

УДК 581.1

АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ И ЭКСПРЕССИЯ КОДИРУЮЩИХ ИХ ГЕНОВ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ С РАЗНЫМ АЛЛЕЛЬНЫМ СТАТУСОМ ГЕНА *GPC-B1* ПРИ ОПТИМАЛЬНОМ СОДЕРЖАНИИ ЦИНКА В СРЕДЕ И ЕГО ДЕФИЦИТЕ

© 2024 г. Ю. В. Батова[@], Н. С. Репкина, А. А. Игнатенко, Н. М. Казнина

Институт биологии Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

[@]E-mail: batova.krc@mail.ru

Поступила в редакцию 12.10.2023 г.

После доработки 29.05.2024 г.

Принята к публикации 31.05.2024 г.

Показано, что растения мягкой пшеницы изученных образцов устойчивы к дефициту цинка в корнеобитаемой среде. Обнаружены различные пути адаптации к этим условиям со стороны антиоксидантной системы у растений, имеющих функциональный аллель гена *GPC-B1*. Так, у растений линии 15-7-1 сохранение окислительно-восстановительного баланса клеток связано с возрастанием экспрессии гена *Cu/ZnSOD* и снижением экспрессии генов *FeSOD* и *CAT1*, а у растений линии 13-3, помимо повышения количества транскриптов гена *Cu/ZnSOD*, — с высокой конститутивной активностью супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы (КАТ). Полученные данные могут быть использованы при создании сортов (линий) пшеницы, способных при выращивании в условиях дефицита цинка в почве формировать семена с относительно высоким содержанием этого микроэлемента.

Ключевые слова: пшеница, дефицит цинка, ген *GPC-B1*, рост, супероксиддисмутаза, каталаза

DOI: 10.31857/S1026347024060076, **EDN:** ukpnre

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) — одна из главных зерновых культур, которая обеспечивает до 20% потребности человека в белках и энергии, а также является важным источником микроэлементов (Velu *et al.*, 2019). Поэтому улучшению состава и питательной ценности зерна этой культуры во всем мире уделяется повышенное внимание. Вместе с тем проводимая в течение длительного времени интенсивная селекция пшеницы, направленная на повышение ее семенной продуктивности, сопровождалась постепенным ухудшением качества зерна, и прежде всего обеднением его микроэлементного состава (Tabbitta *et al.*, 2017). В результате, по оценкам Всемирной организации здравоохранения более 2 млрд. человек в мире страдают от дефицита микроэлементов, в особенности цинка и железа, что проявляется в общем ухудшении здоровья, увеличении заболеваемости и уровня смертности, низкой производительности труда (WHO, 2017). Исходя из этого, проблема дефицита микроэлементов (так называемый «скрытый голод») уже на протяжении нескольких десятилетий является приоритетным направлением исследований в разных областях науки (Velu *et al.*, 2014; Cakmak *et al.*, 2017).

Согласно литературным данным, наиболее эффективным и экономически оправданным подходом к решению этой проблемы является биофортификация — повышение концентрации микроэлементов в зерне злаков путем улучшения их генетических качеств, в том числе с использованием методов селекции (Velu *et al.*, 2014). В частности, значительные успехи в этом направлении были достигнуты благодаря использованию метода отдаленной гибридизации, целью которого является создание сортов, сочетающих признаки и свойства разных видов. Так, было обнаружено, что некоторые виды дикорастущих пшениц способны накапливать в зерновках гораздо больше белка и микроэлементов, чем современные сорта мягкой пшеницы (Guzman *et al.*, 2014; Мумрофанова, Хакимова, 2016; Saini *et al.*, 2023). Во многом это связано с наличием в их геноме функционального аллеля гена *GPC-B1* (*grain protein content*) (или *NAM-B1*), относящегося к NAC семейству транскрипционных факторов. Кодированный этим геном белок GPC-B1 участвует в процессе ремобилизации азота и ряда микроэлементов, включая цинк, из стареющих листьев в колос (Uauy *et al.*, 2006; Waters *et al.*, 2009).

Как оказалось, у большинства современных сортов пшеницы копия этого гена нефункциональна. Однако в результате их скрещивания с дикорастущими злаками из рода *Triticum*, например с пшеницей двузернянкой (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*), были получены изогенные линии, у которых аллель гена *GPC-B1* функционален. При этом они отличались большим, чем растения исходных сортов, содержанием в зерне белка, Fe и Zn (Genc, McDonald, 2004; Guzman *et al.*, 2014; Мумрофанова, Хакимова, 2016). Более того, было обнаружено, что такие линии могут быть устойчивыми к недостатку микроэлементов, в частности цинка (Игнатенко и др., 2021). Однако возможные механизмы, обеспечивающие такую устойчивость, практически не изучены.

Одним из важных условий успешной адаптации растений к неблагоприятным факторам внешней среды является эффективная работа антиоксидантной системы, что позволяет сохранять оптимальный окислительно-восстановительный баланс в клетках и поддерживать структурно-функциональную целостность клеточных мембран. Дефицит цинка, как любое стрессовое воздействие, вызывает у растений окислительный стресс, связанный с усилением образования активных форм кислорода (АФК), накоплением продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) и ослаблением антиоксидантной защиты (Cakmak, 2000). Причины развития окислительного стресса при дефиците цинка разнообразны, поскольку этот металл выполняет множество функций в растительных клетках (Marschner, 1995). Показано, что устойчивость растений к недостатку цинка коррелирует с активностью Zn-зависимых ферментов, а также уровнем экспрессии кодирующих их генов (Hacisalihoglu *et al.*, 2003, Pandey *et al.*, 2012). Среди них наиболее важным у растений является супероксиддисмутаза (СОД), в частности ее Zn-содержащая изоформа Cu/Zn-СОД, которая играет важную роль в защите растений от окислительных повреждений, вызываемых супероксидом (Gill *et al.*, 2015). Снижение активности СОД при дефиците цинка отмечали многие исследователи (Cakmak *et al.*, 1998; Hacisalihoglu *et al.*, 2003 Pandey *et al.*, 2012). Недостаток этого микроэлемента негативно влияет на активность ферментов, участвующих в детоксикации H_2O_2 , таких как каталаза (КАТ) (Cakmak, Marschner, 1993; Pandey *et al.*, 2012). Все эти данные свидетельствуют о том, что способность растений поддерживать высокую активность антиоксидантных ферментов в условиях дефицита цинка является одним из механизмов, обеспечивающих их устойчивость к этому виду стрессового воздействия.

