurthy A.N. Mechanisms of heavy metal toxicity in plants // Abiotic stress physiology of horticultural crops. New Delhi: Springer, 2016. Pp. 85–102.
13. Lysenko E.A., Klaus A.A., Kartashov A.V., Kusnetsov V.V. Specificity of Cd, Cu, and Fe effects on barley growth, metal contents in leaves and chloroplasts, and activities of photosystem I and photosystem II // Plant Physiology and Biochemistry. 2020. Vol. 147. Pp. 191–204. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.12.006.
14. Polishchuk S.S., Kyrdohlo E.K., Mykhalska L.M., Morgun B.V., Pokhylko S.Yu. et al. Quantification of trace elements Fe, Zn, Mn, Se in hull-less barley grain // Agricultural Science and Practice. 2016. Vol. 3. N1. Pp. 49–54. DOI: 10.15407/agrisp3.01.049.
15. Li B., Sun L., Huang J., Göschl C., Shi W. et al. GSNOR provides plant tolerance to iron toxicity via preventing iron-dependent nitrosative and oxidative cytotoxicity // Nature communications. 2019. Vol. 10. N1. Pp. 1–13. DOI: 10.1038/s41467-019-11892-5.
16. Feizi M., Solouki M., Sadeghzadeh B., Fakheri B., Mohammadi S.A. Evaluation of genotypic variation for seed iron content and concentration in barley genotypes under dryland conditions // Plant Ecophysiology (Arsanjan branch). 2020. Vol. 12. N40. Pp. 129–139.
17. Лисицын Е.М. Методика лабораторной оценки алюмоустойчивости зерновых культур // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2003. №3. С. 5–7.
18. Небольсин А.Н., Небольсина З.П. Теоретические основы известкования почв. СПб., 2005. 252 с.

19. Lichtenthaler H.K., Bushmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy // *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. 2001. Pp. F4.3.1–F4.3.8.
20. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods Enzymol.* 1987. Vol. 148. Pp. 350–382.
21. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the pigment systems // *Photosynthetica*. 1993. Vol. 29. Pp. 195–203.
22. Nenova V.R. Growth and photosynthesis of pea plants under different iron supply // *Acta Physiol. Plant.* 2009. Vol. 31. Pp. 385–391.
23. Chatterjee C., Gopal R., Dube B.K. Impact of iron stress on biomass, yield, metabolism and quality of potato (*Solanum tuberosum* L.) // *Sci. Horticulturae*. 2006. Vol. 108. Pp. 1–6.
24. Li X., Ma H., Jia P., Wang J., Jia L. et al. Responses of seedling growth and antioxidant activity to excess iron and copper in *Triticum aestivum* L. // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2012. Vol. 86. Pp. 47–53.
25. Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Doll M., Fietz H.-J., Bach T. et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves // *Photosynthesis Res.* 1981. Vol. 2. Pp. 115–141.
26. Meitei M.D., Kumar A., Prasad M.N.V., Malec P., Waloszek A. et al. Photosynthetic pigments and pigment-protein complexes of aquatic plants under heavy metal stress // *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology*. 2014. Pp. 319–334.
27. Xing W., Li D., Liu G. Antioxidative responses of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to short-term iron exposure // *Plant Physiol. Biochem.* 2010. Vol. 48. Pp. 873–878.

Поступила в редакцию 16 марта 2021 г.

После переработки 16 февраля 2022 г.

Принята к публикации 3 апреля 2022 г.

Для цитирования: Симонова О.А., Симонов М.В., Товстик Е.В. Влияние избытка ионов железа (II) на процессы фотосинтеза у растений ячменя // *Химия растительного сырья*. 2022. №2. С. 203–209. DOI: 10.14258/jcrpm.2022029306.

Simonova O.A.^{1}, Simonov M.V.², Tovstik E.V.² EFFECT OF EXCESS IRON (II) IONS ON PHOTOSYNTHESIS PROCESSES IN BARLEY PLANTS*

¹ *Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, ul. Lenina, 166a, Kirov, 610007 (Russia), e-mail: simolga07@gmail.com*

² *Vyatka State University, Kirov, ul. Moskovskaya, 36, Kirov, 610000 (Russia)*

It is known that all heavy metals (TM), including iron, affect the development of crops. At the same time TM affect both morphometric parameters of plants and physiological processes taking place in them. However, these processes and their changes as a result of adverse factors may differ not only in different plant species, but also in different varieties. This paper presents a study of changes in the content of chlorophylls a and b in leaves of different varieties of barley plants when excessive doses of iron (II) ions are added to the growing medium. As a result of the study, it was revealed that Fe²⁺ had a different effect on the content of green pigments and their ratio in the studied varieties of barley. At the same time, some varieties turned out to be more stable than others. In general, the content of chlorophyll a in the control version ranged from 17.45 (Belgorod 100) to 22.16 (29-11) mg/g; chlorophyll b - from 9.30 (Bionic) to 12.95 (29-11) mg/g. Photosynthesis processes are associated with the formation of proteins, fats and carbohydrates in plants. Therefore, this study will serve as a further basis for studying the relationship between disruptions in the processes of photosynthesis in crops and the formation of organic substances in them.

Keywords: barley, grade, iron, dose, chlorophyll, pigments.

* Corresponding author.

