

УДК 581.1

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МАКРОЭЛЕМЕНТОВ, ВОДЫ И СВЕТА У *Lactuca sativa* (L.) В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ СВИНЦОМ

© 2024 г. Е. Н. Икконен^а, *, Н. М. Казнина^а

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии
Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия

*e-mail: likkonen@gmail.com

Поступила в редакцию 13.06.2024

После доработки 25.06.2024

Принята к публикации 27.06.2024

В контролируемых условиях среды изучали влияние загрязнения почвы свинцом (50 и 250 мг Pb²⁺ на кг сухого веса почвы) на скорость фотосинтетической ассимиляции CO₂ (A_n), содержание основных макроэлементов в листьях, фотосинтетическую эффективность использования N (PNUE), P (PPUE) и K (PKUE), а также воды (PWUE) и света (α) у растений листового салата сорта Медвежье ушко. Выявлено отрицательное воздействие металла на скорость фотосинтеза (A_n), что связано с уменьшением содержания хлорофилла, снижением PNUE, PPUE, PKUE и величины α. Показатель квантовой эффективности ФС II (F_v/F_m) снижался, но оставался в допустимых для нормального функционирования фотосистемы пределах. Выраженного влияния свинца на содержание микроэлементов в листьях растений не обнаружено. У растений опытных вариантов уменьшение PNUE, PPUE и PKUE сопровождалось увеличением соотношения массы листа к его площади, что отражает тесные структурно-функциональные связи при адаптации растений к стрессовым условиям загрязнения почвы тяжелым металлом. Показано, что свинец даже в самой высокой из исследованных концентраций (250 мг/кг почвы) не влиял на скорость транспирации, а также на фотосинтетическую эффективность использования воды у растений.

Ключевые слова: листовый салат, фотосинтез, тяжелые металлы, азот, фосфор, калий

DOI: 10.31857/S0015330324060092, EDN: LWJAIA

ВВЕДЕНИЕ

Проблема загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами и накопление их в больших количествах в органах сельскохозяйственных культур не ослабевает уже на протяжении нескольких десятков лет. Это связано с сильным отрицательным воздействием данных химических элементов на жизнедеятельность растений и их продуктивность, а также с повышенным риском здоровью животных и человека [1]. Как следствие, исследования, посвященные изучению механизмов поступления и накопления металлов в органах растений и их влияния на основные физиологические процессы, и в настоящее время сохраняют свою актуальность.

Свинец изучен в гораздо меньшей степени, чем, например, кадмий или цинк, несмотря на то что он является одним из наиболее распространенных загрязняющих веществ среди тяжелых металлов. Тем не менее известно, что повышение содержания свинца в почве приводит к увеличению его концентрации в подземных и надземных органах растений и негативно отражается на всех физиологических процессах и продуктивности [2]. Так, обнаружено отрицательное воздействие этого элемента на поглощение других ионов, что приводит к дисбалансу элементов минерального питания [3–5]. При высоких концентрациях металла нарушается водный обмен растений, тормозится поступление воды в корень, замедляется транспирация, уменьшается оводненность тканей [6]. В присутствии свинца у растений замедляется скорость фотосинтеза, что является одной из основных причин его ингибирующего действия на рост и развитие. Негативный эффект свинца на фотосинтез связан с целым рядом изменений и нарушений в фотосинтетическом аппарате растений (ФСА), в том числе, с дегра-

Сокращения: ФАР — фотосинтетически активная радиация; LMA — отношение сухой массы листа к его площади (англ. Leaf mass per area); PKUE — фотосинтетическая эффективность использования калия; PNUE — фотосинтетическая эффективность использования азота; PPUE — фотосинтетическая эффективность использования фосфора; SPAD — показатель содержания хлорофилла (англ. Soil Plant Analysis Development).