Исходя из этого, целью данного исследования было изучение активности СОД и КАТ, а также уровня экспрессии кодирующих их генов (*Cu/*

ZnSOD, *FeSOD* и *CAT1*) в листьях растений пшеницы, различающихся аллельным статусом гена *GPC-B1*, при оптимальном и низком уровне цинка в корнеобитаемой среде.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили растения мягкой пшеницы сорта Фестивальная (далее — сорт), имеющие нефункциональный аллель гена *GPC-B1*, и две интрогрессивные линии пшеницы, выделенные в потомстве от скрещивания *T. aestivum* сорта Фестивальная с *Triticum dicoccoides*, у которых аллель этого гена функционален (линия 15-7-1 и линия 13-3). Семена пшеницы были любезно предоставлены чл.-корр. НАН Беларуси Н.И. Дубовец и к.б.н. О.А. Орловской (Институт генетики и цитологии НАН Беларуси). Аллельный статус гена был установлен с использованием кодоминантного маркера Xuhw89 (Vishwakarma *et al.*, 2014). Семена проращивали в чашках Петри на дистиллированной воде в течение 2 сут, после чего переносили на питательный раствор Хогланда — Арнона с концентрацией цинка 2 мкМ (Zn 2, контроль) или на раствор без добавления соли цинка (Zn 0, опыт). Химический анализ питательного раствора опытного варианта, проведенный с использованием атомно-абсорбционного спектрофотометра AA-700 (Shimadzu, Япония), показал, что концентрация цинка в нем не превышала 0.05 мкМ.

Опыты проводили в контролируемых условиях при температуре 22°C, относительной влажности воздуха 60–70%, фотосинтетически активной радиации (ФАР) 100 мкмоль/(м²·с), 14-часовом фотопериоде. Анализ растений проводили спустя 14 сут экспозиции, по достижения ими фазы начала 3-го листа. Об их устойчивости к недостатку цинка судили на основании изменения по отношению к контролю показателей, характеризующих рост побега (высота, сырая и сухая биомасса). Помимо этого определяли интенсивность ПОЛ, общую активность СОД и КАТ, а также количество транскриптов генов *Cu/ZnSOD*, *FeSOD* и *CAT1* в листьях.

Интенсивность ПОЛ оценивали по содержанию малонового диальдегида (МДА), которое определяли с использованием реакционной среды, содержащей 0.25% раствор тиобарбитуровой кислоты в 10% трихлоруксусной кислоте (Heath, Packer, 1968). Растительный материал гомогенизировали в реакционной среде. Гомогенат держивали на водяной бане при 95°C в течение 30 мин, быстро охлаждали и центрифугировали 10 мин при 10000 g. Оптическую плотность супернатанта измеряли с использованием спектрофотометра СФ-2000 (“Спектр”, Россия) при 532 и 600 нм. Для расчета содержания МДА (нмоль/г сырой массы) использовали коэффициент

экстинкции, равный $155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$. Для определения активности СОД (КФ 1.15.1.1.) и КАТ (КФ 1.11.1.6.) листья гомогенизировали в 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.8). Гомогенат центрифугировали при 15000 g в течение 20 мин при 4°C, полученный супернатант использовали для определения содержания белка и активности ферментов спектрофотометрическим методом. Активность СОД определяли по способности ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия (Beauchamp, Fridovich, 1971). Оптическую плотность раствора измеряли при 560 нм. За единицу активности принимали количество фермента, вызывающее 50% ингибирование реакции. Активность каталазы определяли по скорости разложения H_2O_2 , регистрируя изменение оптической плотности раствора при длине волны 240 нм в течение 1 минуты (Aebi, 1984). Реакционная среда содержала 40 мМ раствор H_2O_2 в 0.1 М К/Na-фосфатном буфере (pH = 7.0). Реакции запускали добавлением 60 мкл супернатанта. Активность ферментов рассчитывали на мг белка. Общее содержание белка определяли по методу Бредфорда, используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин (Bradford, 1976).

Для изучения экспрессии генов антиоксидантных ферментов были выбраны гены *Cu/ZnSOD* (номер в NCBI KP322572), *FeSOD* (JX398977) и *CAT1* (X94352). Накопление транскриптов генов анализировали методом полимеразной цепной реакции в режиме реального времени (ПЦР-РВ). Листья растирали в жидком азоте. Тотальную РНК выделяли с помощью набора ExtractRNA «Синтол» (Россия). Количество и качество тотальной РНК проверяли спектрофотометрически на приборе SmartSpec Plus «Био-Рад» (США) по соотношению длин волн 260/280 и с помощью электрофореза в 1% агарозном геле. Для удаления остатков ДНК препарат РНК обрабатывали ДНКазой «Синтол» (Россия). кДНК синтезировали, используя набор для обратной транскрипции с М-MLV обратной транскриптазой и случайными (random) гексапраймерами «Евроген» (Россия). В качестве референсного гена использовали актин. Количество и качество синтезированной кДНК проверяли

спектрофотометрически на приборе SmartSpec Plus «Био-Рад» (США). (Livak, Schmittgen, 2001). Праймеры, использованные для проведения ПЦР в режиме реального времени, представлены в табл. 1.

Биологическая повторность для показателей роста составляла 12 растений в каждом варианте опыта, при изучении биохимических показателей — 3–4-кратная, при проведении ПЦР — 2-кратная. Аналитическая повторность 2–3-кратная. Статистическую обработку данных осуществляли с использованием пакета статистического анализа в Microsoft Office Excel 2007 и PAST 4.0. Статистически значимо различающиеся между собой величины каждого показателя (при $P < 0.05$) на рисунках и в таблицах обозначены разными латинскими буквами.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведенное исследование показало, что при дефиците цинка в корнеобитаемой среде задержки роста побега у изученных образцов пшеницы, независимо от аллельного статуса гена *GPC-B1*, не происходило. При этом наибольшая высота побега и его сырая биомасса как при оптимальном содержании цинка (Zn 2), так и при его дефиците (Zn 0) отмечались у растений линии 15-7-1 (табл. 2).

