

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ДЕТЕРМИНАНТЫ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ГАЛОФИТОВ

© 2021 г. О. А. Розенцвет^а, В. Н. Нестеров^{а, *}, А. А. Кособрюхов^б,
Е. С. Богданова^а, Г. С. Розенберг^а

^аСамарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Россия 445003 Тольятти, ул. Комзина, 10

^бИнститут фундаментальных проблем биологии РАН, ФИЦ ПНЦБИ РАН,
Россия 142290 Пущино, ул. Институтская, 2

*e-mail: nesvik1@mail.ru

Поступила в редакцию 20.02.2020 г.

После доработки 15.05.2020 г.

Принята к публикации 25.05.2020 г.

Исследована взаимосвязь физиолого-биохимических характеристик разных экологических групп галофитов и их адаптивных стратегий (отношение к засолению почвы, тип фотосинтеза, жизненная форма). Установлено, что ключевыми параметрами, определяющими формирование различных стратегий адаптации галофитов, являются скорость CO_2 газообмена, содержание хлорофиллов $a + b$, проницаемость клеточных мембран. В то же время разные стратегии адаптации галофитов существенно различаются по характеру и диапазону изменений физиолого-биохимических признаков, что свидетельствует о разном проявлении механизмов адаптации и более глубокой экологической дифференциации отдельных видов и групп галофитов.

Ключевые слова: стратегии адаптации, тип фотосинтеза, жизненная форма, соленакопление, галофиты, физиолого-биохимические параметры

DOI: 10.31857/S0367059721010121

Понятия “типы поведения”, “типы стратегий жизни” характеризуют взаимоотношения организма и среды. Применительно к растениям под стратегией вида Т.А. Работновым [1] было предложено понимать “совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное место в соответствующем биогеоценозе”. Позже появились понятия “эколого-ценотические стратегии” и “функциональный тип растения”, отражающие как аутоэкологические особенности вида (популяции), так и его положение в сообществе [2, 3]. Виды, сходно реагирующие на действие какого-либо ведущего фактора среды, объединяют в экологические группы [4]. Так, растения, приспособившиеся к жизни на засоленных почвах, называют галофитами. Главным преимуществом галофитов по сравнению с гликофитами является более эффективное противостояние негативному действию солей. Галофиты способны регулировать поглощение или выделение ионов Na^+ и Cl^- , усиливая их внутриклеточное депонирование или направляя в определенные части побега (например, клетки сердцевины или старые листья), секретировать соли

на поверхность листьев или не допускать их проникновения в метаболически активные части [5]. Следовательно, приспособление галофитов к засолению достигается различными типами поведения или разными стратегиями [6].

Механизмы, с помощью которых реализуются эти стратегии, у разных групп галофитов различны. У гликогалофитов защита от действия солей связана с низкой проницаемостью мембран в клетках корня. Соленакапливающие (эугалофиты) и солевывделяющие (криногалофиты) виды способны защищать метаболически активные компартменты клетки путем удаления ионов Na^+ и Cl^- из цитозоля в апопласт, компартментацией в вакуоли с помощью мембранных ионных насосов или выделением соли на поверхность листьев с помощью специальных выделительных систем. У эугалофитов осморегуляторную роль выполняют ионы Na^+ , а у крино- и гликогалофитов такие низкомолекулярные осмолиты, как пролин, бетаин, сахара и др. [7]. В эугалофитах менее интенсивно происходят процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) по сравнению с гликогалофитами [8].

Однако галофиты различаются не только поведением по отношению к фактору засоления почвы. Как среди эугалофитов есть представители разных типов жизненных форм — однолетние травы (*Salicornia perennans*), полукустарнички (*Halocnemum strobilaceum*), так и среди крино- и гликогалофитов есть травянистые (*Limonium gmelinii*, *Artemisia dracunculus*) и древесные жизненные формы (*Tamarix ramosissima*). Кроме того, среди галофитов нередки виды, реализующие разные стратегии фотосинтетического метаболизма CO_2 , — это C_3 - (*Suaeda salsa*) и C_4 - (*Suaeda acuminata*) виды, что показывает, с одной стороны, морфологическую и физиологическую неоднородность видов солеустойчивых растений, а с другой — их общую экологическую специализацию, связанную с жизнедеятельностью на почвах с разным уровнем засоления. Во многих случаях C_4 -синдром рассматривается как возникший в результате адаптации растений к засолению в аридных условиях и как механизм приспособления [9]. Таким образом, экологическая и фенотипическая полиморфность галофитов отражает разнообразие механизмов адаптации к специфическим почвенно-климатическим условиям и определяет их экологические стратегии [5].