дацией хлорофилла, снижением эффективности преобразования энергии ФС II и транспорта электронов, активности ферментов цикла Кальвина [1, 7, 8]. Данных о воздействии свинца на фотосинтетическую эффективность использования макроэлементов, воды и света практически нет, хотя именно этот показатель считается важным функциональным признаком растений, от которого во многом зависит их продуктивность [9]. Эффективностью фотосинтетического использования макроэлементов называется скорость видимого фотосинтеза, осуществляемого на единицу содержания азота, фосфора или калия в листе (PNUE, PPUE или PKUE, соответственно) [9]. Эффективность фотосинтетического использования воды (или света) определяется как скорость фотосинтеза на единицу транспирационного потока (или поглощенной световой энергии) [10, 11]. Именно от этих показателей, вариабельность которых может быть обусловлена другими физиологическими процессами, а также факторами среды [12], во многом зависит фотосинтетическая способность растений.

Цель работы – оценка влияния загрязнения почвы свинцом на фотосинтетическую эффективность использования основных макроэлементов, воды и света у одной из популярных пищевых культур – листового салата.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В опыте использовали дерново-подзолистую почву, содержащую 0.39% общего азота, 1.6 г/кг подвижного фосфора и калия и 0.13 мг/кг подвижного свинца [13]. Воздушно-сухую почву просеивали, вносили по 150 мг/кг N, P и K, в опытные варианты добавляли Pb^{2+} в виде $Pb(NO_3)_2$ в концентрации 50 или 250 мг/кг (по элементу). Подготовленную почву помещали в сосуды объемом 0.8 л, увлажняли и инкубировали при температуре $21^\circ \pm 2^\circ C$ в течение 14 сут. Каждый вариант опыта включал восемь сосудов.

Семена листового салата (*Lactuca sativa* L., сорт Медвежье ушко) высаживали в сосуды. Растения выращивали в контролируемых условиях при фотопериоде 16 ч, температуре $23/20^\circ C$ день/ночь, интенсивности освещения 250 мкмоль/(m^2 с) фотосинтетически активной радиации (ФАР). Полив осуществляли дистиллированной водой.

Спустя 46 сут. у растений контрольного и опытных вариантов измеряли скорость видимого фотосинтеза (A_n) и транспирационного потока (Tr) с единицы площади листа с использованием портативной фотосинтетической системы HSM-1000 (Walz, Германия) при температуре листа $23^\circ C$, освещенности листа 1200, 60, 40 и 20 мкмоль/(m^2 с) ФАР, влажности воздуха в измерительной камере 65–70%, содержании CO_2 , равном 400–420 ppm. Измерения выполняли после полной стабилизации процессов

газообмена CO_2 и H_2O . Максимальную эффективность ФС II (F_v/F_m) определяли с использованием флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия) после 30-минутной темновой адаптации листьев. Содержание хлорофилла оценивали экспресс-методом с использованием SPAD-502 (Minolta, Япония). Для указанных выше измерений был взят самый молодой лист из полностью сформированных.

Для определения величины массы листа к единице площади (LMA, *leaf mass per area*) все листья с растений срезали, сканировали и вычисляли площадь с использованием программы AreaS. Затем листья высушивали при $70^\circ C$ до постоянного веса и рассчитывали LMA как соотношение массы листовой пластинки к ее площади [14].

Содержание макроэлементов (N, P, K) и свинца (Pb) в единице массы листа выполняли в аналитической лаборатории Института леса на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”. Для измерения содержания N и P растительную навеску подвергали мокрому озолению по методу Кьельдаля. Общий азот и фосфор определяли, соответственно, с реактивом Несслера и молибденово-кислым аммонием на спектрофотометре СФ-2000 (ОКБ-Спектр, Россия). Для оценки содержания K и Pb растительные образцы измельчали и навесками по 0.2–0.3 г помещали во фторопластовые стаканы. Минерализацию проводили смесью кислот в течение 30 мин при температуре $135^\circ C$ в микроволновой системе разложения Berghof Speedwave (MWS four digestion system, Германия). Содержание K измеряли атомно-абсорбционным методом с пламенной атомизацией на спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu, Япония), содержание Pb – электротермической атомизацией на спектрофотометре AA-7000 (Shimadzu, Япония). В качестве калибровочных стандартов использовали сертифицированные многоэлементные растворы (Inorganic Ventures, США).