Поддержание роста растений в условиях недостатка цинка на уровне контроля отчасти объясняется сохранением окислительно-восстановительного равновесия в клетках, о чем свидетельствует отсутствие в опытных вариантах повышения (по сравнению с соответствующими контрольными вариантами) содержания МДА в листьях у пшеницы (рис. 1). Вместе с тем между образцами обнаружались определенные различия в величине этого показателя. Так, у растений линии 15-7-1 содержание МДА, независимо от содержания

Таблица 1. Праймеры для проведения ПЦР-РВ у пшеницы

Ген	Прямой (F) и обратный (R) праймер	Нуклеотидная последовательность праймера 5'...3'	Номер в базе данных NCBI
Actin	F	GGG ACC TCACGGATAATCTAATG	AB181991
	R	AACCTCCACTGAGAACAACATTAC	
Cu/ZnSOD	F	CACGGCTTCCACATCCAC	KP322572
	R	TGTCGTTTCATCATCCATCGG	
FeSOD	F	GGGTCTGGTTGGGTTTG	JX398977
	R	TCGCCTGTATCCTTGTAATC	
CAT1	F	TGATACCCAAAGGCACCG	X94352
	R	GCAGCCAGATAGAACACG	

Таблица 2. Показатели роста побега растений пшеницы с разным аллельным статусом гена *GPC-B1* в оптимальных условиях минерального питания и при дефиците цинка в корнеобитаемой среде

Показатель	Образец	Вариант опыта	
		Zn 2 (контроль)	Zn 0
Высота, см	Сорт	29.9 ± 1.0 c	32.4 ± 0.6 bc
	Линия 15-7-1	34.5 ± 1.0 ab	35.5 ± 0.6 a
	Линия 13-3	31.8 ± 1.1 bc	30.3 ± 1.5 c
Сырая биомасса, мг	Сорт	289.7 ± 31.3 bcd	353.3 ± 25.9 abc
	Линия 15-7-1	470.7 ± 47.5 a	397.8 ± 27.9 a
	Линия 13-3	275.1 ± 25.0 cd	251.0 ± 24.6 d
Сухая биомасса, мг	Сорт	37.1 ± 3.7 ab	44.4 ± 3.1 a
	Линия 15-7-1	46.9 ± 4.7 a	39.7 ± 3.1 a
	Линия 13-3	34.1 ± 3.3 bc	28.8 ± 1.1 c

Примечание. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между разными образцами и вариантами в пределах каждого показателя ($P < 0.05$).

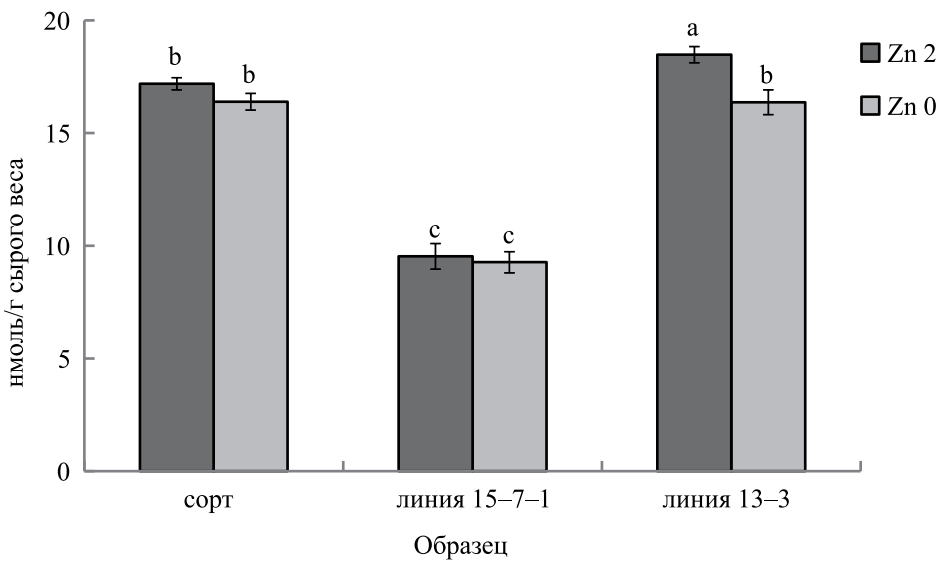


Рис. 1. Содержание МДА (нмоль/г сырого веса) в листьях растений пшеницы с разным аллельным статусом гена *GPC-B1* в оптимальных условиях минерального питания и при дефиците цинка в корнеобитаемой среде.

цинка, оказалось почти в 2 раза ниже, чем у растений сорта и линии 13-3.

Известно, что отсутствие в стрессовых условиях повышения интенсивности ПОЛ обеспечивается эффективной и согласованной работой компонентов антиоксидантной системы, в том числе антиоксидантных ферментов. Нами были обнаружены определенные различия в реакции изученных образцов пшеницы на стрессовое воздействие. Так, в условиях дефицита цинка у растений сорта общая активность СОД снижалась (на 21% по сравнению с контролем), а активность КАТ возрастала (на 24%) (табл. 3). У опытных растений линии 15-7-1 активность СОД также уменьшалась (на 25% по отношению к контролю), однако активность КАТ

оставалась на уровне контроля. У растений линии 13-3 недостаток цинка в субстрате не приводил к каким-либо изменениям в активности обоих ферментов. Отметим также, что растения этой линии характеризовались наиболее высокой активностью СОД и КАТ как при оптимальном, так и при низком содержании цинка в корнеобитаемой среде.

Одним из путей регуляции активности антиоксидантных ферментов в стрессовых условиях является изменение уровня экспрессии кодирующих их генов (Gill, Tuteja, 2010). Проведенная нами оценка количества транскриптов генов двух изоформ СОД (*Cu/ZnSOD* и *FeSOD*) и одной изоформы КАТ (*CAT1*) в листьях пшеницы показала, что при оптимальном уровне цинка (Zn 2) количество

Таблица 3. Активность антиоксидантных ферментов в листьях растений пшеницы с разным аллельным статусом гена *GPC-B1* в оптимальных условиях минерального питания и при дефиците цинка в корнеобитаемой среде

Образец	СОД		КАТ	
	Zn 2 (контроль)	Zn 0	Zn 2 (контроль)	Zn 0
Сорт	4.24 ± 0.24b	3.37 ± 0.13c	4.76 ± 0.32bc	5.91 ± 0.11a
Линия 15-7-1	4.87 ± 0.30ab	3.66 ± 0.16c	4.31 ± 0.22c	4.46 ± 0.09c
Линия 13-3	6.09 ± 0.52a	5.83 ± 0.38a	6.90 ± 0.25a	6.98 ± 0.63a

Примечание. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между разными образцами и вариантами в пределах каждого показателя ($P < 0.05$). СОД — усл. ед. активности/мг белка, КАТ — мкмоль H_2O_2 /мг белка·мин.

транскриптов изученных генов у растений изогенных линий, имеющих функциональный аллель гена *GPC-B1*, было в большинстве случаев выше, чем у растений сорта, имеющих его нефункциональную копию, за исключением содержания мРНК гена *Cu/ZnSOD* у линии 13-3 (рис. 2). При дефиците цинка (Zn 0) в среде у растений сорта наблюдалось снижение количества транскриптов гена *Cu/ZnSOD* (в 3.6 раза по отношению к контролю. В отличие от этого, у растений обеих изогенных линий (15-7-1 и 13-3) в этих условиях содержание транскриптов гена цинк-содержащей изоформы СОД возрастало (в 2.7 и 9 раз по сравнению с контролем соответственно) и оказалось выше, чем у сортового образца, в 7 и 1.6 раза соответственно (рис. 2). Содержание мРНК гена железосодержащей изоформы фермента у растений сорта в условиях дефицита цинка не менялось. У растений линии 15-7-1 оно резко снижалось (более чем в 3 раза по сравнению с контролем) и было почти в 2 раза ниже, чем у растений сорта в этих же условиях (рис. 2). У растений линии 13-3 недостаток цинка не оказывал сколько-нибудь существенного влияния на количество транскриптов гена *FeSOD*, однако при этом оно было в 2 раза выше, чем у сортовых растений.