Согласно современным представлениям, существует ряд ключевых функциональных признаков, характеризующих видовые особенности растений и их способность реагировать на изменения окружающей среды, особенно при изменении климата, атмосферной химии, режима землепользования и прочих нарушениях [10, 11]. Эти признаки характеризуют как анатомо-морфологические особенности растений, так и функциональные. Основные физиологические процессы, связанные с фотосинтезом, ростовыми процессами, метаболической активностью и окислительно-восстановительным гомеостазом, могут быть охарактеризованы такими показателями, как содержание сухого вещества, интенсивность фотосинтеза и процессов ПОЛ, состояние устьичного аппарата и клеточных мембран. Физиологические процессы зависят от количества фотосинтетических пигментов, белков, липидов и других клеточных компонентов [12].

Известно, что для каждого типа стратегии характерен свой комплекс (синдром) адаптивных признаков [13–15]. В наших предыдущих исследованиях на примере растений, произрастающих на территориях, прилегающих к ряду соленых озер северной части Прикаспийской низменности, установлена взаимосвязь физиологических и биохимических параметров и стратегии приспособления к условиям засоления без учета жизненных форм и путей фотосинтеза [16–18]. В настоящей работе мы выдвигаем гипотезу, что разные стратегии адаптации галофитов как по отноше-

нию к засолению, так и к типу фотосинтеза и жизненной форме могут существенно различаться по характеру и диапазону изменений физиолого-биохимических признаков. Выявление приоритетных признаков и их комбинаций, характерных для каждого вида адаптивной стратегии, позволяет выделять функциональные группы растений и прогнозировать их реакцию на глобальные и локальные изменения окружающей среды [11].

Цель работы — выявить физиолого-биохимические детерминанты адаптивных стратегий галофитов, различающихся по отношению к засолению почвы, типу фотосинтеза, жизненной форме.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были представители галофитной флоры района Приэльтона (координаты $49^{\circ}07'$ с. ш., $46^{\circ}50'$ в. д.). В соответствии с климатическими условиями растения в данном регионе, кроме засоления, испытывают действие высокой инсоляции и температуры [16–18].

Отбор проб. В период 2012–2015 гг. растительный материал отбирали на площадках размером 20×20 м в середине дня в последней декаде июня. Для биохимических анализов использовали закончившие рост листья среднего яруса (в случае *Salicornia perennans* и *Halocnemum strobilaceum* — средняя часть побега) из 15–20 растений одного и того же вида, произрастающих в пределах одного биотопа. Из объединенной биомассы растений для биохимических анализов составляли три независимые биологические пробы и замораживали их в жидком азоте. Одновременно отбирали пробы почвы на глубине 15–20 см для определения минерального остатка почвы в расчете на сухую массу (сух. м.) [19].

Регистрация физиолого-биохимических признаков. Скорость CO_2 газообмена листьев исследовали в полевых условиях, используя портативный инфракрасный газоанализатор “LCPro+” (“ADC BioScientific Ltd.”, Великобритания). Число устьиц подсчитывали с помощью светового биологического микроскопа на средней части листьев, предварительно зафиксированных в этаноле. Оводненность тканей рассчитывали после высушивания сырой массы (сыр. м.) до постоянного веса и выражали в % от сыр. м. Содержание пигментов определяли спектрофотометрически в ацетоновом экстракте (90%) при $\lambda = 662, 645$ и 470 нм. Расчет концентрации хлорофиллов (Хл) *a*, *b* и каротиноидов (Кар) проводили в соответствии с рекомендациями Н.К. Lichtenthaler [20]. Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях растений определяли по накоплению малонового диальдегида и его реакции с тиобарбитуровой кислотой [8]. Липиды трижды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соот-

Таблица 1. Таксономическая и экофизиологическая характеристика галофитов

Таксон	Жизненная форма	Тип фотосинтеза	Отношение к фактору засоления	Засоление почвы, мг/г сух. м.
<i>Artemisia dracunculus</i>	МТ	C ₃	Гг	2.4
<i>A. marschalliana</i>	МТ	C ₃	Гг	2.0
<i>A. santonica</i>	ПК	C ₃	Гг	10.2
<i>Atriplex cana</i>	ПК	C ₃	Кр	19.1
<i>Halimione verrucifera</i>	ПК	C ₃	Кр	7.9
<i>Climacoptera crassa</i>	ОТ	C ₄	Эу	5.0
<i>Kochia prostrata</i>	ОТ	C ₄	Гг	1.4
<i>Sedobassia sedoides</i>	ОТ	C ₄	Эу	2.0
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	ПК	C ₃	Эу	42.0
<i>Salicornia perennans</i>	ОТ	C ₃	Эу	32.0
<i>Suaeda eltonica</i>	ОТ	C ₄	Эу	14.5
<i>S. linifolia</i>	ОТ	C ₃	Эу	26.5
<i>S. salsa</i>	ОТ	C ₃	Эу	20.0
<i>Limonium gmelinii</i>	МТ	C ₃	Кр	16.0