Для расчета содержания макроэлементов в единице площади листа использовали значения LMA и содержание элементов в единице массы листа. Фотосинтетическую эффективность использования N, P и K (PNUE, PPUE и PKUE, соответственно) рассчитывали как отношение A_n к содержанию N, P и K в единице площади листа [9]. Эффективность использования воды при фотосинтезе (PWUE) вычисляли как соотношение A_n и Tr [10]. Фотосинтетическую эффективность использования растением света выражали посредством одного из параметров световой зависимости фотосинтеза, который в отечественной литературе называется видимым квантовым выходом (α). Его вычисляли по тангенсу накло-

на световой кривой фотосинтеза, построенной по значениям скорости фотосинтеза при 60, 40 и 20 мкмоль/(м²с) ФАР [11].

Биологическая повторность в зависимости от показателя составляла шесть и более растений, аналитическая повторность была 3-кратной. В работе представлены средние значения и их стандартные ошибки. Достоверность различий между средними значениями определяли при $P < 0.05$ на основе дисперсионного анализа (LSD-тест) с использованием программного обеспечения Statistica 8.0 (StatSoft, Inc.). Линейный регрессионный анализ был использован для оценки взаимосвязи между исследованными параметрами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные исследования показали, что при повышении концентрации свинца в почве у растений замедлялась скорость фотосинтеза относительно контрольного варианта, что более

отчетливо проявилось при концентрации металла 250 мг/кг почвы (табл. 1). При этом в обоих вариантах опыта несколько уменьшалась (по сравнению с контролем) величина показателя F_v/F_m , оставаясь, однако, в пределах, необходимых для нормального функционирования ФС II [15]. Содержание хлорофилла значительно снижалось только при наиболее высокой концентрации металла, использованной в данной работе. Обнаружено, что показатель LMA, широко используемый в качестве индикатора функционирования таких процессов как фотосинтез, дыхание, водный обмен [16], наоборот, возрастал при загрязнении почвы свинцом, главным образом, за счет уменьшения площади листа (табл. 1). Ярко выраженного воздействия металла на скорость транспирации обнаружено не было, наблюдалась лишь тенденция к ее снижению.

Увеличение концентрации свинца в почве приводило к повышению его содержания в листьях салата (табл. 2). В частности, при

Таблица 1. Влияние загрязнения почвы свинцом на некоторые показатели фотосинтетического аппарата растений салата сорта Медвежье ушко

Показатель	Вариант опыта		
	контроль	Pb ²⁺ 50 мг/кг почвы	Pb ²⁺ 250 мг/кг почвы
A_n , мкмоль/(м ² с)	7.1 ± 0.3 ^a	5.8 ± 0.3 ^{ab}	4.9 ± 0.2 ^b
Tg, ммоль/(м ² с)	1.06 ± 0.09 ^a	0.93 ± 0.10 ^a	0.94 ± 0.13 ^a
F_v/F_m	0.844 ± 0.004 ^a	0.827 ± 0.006 ^b	0.830 ± 0.007 ^b
SPAD index	15.3 ± 0.6 ^a	14.1 ± 0.6 ^a	11.0 ± 1.1 ^b
LMA, г/м ²	36 ± 1 ^b	42 ± 2 ^a	40 ± 1 ^a

Примечание. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между контрольным и опытными вариантами при $P < 0.05$. Измерения A_n и Tg выполнены при ФАР, равной 1200 мкмоль/(м²с).