Что касается гена *CAT1*, то при дефиците цинка у растений сорта содержание его матриц существенно не менялось по сравнению с оптимальными условиями, тогда как у растений обеих линий значительно уменьшалось (рис. 2). При этом у растений линии 15-7-1 оно все равно оставалось начительно (в 4 раза) выше, чем у сорта, тогда как у растений линии 13-3 было почти в 2 раза ниже сортовых значений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Цинк является одним из наиболее важных микроэлементов, необходимых для протекания многих физиологических процессов у растений, поэтому его дефицит негативно сказывается на их росте и продуктивности (Rehman *et al.*, 2018).

Вместе с тем разные виды растений, а также сорта, линии или генотипы могут значительно различаться по устойчивости к этому виду стрессового воздействия. Устойчивость к дефициту цинка может быть определена на основе фенотипических характеристик, таких как параметры роста и выраженность межжилкового хлороза листьев (Genc *et al.*, 2002). Однако, судя по литературным данным, у злаков видимые симптомы дефицита цинка обычно возникают в случае его значительного и(или) длительного дефицита в растениях (Höller *et al.*, 2014a). Проведенное нами исследование показало, что, несмотря на очень низкое содержание цинка в питательном растворе, у опытных образцов пшеницы, независимо от функционального статуса аллеля гена *GPC-B1*, не наблюдалось существенного замедления роста, по крайней мере, в течение 14 сут экспозиции, что свидетельствует об их достаточно высокой устойчивости к дефициту этого микроэлемента.

Как известно, устойчивость растений к стресс-факторам во многом зависит от способности контролировать интенсивность окислительных процессов в клетках при действии неблагоприятных факторов внешней среды (Gill, Tuteja, 2010). В отношении дефицита цинка показано, что еще до появления видимых симптомов о его негативном влиянии на растения можно судить по интенсивности ПОЛ, одним из индикаторов которого является накопление МДА. Так, увеличение его содержания в условиях дефицита цинка наблюдалось в листьях пшеницы (Sharma *et al.*, 2004), кукурузы (Wang, Jin, 2007) и сорго (Li *et al.*, 2013). При этом в опытах с растениями гороха, риса, кукурузы обнаружено, что повышение уровня ПОЛ при дефиците цинка регистрируется только у чувствительных к этому стресс-фактору сортов, тогда как у устойчивых оно остается неизменным (Pandey *et al.*, 2012; Höller *et al.*, 2014a; Tewari *et al.*, 2019). В наших опытах у всех изученных образцов пшеницы в условиях дефицита цинка увеличения содержания МДА в листьях не происходило, что свидетельствует о сохранении про-антиоксидантного равновесия в клетках

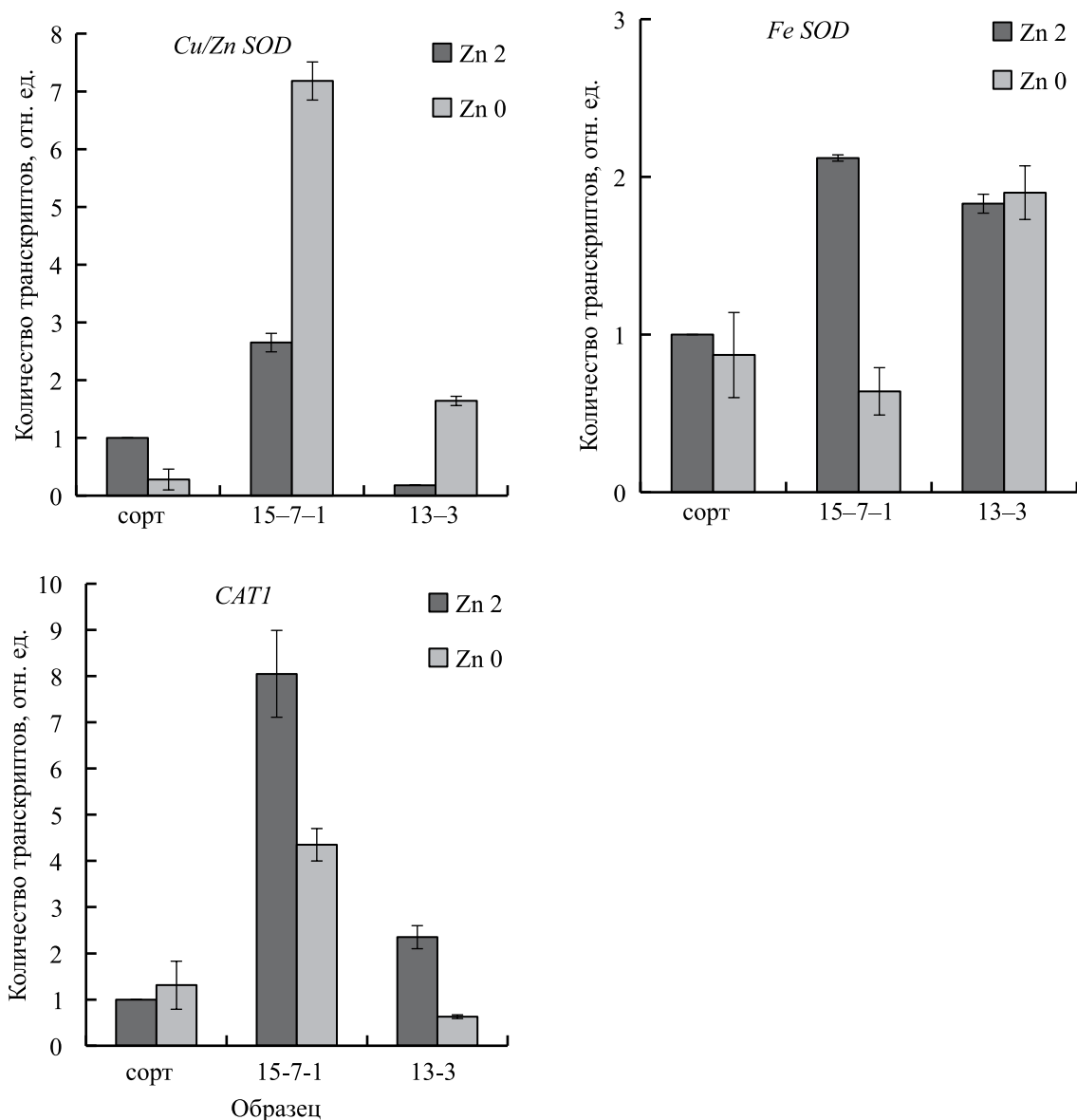


Рис. 2. Количество транскриптов генов антиоксидантных ферментов в листьях растений пшеницы с разным аллельным статусом гена *GPC-B1* в оптимальных условиях минерального питания и при дефиците цинка в корнеобитаемой среде.