References

1. Rodina N.A. *Seleksiya yachmenya na Severo-Vostoke Nechernozem'ya*. [Barley breeding in the North-East of the Non-Black Earth Region]. Kirov, 2006, 488 p. (in Russ.).
2. Harwood W.A. *Barley. Methods in Molecular Biology*. Humana Press, New York, 2019, vol. 1900, pp. 1–5. DOI: 10.1007/978-1-4939-8944-7_1.
3. König P., Beier S., Basterrechea M., Schüller D., Arend D. et al. *Frontiers in Plant Science*, 2020, vol. 11, 701. DOI: 10.3389/fpls.2020.00701.
4. Giraldo P., Benavente E., Manzano-Agugliaro F., Gimenez E. *Agronomy*, 2019, vol. 9(7), 352. DOI: 10.3390/agronomy9070352.
5. Huang H., Gao X., Li Y., Tian P., Nima Y. et al. *Bioinformatics*, 2020, vol. 16, no. 4, pp. 314–322. DOI: 10.6026/97320630016314.
6. Kowalczewski P.Ł., Radzikowska D., Ivanišová E., Szwengiel A., Kačániová M., Sawinska Z. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, vol. 21, no. 2, 397. DOI: 10.3390/ijms21020397.
7. Berezhnaya O.V. *Razrabotka tekhnologii polucheniya prorostkov zerna pshenitsy pri proizvodstve khlebopekar-nyoy i kulinarnoy produktsii: diss. ... kand. tekhn. nauk*. [Development of technology for obtaining wheat seedlings in the production of bakery and culinary products: diss. ... cand. tech. Sciences]. Moscow, 2015, 207 p. (in Russ.).
8. Tavakol E., Jáklí B., Cakmak I., Dittert K., Karlovsky P. et al. *Plant and Soil*, 2018, vol. 430, no. 1–2, pp. 23–35. DOI: 10.1007/s11104-018-3704-8.
9. Koshelyayev V.V., Koshelyayeva I.P., Volodkin A.A. *Issledovatel'skiy zhurnal farmatsevticheskikh, biologicheskikh i khimicheskikh nauk*, 2018, vol. 9, no. 4, pp. 819–824. (in Russ.).
10. Shchupletsova O.N., Shchennikova I.N. *Trudy po prikladnoy botanike, genetiki i seleksii*, 2019, no. 180(1), pp. 82–88. DOI: 30901/2227-8834-2019-1-82-88. (in Russ.).
11. Sallam A., Alqudah A.M., Dawood M.F.A., Baenziger P.S., Börner A. et al. *International journal of molecular sciences*, 2019, vol. 20, no. 13, 3137. DOI: 10.3390/ijms20133137.
12. Kalaivanan D., Ganeshamurthy A.N. *Abiotic stress physiology of horticultural crops*. New Delhi: Springer, 2016, pp. 85–102.
13. Lysenko E.A., Klaus A.A., Kartashov A.V., Kusnetsov V.V. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, vol. 147, pp. 191–204. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.12.006.
14. Polishchuk S.S., Kyrdohlo E.K., Mykhalska L.M., Morgun B.V., Pokhylko S.Yu. et al. *Agricultural Science and Practice*, 2016, vol. 3, no. 1, pp. 49–54. DOI: 10.15407/agrisp3.01.049.
15. Li B., Sun L., Huang J., Göschl C., Shi W. et al. *Nature communications*, 2019, vol. 10, no. 1, pp. 1–13. DOI: 10.1038/s41467-019-11892-5.
16. Feizi M., Solouki M., Sadeghzadeh B., Fakheri B., Mohammadi S.A. *Plant Ecophysiology (Arsanjan branch)*, 2020, vol. 12, no. 40, pp. 129–139.
17. Lisitsyn Ye.M. *Doklady Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk*, 2003, no. 3, pp. 5–7. (in Russ.).
18. Nebol'sin A.N., Nebol'sina Z.P. *Teoreticheskiye osnovy izvestkovaniya pochv*. [Theoretical foundations of soil liming]. St. Petersburg, 2005, 252 p. (in Russ.).
19. Lichtenthaler H.K., Bushmann C. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, 2001, pp. F4.3.1–F4.3.8.
20. Lichtenthaler H.K. *Methods Enzymol.*, 1987, vol. 148, pp. 350–382.
21. Maslova T.G., Popova I.A. *Photosynthetica*, 1993, vol. 29, pp. 195–203.
22. Nenova V.R. *Acta Physiol. Plant*, 2009, vol. 31, pp. 385–391.
23. Chatterjee C., Gopal R., Dube B.K. *Sci. Horticulturae.*, 2006, vol. 108, pp. 1–6.
24. Li X., Ma H., Jia P., Wang J., Jia L. et al. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2012, vol. 86, pp. 47–53.
25. Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Doll M., Fietz H.-J., Bach T. et al. *Photosynthesis Res.*, 1981, vol. 2, pp. 115–141.
26. Meitei M.D., Kumar A., Prasad M.N.V., Malec P., Waloszek A. et al. *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology*, 2014, pp. 319–334.
27. Xing W., Li D., Liu G. *Plant Physiol. Biochem.*, 2010, vol. 48, pp. 873–878.

Received March 16, 2021

Revised February 16, 2022

Accepted April 3, 2022

For citing: Simonova O.A., Simonov M.V., Tovstik E.V. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2022, no. 2, pp. 203–209. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.2022029306.