Таблица 2. Содержание свинца и макроэлементов в листьях салата сорта Медвежье ушко при загрязнении почвы свинцом

Элемент	Вариант опыта		
	контроль	Pb ²⁺ 50 мг/кг почвы	Pb ²⁺ 250 мг/кг почвы
Pb, мг/кг	0.4 ± 0.1 ^c	2.3 ± 0.3 ^b	4.6 ± w1.2 ^a
N, %	2.0 ± 0.7 ^a	2.4 ± 0.3 ^a	2.3 ± 0.3 ^a
P, %	0.17 ± 0.05 ^a	0.17 ± 0.01 ^a	0.19 ± 0.07 ^a
K, %	8.1 ± 0.8 ^c	10.1 ± 0.2 ^b	11.0 ± 0.1 ^a
N, г/м ²	0.7 ± 0.2 ^a	1.0 ± 0.1 ^a	0.9 ± 0.1 ^a
P, мг/м ²	0.06 ± 0.02 ^a	0.07 ± 0.01 ^a	0.08 ± 0.03 ^a
K, г/м ²	2.90 ± 0.30 ^b	4.26 ± 0.07 ^a	4.40 ± 0.03 ^a

Примечание. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между контрольным и опытными вариантами при $P < 0.05$.

концентрации металла в почве 50 мг/кг его содержание оказалось более чем в 5 раз выше, чем у растений контрольного варианта, а при концентрации 250 мг/кг — в 11.5 раз. Важно отметить, что при этом содержание азота и фосфора в обоих опытных вариантах оставалось на уровне контрольного как при его расчете на массу, так и при перерасчете на площадь листа. В отличие от этого, содержание калия независимо от концентрации свинца в почве и способа расчета возрастало в 1.5 раза по сравнению с контролем.

Загрязнение почвы свинцом приводило к существенному снижению (более чем в 1.8 раз по сравнению с контролем) величин PNUE, PPUE и PKUE, причем практически в равной степени при обоих использованных в исследовании концентрациях металла (табл. 3). Для всех вариантов опыта оценка зависимости скорости фотосинтеза и фотосинтетической эффективности использования макроэлементов от величины LMA показала отрицательную связь с LMA у A_n (рис. 1 а), PNUE (рис. 1 б), PPUE (рис. 1 в) и PKUE (рис. 1 г). Результаты исследования также показали, что PWUE не зависела от присутствия металла в почве, а величина α снижалась при наибольшей концентрации свинца (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Задачей нашего исследования была оценка влияния избытка свинца в почве на накопление в листьях салата основных макроэлементов и эффективность их использования в процессе фотосинтетической ассимиляции углерода. Ранее было показано, что ингибирование роста растений под воздействием свинца во многом связано с нарушением ионного гомеостаза растений [5]. В частности, в присутствии свинца снижалось содержание кальция, магния, цинка и серы в надземных органах пшеницы, шпината и бобов [3, 4]. Основными причинами этого являются сокращение поступления ионов необ-

ходимых элементов вследствие уменьшения размеров корня, конкуренция ионов питательных элементов и ионов свинца за сайты связывания при их транслокации в корень и далее по тканям растений, а также снижение активности некоторых транспортных белков, участвующих в переносе необходимых ионов через мембраны клеток [17]. В наших исследованиях негативного влияния загрязнения почвы свинцом на содержание азота и фосфора в листьях салата не было обнаружено, а содержание калия даже возрастало (табл. 2). Полученный эффект, вероятно, можно объяснить тем, что при изменении внешних условий именно для макроэлементов характерно поддержание постоянства элементного состава в отличие от микроэлементов, существенная вариабельность содержания которых была ранее выявлена в контрастных условиях роста растений, включая контрастность по уровням загрязнения почвы тяжелыми металлами [18–20].

В отличие от содержания макроэлементов, фотосинтетическая эффективность использования N, P и K существенно падала в условиях загрязнения почвы свинцом (табл. 3). Это сопровождалось уменьшением интенсивности фотосинтеза. Известно, что доступность элементов питания, и особенно N, является одним из факторов, определяющих фотосинтетическую способность растений к ассимиляции углерода [21]. Однако в нашем исследовании содержание азота в листьях опытных растений не снижалось. Следовательно, ингибирование фотосинтеза было в данном случае обусловлено другими причинами, среди которых можно выделить снижение эффективности использования света на ассимиляцию CO₂ (α) (табл. 3). Фотосинтетическая эффективность световой энергии, или видимый квантовый выход фотосинтеза, отражает эффективность работы ФСА преимущественно при малой и средней интенсивности света [11] и может определять скорость первичной продукции, изменяясь в зависимости от условий, в ко-