Примечание. ОТ – однолетняя трава, МТ – многолетник травянистый, ПК – полукустарничек; C_{3,4} – виды; Эу – эугалофит, Кр – криногалофит, Гг – гликогалофит.

ношении 1 : 2 (по объему). Суммарные липиды (СЛ) определяли гравиметрически после удаления растворителя и высушивания образцов до постоянного веса. Барьерные свойства мембран оценивали по степени выхода (утечки) электролитов из 6–10 высечек листьев [21]. Электропроводность растворов измеряли с помощью кондуктометра PWT (HI 98308) “HANNA Instruments” (Германия). Размер мембранной утечки оценивали как процент от суммы внутриклеточных электролитов, вышедших из клеток после удаления внеклеточного содержимого и экстрагированных кипячением. Количество водорастворимого белка (ВБ) определяли по методу Лоури [22].

Статистический анализ. Анализ каждого компонента проводили трижды в каждой биологической пробе. На рисунках результаты представлены в виде средних значений параметра для группы растений, их стандартных ошибок, максимальных и минимальных значений. Дополнительно проведены дисперсионный и дискриминантный анализы для установления различий между вычлененными группами растений, в которых использовали весь массив данных (42 пробы), соответствующие 14 видам, на каждую физиолого-биохимическую характеристику. Расчеты выполняли, используя программы Statistica 6.0 for Windows, Microsoft Excel 2007, Past 3 и Statgraphics Centurion XVI.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследовали галофиты разных таксонов и экологических групп. Растения представляют 8 родов и 14 видов [23], разные жизненные формы (полукустарнички, травянистые одно- и много-

летники) [24], группы, выделенные по отношению к фактору засоления почвы (эугалофиты, криногалофиты и гликогалофиты) [6], а также разные пути фотосинтеза (C₃- и C₄-виды) [25] (табл. 1). Большинство видов являются облигатными галофитами, которые встречаются исключительно в засоленных местах обитания. Виды рода *Artemisia* могут расти как в присутствии, так и отсутствии засоления, т.е. являются факультативными галофитами [18]. Отметим, что эугалофиты в основной массе произрастали на наиболее минерализованных почвах, достигающих уровня засоления 42 мг/г сух. м. почвы, за ними следовали криногалофиты (8–19 мг/г сух. м.) и гликогалофиты (2–10 мг/г сух. м.). Виды *Climacoptera crassa*, *Sedobassia sedoides* и *Kochia prostrata* произрастали при засолении 1–5 мг/г сух. м. почвы (см. табл. 1).

Все измеряемые параметры были разделены на три группы. В первую из них были включены взаимосвязанные параметры – скорость CO₂ газообмена, количество устьиц, оводненность тканей и проницаемость мембран. Скорость CO₂ газообмена у C₄-видов была в среднем в 1.5 раза выше по сравнению с C₃-растениями ($F = 9.3$, $p = 0.02$) (рис. 1а). Наибольшая фотосинтетическая активность среди C₄-видов отмечена у *C. crassa*, а среди C₃-видов – у *S. perennans* (28 и 20 мкмоль CO₂/(м² с) соответственно). У растений разных жизненных форм достоверных различий в скорости CO₂ газообмена не обнаружено, в то время как разница между облигатными эу- и криногалофитами и факультативными гликогалофитами была двукратной ($F = 5.4$, $p = 0.04$) (рис. 1б, в).

По числу устьиц на единицу площади листа выявлены отчетливые различия между C_4 - и C_3 -видами. Так, листья C_4 -видов, имеющие дифференцированную хлоренхиму на клетки мезофилла и обкладки, содержат вдвое меньшую плотность устьиц по сравнению с C_3 -видами ($F = 6.2, p = 0.03$) (рис. 1г). Считается, что C_4 -растения более устойчивы к стрессу [26], прежде всего благодаря наличию CO_2 -концентрирующего механизма, который значительно снижает негативный эффект устьичного лимитирования фотосинтеза. Это отразилось на меньшем количестве устьиц у растений с C_4 -типом фотосинтеза. В одно- и многолетних травах обнаружено одинаковое число устьиц, но меньшее в сравнении с полукустарничками. В среднем у факультативных галофитов отмечено самое низкое число устьиц — 4400 шт/см² листа, в сравнении с облигатными эу- и криногалофитами — 5700 и 8600 соответственно (рис. 1е).

