

УДК 581.1+574.2

## ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ АДАПТАЦИИ ГАЛОФИТОВ

© 2020 г. О. А. Розенцвет<sup>1</sup>, В. Н. Нестеров<sup>1,\*</sup>,  
Е. С. Богданова<sup>1</sup>, член-корреспондент РАН Г. С. Розенберг<sup>1</sup>

Поступило 07.02.2020 г.  
После доработки 11.02.2020 г.  
Принято к публикации 11.02.2020 г.

Впервые показана взаимосвязь экологических стратегий адаптации отдельных групп галофитов и их метаболизма, определяющая их конкурентные возможности и занимаемое место в экосистеме. Установлены особенности содержания суммарных и мембранных липидов, хлорофиллов, каротиноидов, мембранных и водорастворимых белков, уровня перекисного окисления липидов, оводненности фотосинтетических органов и накопления натрия у эугалофитов, криногалофитов и гликогалофитов, приуроченных к различным уровням засоленности почвы.

*Ключевые слова:* экологические стратегии, адаптация, галофиты, физиолого-биохимические параметры, засоление почвы

**DOI:** 10.31857/S2686738920030129

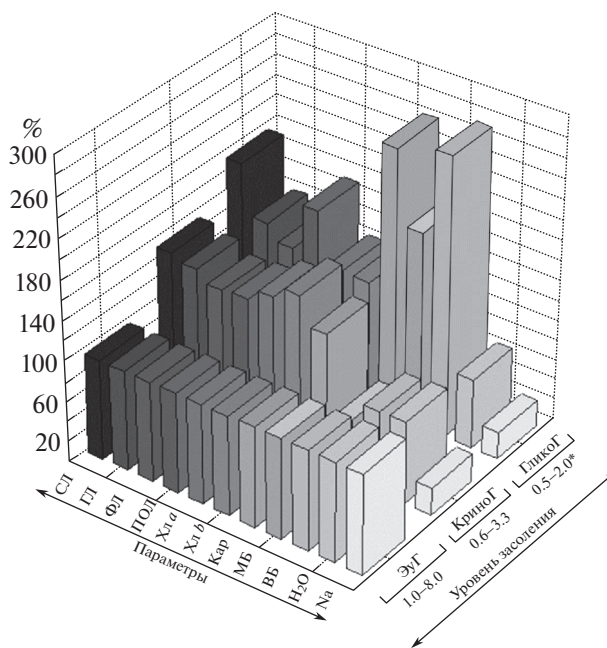
В настоящее время под стратегией вида понимается совокупность приспособлений, обеспечивающих возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное место в соответствующем биогеоценозе [1–3]. Виды, сходно реагирующие на действие какого-либо ведущего фактора среды, объединяют в экологические группы. Так, растения, приспособившиеся к жизни на засоленных почвах, называют галофитами. Они способны расти в аридных областях, на морских побережьях, по берегам соленых озер. В пустынях галофиты существуют в условиях засоленности почвы, постоянной почвенной и атмосферной сухости, перегрева, резких суточных колебаний температур, интенсивной инсоляции, сильных ветров [4]. Эти растения представляют собой важный источник масличных, кормовых, лекарственных, декоративных растений, энергоносителей и фитомелиорантов, а также генетического материала для создания устойчивых сортов культурных растений.

По солеустойчивости галофиты не только отличаются от гликофитов – растений, произрастающих на незасоленных почвах, но и различаются между собой [5]. Для истинных (облигатных) галофитов соль оказывает благотворное влияние. Об этом свидетельствуют более высокая биомасса проростков, повышенная эффективность фотосинтеза и урожайность, что приводит к увеличению производства семян для следующего поколения [6]. Гликофиты и факультативные галофиты чувствительны к соли, их рост и продуктивность снижаются на засоленной почве.

Различают галофиты, накапливающие NaCl в надземной части – эугалофиты, выделяющие соли на поверхность листьев – криногалофиты, ограничивающие или избегающие поступления соли – гликогалофиты и псевдогалофиты [7]. Экологическая дифференциация галофитов основана на разных стратегиях адаптации к засолению на уровне целого растения, органов, тканей и клетки. Например, защита от действия солей у гликогалофитов связана с низкой проницаемостью мембран в клетках корня. Соленакпливающие и солевывделяющие виды способны защищать метаболически активные компартменты клетки путем удаления ионов Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> из цитозоля в апопласт, компартментацией в вакуоли с помощью мембранных ионных насосов, или выделением соли на поверхность листьев с помощью специальных выделительных систем. У эугало-

<sup>1</sup> Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Самарского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Тольятти, Россия

\*e-mail: nesvik1@mail.ru



**Рис 1.** Количественные показатели физиолого-биохимических компонентов листьев различных групп галофитов по отношению к уровню засоления почвы. СЛ – суммарные липиды, ГЛ – гликолипиды, ФЛ – фосфолипиды, ПОЛ – перекисное окисление липидов, Хл *a*, *b* – хлорофиллы *a*, *b*, Кар – каротиноиды, МБ и ВБ – мембранные и водорастворимые белки, H<sub>2</sub>O – оводненность, Na<sup>+</sup> – содержание натрия. ЭУГ – эугалофиты, КриноГ – криногалофиты, ГликоГ – гликогалофиты.