Примечание. За единицу принято количество транскриптов гена у растений сорта Фестивальная при оптимальном содержании цинка в корнеобитаемой среде.

и подтверждает высокую устойчивость растений к этому виду стрессового воздействия.

К настоящему времени установлено, что у растений имеются достаточно совершенные механизмы поддержания гомеостаза цинка в клетках, в широком диапазоне внешних концентраций этого металла. Так, в условиях дефицита цинка в среде на начальных этапах роста потребности растений в этом микроэлементе могут обеспечиваться за счет запасов цинка в семени. В дальнейшем поддержание нормальной жизнедеятельности во многом зависит от перестроек метаболизма,

направленных на более эффективное использование имеющихся запасов этого микроэлемента и увеличение способности противостоять развитию окислительного стресса в клетках в таких условиях (Höller *et al.*, 2014b). Последнее в значительной степени зависит от функционирования компонентов антиоксидантной системы, в том числе антиоксидантных ферментов. Функцию детоксикации АФК выполняют несколько ферментов, ключевыми среди которых являются СОД. Эта группа металлоферментов катализирует реакцию дисмутации супероксидных анион-радикалов,

поддерживая их концентрацию в клетке на низком уровне. В зависимости от иона металла в активном центре фермента различают несколько изоферментов СОД, среди которых наибольший вклад в общую активность ферментов носит Cu/Zn СОД (Gill *et al.*, 2015).

Полагают, что при дефиците цинка основной причиной развития окислительного стресса является уменьшение активности именно цинк-содержащей изоформы фермента, что было обнаружено у разных видов растений, в том числе у таких зерновых злаков, как пшеница (Cakmak *et al.*, 1997; Nacisalihoglu *et al.*, 2003), ячмень, рожь (Cakmak *et al.*, 1998), кукуруза (Wang, Jin, 2007; Tewari *et al.*, 2019), рис (Chen *et al.*, 2008) и сорго (Li *et al.*, 2013). В наших опытах у растений сорта общая активность СОД снижалась, что согласуется с данными литературы. Поскольку у растений линии 13-3 активность фермента не менялась, можно было бы предположить, что это связано с присутствием у данной линии функционально активного гена, *GPC-B1*, способствующего более эффективной ремобилизации цинка из внутренних запасов. Однако у линии 15-7-1, также имеющей функциональный ген *GPC-B1*, при дефиците цинка наблюдалось снижение активности СОД.

Регуляция активности СОД, как и других ферментов, осуществляется в том числе за счет изменения экспрессии соответствующих генов. В геноме мягкой пшеницы в настоящее время идентифицировано 26 генов СОД, в том числе семнадцать Cu/Zn-СОД, шесть Fe-СОД и три Mn-СОД (Jiang *et al.*, 2019). Однако имеются лишь единичные работы, в которых изучена экспрессия всех генов СОД пшеницы при действии стресс-факторов. Так, при засолении и засухе из восьми случайно выбранных генов СОД на изученные виды стресса реагировали все гены, но характер реакции был различным (Jiang *et al.*, 2019).

В отношении активности генов СОД в условиях дефицита цинка данных в литературе сравнительно немного, и они весьма противоречивы. Например, у растений арабидопсиса и сои наблюдалось снижение уровня экспрессии генов *Cu/ZnSOD* в условиях недостатка цинка (Campos *et al.*, 2017; Zeng *et al.*, 2019). У сорго (Li *et al.*, 2013) и у Zn-эффективного сорта пшеницы (Nacisalihoglu *et al.*, 2003) при дефиците цинка количество транскриптов генов, кодирующих Cu/ZnСОД, наоборот, возрастало. В литературе имеются также данные об усилении при дефиците цинка синтеза другой изоформы СОД — FeСОД, например в листьях картофеля (Cheng *et al.*, 2019) и кукурузы (Tewari *et al.*, 2019), что рассматривается как компенсаторная реакция на снижение количества цинк-содержащей изоформы фермента. Однако другими авторами на растениях сои показано, что недостаток цинка

приводит к снижению количества транскриптов гена *FeSOD* (Zeng *et al.*, 2019).

В наших опытах у растений с нефункциональным аллелем гена *GPC-B1* (сорт) в условиях дефицита цинка уровень экспрессии изученного нами гена *Cu/ZnSOD* уменьшался, что согласуется с результатами других исследователей (Campos *et al.*, 2017; Zeng *et al.*, 2019). У растений с функциональным аллелем гена *GPC-B1* (линии 15-7-1 и 13-3) количество транскриптов гена *Cu/ZnSOD* возрастало. Общая же активность СОД у растений линии 13-3 не менялась, а у линии 15-7-1 снижалась. Хотя показано, что цинк-содержащая изоформа СОД, как правило, вносит наибольший вклад в общую активность фермента, в определенных условиях роль других изоформ фермента может значительно возрасть (Ван и др., 2016). Так, у растений линии 13-3 поддержание стабильного уровня общей активности СОД наблюдалось на фоне повышения экспрессии *Cu/ZnSOD* при сохранении высокого содержания транскриптов гена *FeSOD*. У линии же 15-7-1 увеличение количества транскриптов *Cu/ZnSOD* сопровождалось уменьшением уровня экспрессии гена *FeSOD*, что могло привести к уменьшению количества молекул соответствующего белка и активности СОД в целом. Однако, если учесть отсутствие у растений линии 15-7-1 признаков развития окислительного стресса, снижение активности СОД, по-видимому, компенсировалось за счет функционирования других компонентов антиоксидантной системы, участвующих в нейтрализации супероксид радикала, таких, например, как аскорбат и глутатион (Höller *et al.*, 2014b).