Таблица 3. Фотосинтетическая эффективность использования азота (PNUE), фосфора (PPUE), калия (PKUE), воды (PWUE) и света (α) у растений салата сорта Медвежье ушко при загрязнении почвы свинцом

Показатель	Вариант опыта		
	контроль	Pb ²⁺ 50 мг/кг почвы	Pb ²⁺ 250 мг/кг почвы
α , моль CO ₂ /моль квант	0.018 ± 0.001 ^a	0.017 ± 0.001 ^{ab}	0.014 ± 0.002 ^b
PWUE, мкмоль CO ₂ /ммоль H ₂ O	6.8 ± 0.7 ^a	6.4 ± 0.6 ^a	6.4 ± 0.9 ^a
PNUE, мкмоль CO ₂ /(г(N) с)	12.9 ± 5.0 ^a	6.0 ± 0.7 ^b	5.3 ± 0.7 ^b
PPUE, мкмоль CO ₂ /(г(P) с)	157 ± 21 ^a	83 ± 6 ^b	75 ± 29 ^b
PKUE, мкмоль CO ₂ /(г(K) с)	2.49 ± 0.26 ^a	1.35 ± 0.02 ^b	1.11 ± 0.01 ^c

Примечание. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между контрольным и опытными вариантами при $P < 0.05$.