\* уровень засоления, % от воздушно-сух. м. почвы.

фитов осморегуляторную роль выполняют ионы Na<sup>+</sup>, а у крино- и гликогалофитов – низкомолекулярные осмолиты, такие как пролин, бетаин, сахара и др. [8].

В данной работе мы исследовали комплекс физиологических и биохимических параметров галофитов, реализующих разные стратегии регуляции солевого обмена, обеспечивающих их приспособление к условиям засоления. Для этого в листьях растений определяли содержание Na<sup>+</sup>, оводненность тканей (H<sub>2</sub>O), количество мембранных (МБ) и водорастворимых белков (ВБ), суммарных липидов (СЛ), мембранных фосфо(ФЛ) и гликолипидов (ГЛ), хлорофиллов *a* и *b* (Хл *a*, Хл *b*), каротиноидов (Кар), уровень процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ) в соответствии с описаниями [9, 10]. Объектами исследования были 16 видов, которые принадлежат к трем семействам – *Chenopodiaceae*, *Plumbaginaceae*, *Asteraceae* и 8 родам – *Artemisia*, *Climacoptera*, *Halochnum*, *Halimione*, *Limonium*, *Petrosimonia*, *Salicornia*, *Suaeda*. Эугалофитами являются *Salicornia perennans*, *Halochnum strobilaceum*, *Climacoptera crassa*, *Suaeda eltonica*, *Suaeda acuminata*, *Suaeda linifolia*, *Suaeda salsa*, *Petrosimonia oppositifolia*, криногалофитами – *Halimione verrucifera*, *Limonium gmelinii*, *Limonium caspium* и гликогалофитами – *Artemisia santonica*, *Artemisia marschalliana*,

*Artemisia lercheana*, *Artemisia pauciflora*, *Artemisia dracunculus*. Исследования проводили в течение 2012–2018 гг. на территориях, прилегающих к соленым озерам Большой Морец (Саратовская обл.), Булухта и Эльтон (Волгоградская обл.), Баскунчак (Астраханская обл.) [9–11]. Для биохимических анализов использовали 10–15 завершивших рост листьев среднего яруса одного и того же вида в пределах одного биотопа. Из усредненной биомассы отбирали навески 0.5–5 г в зависимости от вида анализа в трех биологических повторностях и хранили в жидком азоте. Одновременно отбирали образцы почвы для определения содержания в них водорастворимых солей.

Установлено, что разные группы галофитов отличались по оводненности фотосинтетических органов. Оводненность листьев эугалофитов в среднем составляла 81% от сырой массы (сыр. м.), криногалофитов – 67%, а гликогалофитов – 56% ( $F = 18.8, p = 0.001$ ).

Содержание СЛ, выделяемых хлороформом и метанолом, в расчете на 1 г сухой массы (сух. м.), имело другую направленность. В листьях эугалофитов их количество составило в среднем 48 мг/г сух. м., у криногалофитов – 63 мг/г, у гликогалофитов – 94 мг/г ( $F = 12.4, p = 0.005$ ). Клетки крино- и гликогалофитов практически не отличались по количеству мембранных ГЛ – 32 мг/г сух. м.,

но эугаллофиты содержали ГЛ на треть меньше – 22 мг/г ( $F = 4.8$ ,  $p = 0.01$ ). Похожая закономерность была выявлена и в отношении ФЛ: крино- и гликогаллофиты содержали в среднем 12–13 мг/г сух. м., а эугаллофиты – 9 мг/г.

В отношении пигментов в фотосинтетических органах установлено, что глико- и криногаллофиты содержали в среднем в 3 раза больше Хл *a* и *b*, чем эугаллофиты. По содержанию Кар доминировали гликогаллофиты – количество желтых пигментов было в 2 раза больше, чем у других галлофитов.

Для солевывделяющих и ограничивающих поступление солей в надземную часть галлофитов процессы ПОЛ играют более существенную роль, исходя из большего количества конечных продуктов окисления – малонового диальдегида (МДА). Содержание МДА в клетках листьев эугаллофитов в среднем составляла 0.04 мкмоль/г сыр. м., у крино- и гликогаллофитов – в 2–3 раза выше ( $F = 11.8$ ,  $p = 0.003$ ). Однако у этих же типов растений выявлена и большая активность антиоксидантной защиты [12]. Количество ВБ и МБ у гликогаллофитов практически втрое превышает данные показатели у эу- и криногаллофитов.