Есть также данные о том, что паттерны экспрессии разных генов СОД могут меняться в зависимости от внутренней и внешней доступности ионов соответствующих металлов (Nagae *et al.*, 2008). Например, в условиях дефицита железа наблюдалось подавление экспрессии гена *FeSOD* (Kim *et al.*, 1999), а в условиях дефицита Cu — гена *Cu/ZnSOD* (Xu *et al.*, 2009). В рамках данного исследования нами не проводился анализ содержания ионов цинка, железа или меди в листьях пшеницы, однако, учитывая данные литературы о том, что наличие функционального аллеля *GPC-B1* влияет на экспрессию генов транспортных белков, таких, например, как ZIP1/15 (Deshpande *et al.*, 2018) или HMA2 (Kaznina *et al.*, 2022), можно предположить, что изученные линии пшеницы различаются по количеству и (или) эффективности использования физиологически доступного цинка, железа или меди, как это показано для Zn-эффективных и Zn-неэффективных генотипов пшеницы (Nacisalihoglu *et al.*, 2003).

Существуют также данные, свидетельствующие о том, что экспрессия гена *FeSOD* увеличивается в ответ на повышение уровня радикалов кислорода в хлоропластах (Ван и др., 2016). Принимая во внимание данные о том, что дефицит цинка по-разному

влияет на фотосинтетические процессы у образцов пшеницы, различающихся аллельным состоянием гена *GPC-B1* (Игнатенко и др., 2021), можно предположить, что изменение уровня экспрессии гена *FeSOD* могло зависеть от того, насколько сильное негативное влияние дефицит цинка оказывал на процессы, протекающие в хлоропластах.

Не исключено также, что причины различий в реакции изученных линий пшеницы на дефицит цинка могут быть связаны с выбором для исследования конкретных генов СОД, что, однако, требует дополнительной проверки.

Анализ литературы показывает, что одновременно с уменьшением активности СОД при дефиците цинка происходит накопление в клетках перекиси водорода и возрастает активность ферментов, участвующих в ее нейтрализации (Chen *et al.*, 2008; Hajiboland, Amirazad, 2010; Tewari *et al.*, 2019). Изменение активности ферментов, участвующих в детоксикации перекиси водорода, имеет важное значение как для сохранения активности СОД, которая достаточно чувствительна к избытку пероксида, так и для поддержания окислительно-восстановительного баланса клеток в целом (Gill *et al.*, 2015). КАТ является наиболее эффективным ферментом с точки зрения удаления перекиси, поскольку нейтрализует ее с высокой скоростью и при этом, в отличие от пероксидаз, не требует наличия восстановителей. Увеличение активности КАТ в ответ на действие дефицита цинка ранее было обнаружено у растений риса (Chen *et al.*, 2008), капусты (Hajiboland, Amirazad, 2010), кукурузы (Tewari *et al.*, 2019) и др. В листьях чая, помимо увеличения общей активности КАТ при недостатке цинка в среде, обнаружена более высокая экспрессия гена *Cat* (Mukhopadhyay *et al.*, 2013). В настоящем исследовании у растений сорта, имеющих в составе генома нефункциональный аллель гена *GPC-B1*, активность КАТ при дефиците цинка возрастала, но увеличения количества транскриптов гена *CAT1* в листьях не наблюдалось. У растений изогенных линий (15-7-1 и 13-3) дефицит цинка не вызывал повышения активности КАТ, а содержание мРНК гена *CAT1* было даже ниже, чем в оптимальных условиях минерального питания, что наиболее отчетливо проявилось у линии 13-3. Увеличение общей активности КАТ у сорта могло быть вызвано повышением уровня пероксида водорода в клетках. Однако поскольку увеличения экспрессии гена *CAT1* не наблюдалось, можно предположить, что это повышение было относительно небольшим, не требующим усиления синтеза молекул фермента. Не исключено, что повышение активности КАТ могло быть вызвано накоплением пролина, который влияет на активность фермента, что наблюдалось, например, у растений овса при дефиците цинка (Елькина, 2020). Снижение же количества матриц

гена *CAT1* у интрогрессивных линий пшеницы в условиях дефицита цинка может объясняться нормализацией окислительно-восстановительного баланса клеток, что согласуется с низким уровнем ПОЛ. Кроме того, поскольку КАТ использует в качестве субстрата H_2O_2 , которая функционирует и как сигнальная молекула, подавление экспрессии генов КАТ и, как следствие, повышение содержания перекиси водорода могут быть необходимы для усиления экспрессии генов, связанных со стрессовым ответом, и активизации дополнительных защитных механизмов (Orendi *et al.*, 2001).

В результате проведенного исследования выявлено, что у растений пшеницы сорта Фестивальная в условиях дефицита цинка наблюдается уменьшение количества транскриптов изученного нами гена *Cu/ZnSOD* и снижение общей активности СОД. В отличие от этого, у растений обеих изогенных линий в таких условиях количество транскриптов этого гена значительно увеличивалось, что, возможно, объясняется более эффективным использованием цинка растениями с функциональным аллелем гена *GPC-B1*. Тем не менее повышение экспрессии гена *Cu/ZnSOD* у растений не приводило к усилению общей активности СОД. Ее высокий уровень сохранялся в условиях дефицита цинка только у растений линии 13-3 и коррелировался с поддержанием более высокой экспрессии гена *FeSOD*.

В целом, изученные образцы мягкой пшеницы, независимо от функционального состояния аллеля гена *GPC-B1*, оказались устойчивыми к недостатку цинка в корнеобитаемой среде, о чем свидетельствует их способность поддерживать окислительно-восстановительный баланс клеток, а также сохранять рост и накопление биомассы побега в таких условиях. Полученные данные свидетельствуют также о значительном разнообразии путей поддержания окислительно-восстановительного баланса в условиях дефицита цинка у гибридов пшеницы, имеющих функциональный аллель гена *GPC-B1*. Это предполагает возможность отбора среди них линий, наиболее устойчивых к дефициту этого микроэлемента, с целью создания сортов, способных к формированию зерна с высоким содержанием цинка даже при выращивании в условиях его дефицита в почве.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема FMEN-2022-0004) и при поддержке РФФИ (грант Бел_а № 20-516-00016) и БРФФИ (грант № Б20Р-240).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