Содержание воды в листьях всех исследованных растений варьировало от 62 до 91% от сыр. м. Растения, реализующие разный тип фотосинтетического метаболизма, не различались по данному показателю (рис. 1ж). В листьях однолетних трав содержание воды было на 15% выше по сравнению с многолетниками и полукустарничками ($F = 21.5, p = 0.01$) (рис. 1з). Для эугалофитов в целом было характерно более высокое содержание воды в растительных тканях по сравнению с глико- и криногалофитами ($F = 10.6, p = 0.01$): в группе эугалофитов содержание воды в среднем составило 88% от сыр. м., в группе криногалофитов и гликогалофитов — 79 и 73% соответственно (рис. 1и).

Важным фактором в адаптации галофитов к засолению среды является состояние систем мембранного переноса веществ. Характеристикой, показывающей пропускную способность мембран для ионов и молекул, является их проницаемость. У C_4 -растений утечка электролитов — показатель проницаемости мембран, составляла в среднем 14% от общего выхода, что вдвое выше, чем у C_3 -растений ($F = 10.4, p = 0.01$) (рис. 1к). Мембраны однолетних трав обладают большей проницаемостью по сравнению с многолетними травами и полукустарничками, а мембраны эугалофитов — по сравнению с крино- и гликогалофитами (рис. 1л, м).

Во вторую группу измеряемых параметров вошли фотосинтетические пигменты — Хл и Кар, ответственные за поглощение света и фотохимические реакции, осуществляемые в хлоропластах [27, 28]. Массовая доля Хл в исследованных видах галофитов варьировала от 3 до 7 мг/г сух. м. Для C_4 -растений характерно более низкое содержание зеленых пигментов (на ~20%) по сравнению с C_3 -растениями (рис. 2а). Больше количество Хл

в ранжировании растений по типу жизненной формы содержали многолетние травы (рис. 2б). Для C_4 -видов отмечена большая доля Хл *a* по сравнению с C_3 -видами. Отношение Хл *a/b* для многолетних трав в среднем составило величину 2.1, тогда как для однолетних трав и полукустарников — 2.5 (рис. 2г, д). Однако для растений, различающихся по стратегии соленакопления, в отношении показателя Хл *a/b* существенных отличий не обнаружено (рис. 2е). В свою очередь по содержанию другого типа пигментов — Кар, выполняющих как светособирающую, так и светозащитную функции, выявлены различия у растений разных жизненных форм и соленакопления: большее их количество обнаружено у многолетних трав и гликогалофитов (рис. 2з, и). Отношение Хл/Кар было показательным при разделении растений по стратегии соленакопления: у эу- и криногалофитов (облигатные галофиты) оно было на 40% выше, чем у гликогалофитов (факультативные галофиты) ($F = 6.8, p = 0.02$) (рис. 2м).

Параметры третьей группы характеризуют уровень стресса и наличие структурных блоков клеточных мембран. Накопление продуктов ПОЛ является одной из первых реакций растений на неблагоприятные воздействия. Группы гликогалофитов и многолетних трав обладали самым высоким уровнем процессов ПОЛ (рис. 3б, в). В этих же группах растений обнаружена наибольшая концентрация липидов (рис. 3д, е). Растения, осуществляющие разный тип фотосинтеза, практически не различались по накоплению продуктов ПОЛ и сумме липидов (рис. 3а, г), однако C_4 -растения содержали в 2.5 раза больше ВБ по сравнению с C_3 -растениями ($F = 5.5, p = 0.04$) (рис. 3ж). Двукратное превышение содержания ВБ было отмечено у факультативных гликогалофитов над облигатными эугалофитами ($F = 5.3, p = 0.05$) (рис. 3и). Все три типа измеряемых параметров, представленных на рис. 3, физиологически взаимосвязаны: физиологической функцией ПОЛ является регуляция распада и обновления липидов, ответственных за проницаемость мембран [29, 30]; ВБ содержат компоненты, защищающие клетки, включая мембраны, от окислительного стресса [31]. Особенно четко эта взаимосвязь прослеживается в стратегии галофитов по отношению к соли. Например, у гликогалофитов в сравнении с эу- и криногалофитами выявлено наибольшее содержание липидов, но при этом отмечен и более высокий уровень ПОЛ и ВБ (рис. 3в, е, и).