Анализ элементного состава показал, что содержание  $\text{Na}^+$  в листьях эугаллофитов в 3 и более раза выше, чем у крино- и гликогаллофитов (140 и 40 мг/г воздушно-сух. м. соответственно) ( $F = 16.8$ ,  $p = 0.01$ ). То есть аккумулирующая способность растений по отношению к ионам  $\text{Na}^+$  соответствовала стратегии накопления солей.

Известно, что отдельные группы галлофитов (эу-, крино-, гликогаллофиты) хорошо приспособлены к окружающей природной среде и каждая из них занимает свое место в экосистеме [13]. Исследованные в данной работе виды различались по приуроченности к почвенному засолению: эугаллофиты произрастали при уровне засоления 1.0–8.0% от воздушно-сух. м. почвы; криногаллофиты – 0.6–3.3%; гликогаллофиты – 0.5–2.0%. Очевидно, при изменении фактора засоленности субстрата от *наибольшего к наименьшему*, соответственно, меняется последовательность *эугаллофиты* → *криногаллофиты* → *гликогаллофиты* или *облигатные* → *факультативные галлофиты*.

Полученные данные обобщены в приведенном рис. 1.

Для наглядности средние значения физиолого-биохимических характеристик видов, занимающих наиболее минерализованный пояс в при-

родной среде – эугаллофитов, были взяты за 100%. Для других групп растений все показатели приведены относительно соответствующих значений эугаллофитов.

Суммируя полученные данные можно заключить, что отдельные группы галлофитов, благодаря специфическим особенностям метаболизма, основанным на количественных различиях физиолого-биохимических параметров, реализуют разные экологические стратегии адаптации, что обеспечивает им конкурентные возможности и определяет их место в экосистеме.

#### ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 12-0401110-а и № 14-04-1018914-к.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Работнов Т.А.* // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5–17.
2. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Введение в современную науку о растительности. М.: Геос, 2017. 280 с.
3. *Ivanova L.A., Zolotareva N.V., Ronzhina D.A., Podgaevskaya E.N., Migalina S.V., Ivanov L.A.* // Flora. 2018. V. 239. P. 11–19.
4. *Березина Н.А.* Экология растений. М.: Академия, 2009. 400 с.
5. *Yang Y., Guo Y.* // New Phytol. 2018. V. 217. P. 523–539.
6. *Guo J., Li Y., Han G., Song G., Wang B.* NaCl markedly improved the reproductive capacity of the euhalophyte *Suaeda salsa* // Funct. Plant Biol. 2018. V. 44. P. 350–361.
7. *Генкель П.А.* Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
8. *Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.* // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 4. С. 251–265.
9. *Rozentsvet O., Nesterov V., Bogdanova E., Kosobryukhov A., Zubova S., Semenova G.* // Plant Physiol. Biochem. 2018. V. 129. P. 213–220.
10. *Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.* // Phytochemistry. 2014. № 105. P. 37–42.
11. *Нестеров В.Н., Розенцвет О.А.* // Изв. Самар. НЦ РАН. 2017. Т. 19. № 5. С. 334–341.
12. *Нестеров В.Н., Богданова Е.С., Табаленкова Г.Н., Розенцвет О.А.* // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16. № 5. С. 299–303.
13. *Сухоруков А.П.* Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: ГрифиК., 2014. 400 с.

## PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL STRATEGIES FOR THE ADAPTATION OF HALOPHYTES

**O. A. Rozentsvet<sup>a</sup>, V. N. Nesterov<sup>a,#</sup>, E. S. Bogdanova<sup>a</sup>,  
and Corresponding Member of the RAS G. S. Rozenberg<sup>a</sup>**

<sup>a</sup> *Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science – Branch of the Federal State Budgetary  
Institution of Science Samara Federal Research Scientific Center of Russian Academy of Science,  
445003 Togliatti, Russian Federation*

<sup>#</sup> *e-mail: nesvik1@mail.ru*

For the first time, the interconnection of ecological adaptation strategies of certain halophyte groups and their metabolism is shown, which determines their competitive capabilities and their place in the ecosystem. The features of the content of total and membrane lipids, chlorophylls, carotenoids, membrane and water-soluble proteins, the level of lipid peroxidation, the hydration of photosynthetic organs and the accumulation of sodium in euhalophytes, crynohalophytes and glycohalophytes confined to different salinity levels of the soil are established.

*Keywords:* plant ecological strategies, adaptation, halophytes, physiological and biochemical parameters, soil salinization