БИОЭТИКА

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ван В., Ся М.К., Чэнь Дж., Юань Р., Дэн Ф.Н., Шэнь Ф.Ф. Особенности генной экспрессии и механизмы регуляции супероксиддисмутазы, ее физиологическая роль при стрессе // Биохимия. 2016. Т. 81. С. 625–643.
- Елькина Г.Я. Влияние различного содержания цинка в почве на аминокислотный состав биомассы кормовых трав // Агрохимия. 2020. № 4. С. 57–65. DOI: 10.31857/S0002188120040043
- Игнатенко А.А., Казнина Н.М., Батова Ю.В., Дубовец Н.И. Ответная реакция растений пшеницы с разным аллельным состоянием гена *GPC-B1* на дефицит цинка в субстрате // Труды Карельского научного центра РАН. 2021. № 11. С. 103–112. <http://dx.doi.org/10.17076/eb1502>
- Митрофанова О.П., Хакимова А.Г. Новые генетические ресурсы в селекции пшеницы на увеличение содержания белка в зерне // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016 Т. 20. № 4. С.545–554. DOI: 10.18699/VJ16.177
- Aebi H. Catalase in vitro // Method Enzymol. 1984. V. 105. P. 121–126. DOI:10.1016/s0076-6879(84)05016-3
- Beauchamp C., Fridovich I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // Analytical Biochemistry. 1971.V. 44. P. 276–287. DOI:10.1016/0003-2697(71)90370-8
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. V. 72. P. 248–254. DOI:10.1006/abio.1976.9999
- Cakmak I. Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species // New Phytol. 2000. V. 146. P. 185–205. DOI:10.1046/j.1469-8137.2000.00630.x
- Cakmak I., Marschner H. Effect of zinc nutritional status on activities of superoxide radical and hydrogen peroxide scavenging enzymes in bean leaves // Plant nutrition from genetic engineering to field practice / N.J. Barrow (Ed.). 1993. Kluwer Academic Publishers. P. 133–137. <https://doi.org/10.1007/BF00025000>

- Cakmak I., McLaughlin M.J., White P. Zinc for better crop production and human health // Plant Soil. 2017. V. 411. P. 1–4. DOI: 10.1007/s11104-016-3166-9
- Cakmak I., Öztürk L., Eker S., Torun B., Kalfa H.I., Yilmaz A. Concentration of zinc and activity of copper/zinc-superoxide dismutase in leaves of rye and wheat cultivars differing in sensitivity to zinc deficiency // J. Plant Physiol. 1997. V. 151. P. 91–95.
- Cakmak I., Torun B., Erenoğlu B., Öztürk L., Marschner H., Kalayci M., Ekiz H., Yilmaz A. Morphological and physiological differences in the response of cereals to zinc deficiency. // Euphytica. 1998. V. 100. P. 349–357.
- Campos A.C.A.L., Kruijer W., Alexander R., Akkers R.C., Danku J., Salt D.E., Aarts M.G.M. Natural variation in *Arabidopsis thaliana* reveals shoot ionome, biomass, and gene expression changes as biomarkers for zinc deficiency tolerance // J. Exp. Bot. 2017. V. 68. P. 3643–3656. DOI: 10.1093/jxb/erx191
- Chen W., Yang X., He Z., Feng Y., Hu F. Differential changes in photosynthetic capacity, 77 K chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure between Zn-efficient and Zn-inefficient rice genotypes (*Oryza sativa*) under low zinc stress // Physiologia Plantarum. 2008. V. 132. P. 89–101. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2007.00992.x
- Cheng L., Zhang S., Yang L., Wang Y., Yu B., Zhang F. Comparative proteomics illustrates the complexity of Fe, Mn and Zn deficiency responsive mechanisms of potato (*Solanum tuberosum* L.) plants in vitro // Planta. 2019. V. 250. P. 199–217. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03163-w>
- Deshpande P., Dapkekar A., Oak M., Paknikar K. Nano-carrier-mediated foliar zinc fertilization influences expression of metal homeostasis related genes in flag leaves and enhances gluten content in durum wheat // PLOS ONE. 2018. V. 13. № 1. P. e0191035. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191035>
- Genc Y., McDonald G.K. The potential of synthetic hexaploid wheats to improve zinc efficiency in modern bread wheat // Plant and Soil. 2004. V. 262. P. 23–32/
- Genc Y., McDonald G.K., Graham R.D. A soil-based method to screen for zinc efficiency in seedlings and its ability to predict yield responses to zinc deficiency in mature plants // Aust. J. Agric. Res. 2002. V. 53. P. 409 – 421. DOI:10.1071/AR01088
- Gill S.S., Anjum N.A., Gill R., Yadav S., Hasanuzzaman M., Fujita M., Mishra P., Sabat S.C., Tuteja N. Superoxide dismutase – mentor of abiotic stress tolerance in crop plants // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. P. 10375 – 10394. DOI: 10.1007/s11356-015-4532-5
- Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. Biochem. 2010. V. 48. P. 909–930. DOI:10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Guzman C., Medina-Larque A.S., Velu G., Gonzalez-Santoyo H., Singh R.P., Huerta-Espino J.,