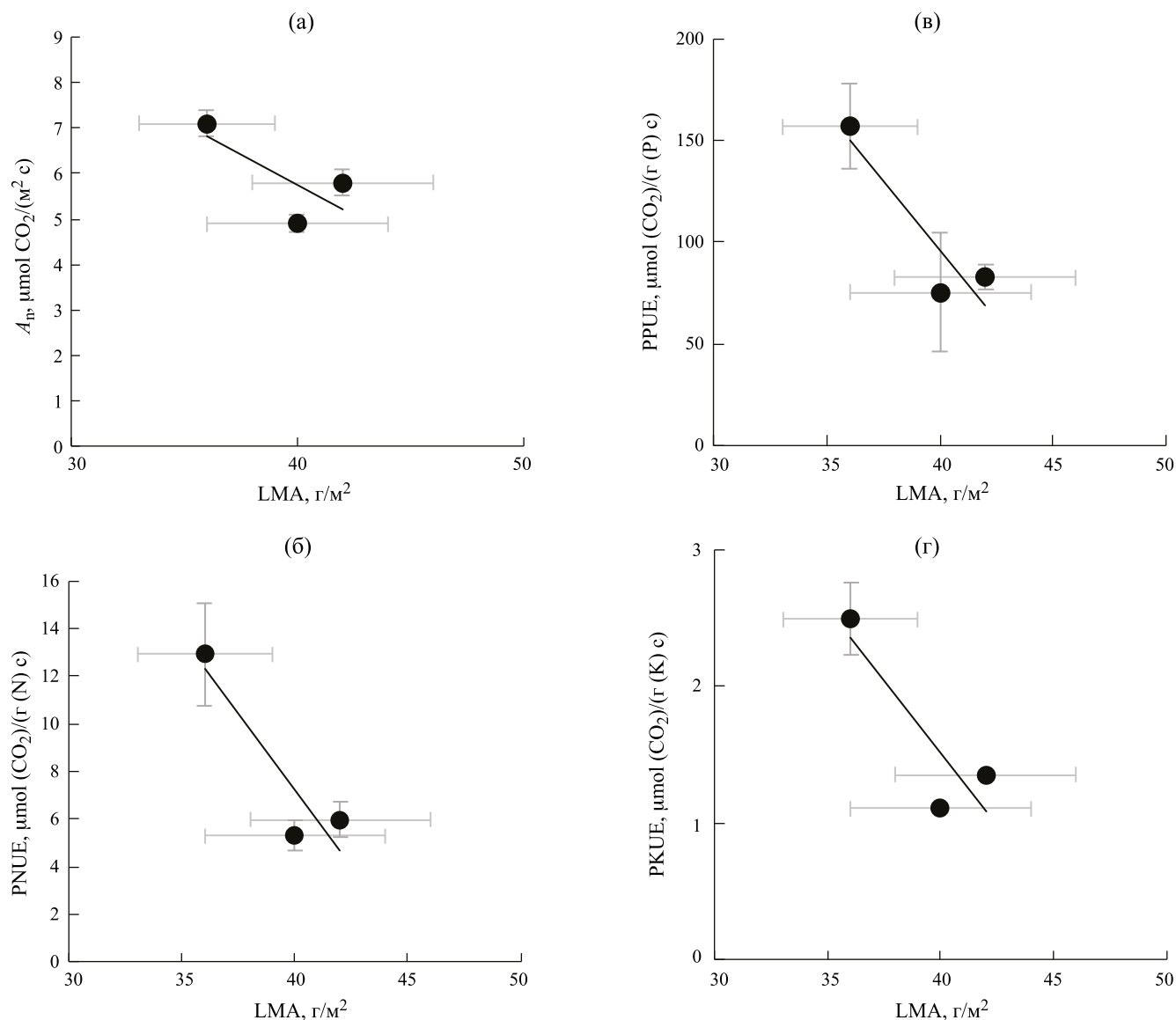


Рис. 1. Зависимость скорости видимого фотосинтеза A_n , (а), фотосинтетической эффективности использования азота PNUE (б), фосфора PPUE (в) и калия PKUE (г) от величины отношения массы листа к единице его площади (LMA) в листьях салата сорта Медвежье ушко. $R^2 = 0.53$ для A_n , $R^2 = 0.84$ для PNUE и PPUE, а также $R^2 = 0.77$ для PKUE.

торых осуществляется фотосинтез [22]. Предполагается, что основным фактором падения эффективности использования света в фотосинтетических реакциях является повышение интенсивности фотодыхания [22], что отмечается при воздействии высоких концентраций свинца [6]. Снижение величины α связывают также с защитными реакциями растений на действие стрессового фактора, осуществляемыми, в том числе, посредством преобразования пигментного комплекса [11], включающего дегградацию хлорофилла или замедление его синтеза [23]. Уменьшение содержания хлорофиллов наблюдалось и в нашем опыте в присутствии наиболее высокой концентрации свинца.

Снижение фотосинтетической эффективности использования всех исследованных ма-

кроэлементов в условиях загрязнения почвы свинцом (табл. 3) соотносилось с повышением величины LMA (табл.1). Отрицательная связь скорости фотосинтетической ассимиляции CO_2 и величины LMA, выявленная в данной работе (рис. 1а), была ранее обнаружена и другими исследователями [24–26]. Более высокие значения LMA могут соответствовать более низким значениям A_n из-за увеличения затрат на формирование листа, снижения доли фотосинтетически активных тканей по отношению к объему клеточных стенок в сухой массе [14] или уменьшения проводимости CO_2 в стромах хлоропластов [27]. Показана также отрицательная связь LMA с эффективностью использования макроэлементов на фотосинтез [25, 28], что подтвердили результаты данного исследования (рис. 1 б–г).

Снижение PNUE у листьев салата при загрязнении почвы свинцом могло быть связано со структурными изменениями, например, с большим инвестированием азота в клеточные стенки и снижением его использования для синтеза фотосинтетических ферментов, в том числе RuBisCO/O. Это подтверждает и увеличение величины LMA [29]. Аналогично, перераспределение фосфора с его использования в метаболических процессах на формирование структурных компонентов может быть причиной снижения PPUE в листьях салата при повышенных концентрациях свинца в почве.