- Ortiz-Monasterio I., Pena R.J. Use of wheat genetic resources to develop biofortified wheat with enhanced grain zinc and iron concentrations and desirable processing quality // *Journal of Cereal Science*. 2014. V. 60. P. 617–622.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jcs.2014.07.006> 733-5210
- Hacisalihoglu G., Hart J.J., Wang Y-H., Cakmak I., Kochian L.V. Zinc efficiency is correlated with enhanced expression and activity of zinc-requiring enzymes in wheat // *Plant Physiol*. 2003. V. 131. P. 595–602.
www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.011825
- Hajibolani R., Amirazad F. Growth, photosynthesis and antioxidant defense system in Zn-deficient red cabbage plants // *Plant Soil Environ*. 2010. V. 56. P. 209–217.
 DOI: 10.17221/207/2009-PSE
- Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // *Arch. Biochem. Biophys*. 1968. V. 125. P. 189–198.
 DOI: 10.1016/0003-9861(68)90654-1
- Höller S., Hajirezaei M-R., von Wirén N., Frei M. Ascorbate metabolism in rice genotypes differing in zinc efficiency // *Planta*. 2014a. V. 239. P. 367–379.
 DOI: 10.1007/s00425-013-1978-x
- Höller S., Meyer A., Frei M. Zinc deficiency differentially affects redox homeostasis of rice genotypes contrasting in ascorbate level // *J. Plant Physiol*. 2014b. V. 171. P. 1748–1756.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2014.08.012>
- Jiang W., Yang L., He Y., Zhang H., Li W., Chen H., Ma D., Yin J. Genome-wide identification and transcriptional expression analysis of superoxide dismutase (SOD) family in wheat (*Triticum aestivum*) // *Peer J*. 2019. V. 7: e8062
<https://doi.org/10.7717/peerj.8062>
- Kaznina N.M., Dubovets N.I., Repkina N.S., Batova Y.V., Ignatenko A.A., Orlovskaya O.A., Titov A.F. The HMA2 gene expression in leaves of introgressive wheat lines under Zn optimum and deficiency content in root environment // *Doklady biochemistry and biophysics*. 2022. V. 505. P. 141–144.
 DOI:10.1134/S1607672922040056
- Kim Y. C., Miller C. D., and Anderson A. J. Transcriptional regulation by iron of genes encoding iron and manganese superoxide dismutases from *Pseudomonas putida* // *Gene*. 1999. V. 239. P. 129–135.
 DOI: 10.1016/S0378-1119(99)00369-8
- Li Y., Zhang Y., Shi D., Liu X., Qin J., Ge Q., Xu L., Pan X., Li W., Zhu Y., Xu J. Spatial-temporal analysis of zinc homeostasis reveals the response mechanisms to acute zinc deficiency in *Sorghum bicolor* // *New Phytol*. 2013. V. 200. P. 1102–1115.
 DOI: 10.1111/nph.12434
- Livak K.J., Schmittgen T.D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{-ΔΔCt} method // *Methods*. 2001. V. 25. P. 402–408.
 DOI:10.1006/meth.2001.1262
- Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. 1995. London: Academic Press. 889 p.
- Mukhopadhyay M., Das A., Subba P., Bantawa P., Sarkar B., Ghosh P., Mondal T.K. Structural, physiological, and biochemical profiling of tea plants under zinc stress // *Biologia Plantarum*. 2013. V. 57. P. 474–480.
 DOI: 10.1007/s10535-012-0300-2
- Nagae M., Nakata M., Takahashi Y. Identification of Negative cis-Acting Elements in Response to Copper in the Chloroplastic Iron Superoxide Dismutase Gene of the Moss *Barbula unguiculata* // *Plant Physiol*. 2008. V. 146. P. 1687–1696.
 DOI:10.1104/pp.107.114868
- Orendi G., Zimmermann P., Baar C., Zentgraf U. Loss of stress-induced expression of catalase3 during leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* is restricted to oxidative stress // *Plant Science*. 2001. V. 161. P. 301–314.
 DOI:10.1016/S0168-9452(01)00409-5
- Pandey N., Gupta B., Pathak G.C. Antioxidant response of pea genotypes to zinc deficiency // *Физиология растений*. 2012. Т. 59. С. 225–231.
 DOI:10.1134/S1021443712010141
- Rehman A., Farooq M., Ozturk L., Asif M., Siddique K.H.M. Zinc nutrition in wheat-based cropping systems // *Plant Soil*. 2018. V. 422. P. 283–315.
<https://doi.org/10.1007/s11104-017-3507-3>
- Saini P., Kaur H., Tyagi V., Yadav A.N., Saini P., Sharma V., Singh C., Dhaliwal H.S., Sheikh I. Genetic enhancement of nutritional and end-use quality in bread wheat through alien introgressions from wild relatives // *Cereal Research Communications*. 2023. V. 51. P. 295–314.
<https://doi.org/10.1007/s42976-022-00309-7>
- Sharma P.N., Kumar P., Tewari R.K. Early signs of oxidative stress in wheat plants subjected to zinc deficiency // *J. Plant Nutr*. 2004. V. 27. P. 451–463.
 DOI:10.1081/PLN-120028873
- Tabbitta F., Pearce S., Barneix A.J. Breeding for increased grain protein and micronutrient content in wheat: Ten years of the GPC-B1 gene // *Journal of Cereal Science*. 2017. V. 73. P. 183–191.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jcs.2017.01.003>
- Tewari R.K., Kumar P., Sharma P.N. An effective antioxidant defense provides protection against zinc deficiency-induced oxidative stress in Zn-efficient maize plants // *J. Plant Nutr. Soil Sci*. 2019. V. 182. P. 701–707.
 DOI:10.1002/jpln.201800622
- Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc and iron content in wheat // *Science*. 2006. V. 314. P. 1298–1300.
 DOI: 10.1126/science.1133649
- Velu G., Herrera L.C., Guzman C., Huerta J., Payne T., Singh R.P. Assessing Genetic Diversity to Breed Competitive Biofortified Wheat With Enhanced Grain Zn and Fe Concentrations // *Front. Plant Sci*. 2019. V. 9.1971.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01971>
- Velu G., Ortiz-Monasterio I., Cakmak I., Hao Y., Singh R.P. Biofortification strategies to increase grain zinc and

- iron concentrations in wheat // J. Cereal Sci. 2014. V. 59. P. 365–372.
<https://doi.org/10.1016/j.jcs.2013.09.001>
- Vishwakarma M.K., Mishra V.K., Gupta P.K., Yadav P.S., H. Kumar, Joshi A.K. Introgression of the high grain protein gene Gpc-B1 in an elite wheat variety of Indo-Gangetic Plains through marker assisted backcross breeding // Current Plant Biology. 2014. V. 1. P. 60–67.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.cpb.2014.09.003>
- Wang H., Jin J. Effects of zinc deficiency and drought on plant growth and metabolism of reactive oxygen species in maize (*Zea mays* L.) // Agric. Sci. China. 2007. V. 6. P. 988–995.
 DOI:10.1016/S1671-2927(07)60138-2
- Waters B.M., Uauy C., Dubcovsky J., Grusak M.A. Wheat (*Triticum aestivum*) NAM proteins regulate the translocation of iron, zinc, and nitrogen compounds from vegetative tissues to grain // J. Exp. Bot. 2009. V. 60. P. 4263–4274.
 DOI:10.1093/jxb/erp257
- WHO. The World Health Report // Geneva: World Health Organization. 2017.
- Xu J., Tian Y. S., Peng R. H., Xiong A. S., Zhu B., Jin X. F., Gao J. J., Hou X. L., and Yao Q. H. Yeast copper-dependent transcription factor ACE1 enhanced copper stress tolerance in *Arabidopsis* // BMB Rep. 2009. V. 42. P. 752–757.
<https://doi.org/10.5483/BMBRep.2009.42.11.752>
- Zeng H., Zhang X., Ding M., Zhang X., Zhu Y. Transcriptome profiles of soybean leaves and roots in response to zinc deficiency // Physiol. Plant. 2019. V. 167. P. 330–351.
 DOI:10.1111/ppl.12894

Activity of antioxidant enzymes and expression of the genes encoding them in leaves of wheat plants with different allelic status of the *GPC-B1* gene with optimal zinc content in the environment and its deficiency

Yu. V. Batova[#], N. S. Repkina, A. A. Ignatenko, N. M. Kaznina

*Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
 st. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia
[#]E-mail: batova.krc@mail.ru*

It has been shown that the studied variants of bread wheat plants are resistant to zinc deficiency in substrate. Various ways of adaptation to these conditions by the antioxidant system have been discovered in plants that have a functional allele of the *GPC-B1* gene. Thus, in plants of line 15-7-1, the maintain of the redox balance of cells is associated with an increase in the expression of the *Cu/ZnSOD* gene and a decrease in the expression of the *FeSOD* and *CAT1* genes, whereas in plants of line 13-3, in addition to an increase in the transcripts content of the *Cu/ZnSOD* gene, with a high constitutive activity of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT). The data obtained can be used to create wheat varieties (lines) capable of producing seeds with a relatively high content of zinc under zinc deficiency in the soil.

Keywords: wheat, zinc deficiency, *GPC-B1* gene, growth, superoxide dismutase, catalase