Отметим также, что эффективность использования воды при обеих концентрациях свинца сохранялась на уровне контрольных растений (табл. 3), что могло быть связано с некоторым уменьшением скорости транспирации, сопровождавшим снижение A_n под влиянием свинца. В среднем для всех опытных вариантов значения WUE, определенные для листового салата в нашем эксперименте, являются достаточно высокими и характерны в большей степени для C4-, а не C3-растений [30], к которым относится *L. sativa*, что, видимо, связано с достаточно низкими значениями транспирационных потерь воды исследованным видом.

Таким образом, загрязнение почвы свинцом не оказывало отрицательного воздействия на содержание азота, фосфора и калия в листьях салата, однако эффективность фотосинтетического использования перечисленных макроэлементов в этих условиях уменьшалась, что сопровождалось замедлением скорости фотосинтеза. Одной из причин снижения фотосинтетической активности растений при избытке свинца в почве может являться перенаправление использования макроэлементов в большей степени в структурные, чем фотосинтетические процессы, что подтверждается увеличением значения LMA. Уменьшение эффективности использования света на фотосинтез также рассматривается как одна из причин снижения скорости фотосинтетической ассимиляции CO₂ при повышенных концентрациях металла в почве. Вместе с тем сохранение фотосинтетической эффективности использования воды может способствовать поддержанию активности ФСА растений в условиях загрязнения почвы свинцом.

Исследования выполнены при финансовой поддержке государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0004) на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Shu X., Yin L.Y., Zhang Q.F., Wang W.B. Effect of Pb toxicity on leaf growth, antioxidant enzyme activities, and photosynthesis in cuttings and seedlings of *Jatropha curcas* L. // Environ. Sci. Pollut. Res. 2012. V. 19. P. 893. <https://doi.org/10.1007/s11356-011-0625-y>
2. Тутов А.Ф., Казнина Н.М., Каранетян Т.А., Доршакова Н.В. Влияние свинца на живые организмы // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. С. 147. <https://doi.org/10.31857/S0044459620020086>
3. Cannata M.G., Carvalho R., Bertoli A.C., Bastos A.R.R., Carvalho J.G., Freitas M.P., Augusto A.S. Effects of lead on the content, accumulation, and translocation of nutrients in bean plant cultivated in nutritive solution // Commun. Soil Sci. Plant Anal. 2013. V. 44. P. 939. <https://doi.org/10.1080/00103624.2012.747605>
4. Lamhamdi M., El Galiou O., Bakrim A., Novoa-Munoz J.C., Arias-Estevéz M., Aarab A., Lafont R. Effect of lead stress on mineral content and growth of wheat (*Triticum aestivum*) and spinach (*Spinacia oleracea*) seedlings // Saudi J. Biol. Sci. 2013. V. 20. P. 29. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2012.09.001>
5. He H., Wang X., Wu M., Guo L., Fan C., Peng Q. Cadmium and lead affect the status of mineral nutrients in alfalfa grown on a calcareous soil // Soil Sci. Plant Nutr. 2020. V. 66. P. 506. <https://doi.org/10.1080/00380768.2020.1747362>
6. Pourrut B., Shahid M., Dumat C., Winterton P., Pinelli E. Lead uptake, toxicity, and detoxification in plants // Rev. Environ. Contam. Toxicol. 2011. V. 213. P. 113. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9860-6_4
7. Lambers H., Chapin F.S. III, Pons T.L. Plant Physiological Ecology. Springer: New York, NY, USA. 1998. 540 p.
8. Seregin I.V., Kozhevnikova A.D. Distribution of cadmium, lead, nickel, and strontium in imbibing maize caryopses // Russ. J. Plant Physiol. 2005. V. 52. P. 565. <https://doi.org/10.1007/s11183-005-0084-8>
9. Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis – nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance // J. Plant Res. 2004. V. 117. P. 481. <https://doi.org/10.1007/s10265-004-0174-2>
10. Field C., Merino J., Mooney H.A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens // Oecologia. 1983. V. 60. P. 384. <https://doi.org/10.1007/BF00376856>
11. Гармаш Е.В., Головки Т.К. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* в условиях подзоны средней тайги европейского северо-востока. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений. 1997. Т. 44. С. 854.
12. Chen Z.F., Xiong P.F., Zhou J.J., Lai S.B., Jian C.X., Wang Z., Xu B.C. Photosynthesis and nutrient-use efficiency in response to N and P addition in three dominant grassland species on the semiarid Loess Plateau // Photosynthetica. 2020. V. 58. P. 1028. <https://doi.org/10.32615/ps.2020.056>

13. Ikkonen E., Chazhengina S., Jurkevich M. Photosynthetic nutrient and water use efficiency of *Cucumis sativus* under contrasting soil nutrient and lignosulfonate levels // *Plants*. 2021. V. 10. P. 340. <https://doi.org/10.3390/plants10020340>
14. Васфилов С.П. Анализ причин изменчивости отношения сухой массы листа к его площади у растений // *Журн. общ. биол.* 2011. Т. 72. С. 436.
15. Genty B., Briantais J.-M., Baker N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence // *Biochem. Biophys. Acta*. 1989. V. 990. P. 87. [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
16. de la Riva E.G., Olmo M., Poorter H., Uberta J.L., Villar R. Leaf Mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient // *PLoS ONE*. 2016. V. 11. P. 0148788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148788>
17. Sinha P., Dube B.K., Srivastava P., Chatterjee C. Alteration in uptake and translocation of essential nutrients in cabbage by excess lead // *Chemosphere*. 2006. V. 65. P. 651. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.01.068>
18. Han W.X., Fang J.Y., Reich P.B., Ian Woodward F., Wang Z.H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China // *Ecol. Lett.* 2011. V. 14. P. 788. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01641.x>
19. Yu Q., Elser JJ, He N, Wu H, Chen Q, Zhang G, Han X. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland // *Oecologia*. 2011. V. 166. P.1. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1902-z>
20. de la Riva E.G., Villar R., Perez-Ramos I.M., Quero J.L., Matías L., Poorter L., Maranon T. Relationships between leaf mass per area and nutrient concentrations in 98 Mediterranean woody species are determined by phylogeny, habitat and leaf habit // *Trees*. 2018. V. 32. P. 497. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-646-z>
21. Kattge J., Knorr W., Raddatz T., Wirth C. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models // *Glob. Chang. Biol.* 2009. V. 15. P. 976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01744.x>
22. Ehleringer J., Björkman O. Quantum yields for CO₂ uptake in C3 and C4 plants. Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration // *Plant Physiol.* 1977. V. 59. P. 86. <https://dx.doi.org/10.1104/pp.59.1.86>
23. Gardiner E.S., Krauss K.W. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes // *Tree Physiol.* 2001. V. 21. P. 1103. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.15.1103>
24. Parkhurst D.F. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves // *New Phytol.* 1994. V. 126. P. 449. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04244.x>
25. Hidaka A., Kitayama K. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus-use efficiency versus nitrogen-use efficiency of tree leaves along nutrient-availability gradients // *J. Ecol.* 2009. V. 97. P. 984. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01540.x>
26. Икконен Е.Н., Шибаева Т.Г. Вариабельность величины отношения массы листа растения к его площади в условиях кратковременных ежесуточных понижений температуры // *Журн. общ. биол.* 2020. V. 81. P. 47. <https://doi.org/10.31857/S0044459620010030>
27. Poorter H., Niinemets U., Poorter L., Wright I.J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis // *New Phytol.* 2009. V. 182. P. 565. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
28. Wright I.J., Reich P.B., Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats // *Funct. Ecol.* 2001. V. 15. P. 423. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>
29. Poorter H., Evans J.R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area // *Oecologia*. 1998. V. 116. P. 126. <https://doi.org/10.1007/s004420050560>
30. Way D.A., Katul G.G., Manzoni S., Vico G. Increasing water use efficiency along the C3 to C4 evolutionary pathway: a stomatal optimization perspective // *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. P. 3683. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru205>