Таким образом, разные стратегии адаптации галофитов как по отношению к засолению, так и типу фотосинтеза и жизненной форме основываются на количественных вариациях физиолого-биохимических признаков, что свидетельствует о разном проявлении механизмов адаптации.

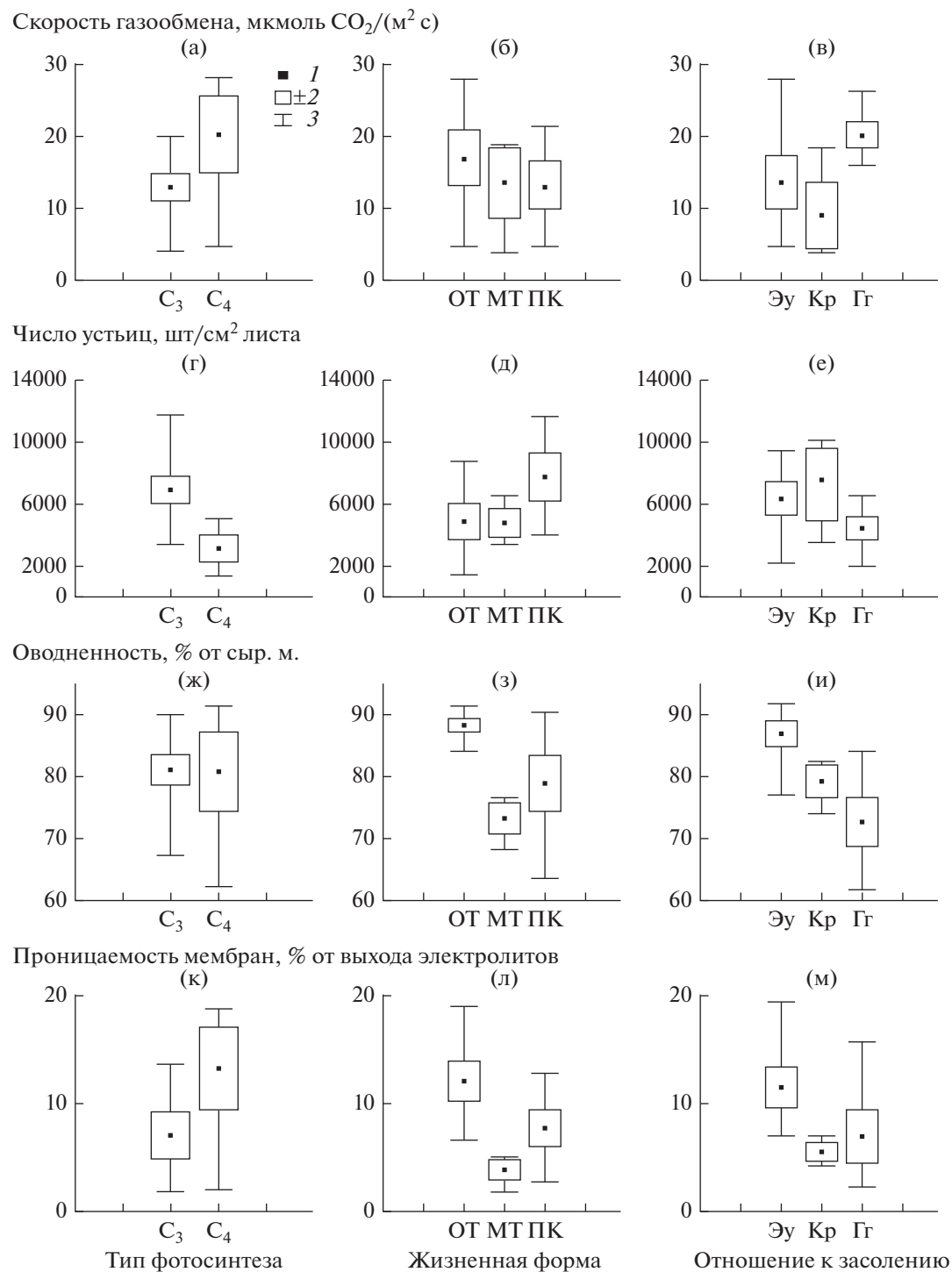


Рис. 1. Средние значения скорости CO_2 газообмена (а–в), числа устьиц (г–е), оводненности тканей (ж–и), мембранной проницаемости (к–м) галофитов в зависимости от типа адаптивной стратегии. Здесь и на рис. 2, 3: 1 – среднее значение параметра, 2 – стандартная ошибка, 3 – минимальное и максимальное значения параметра; здесь и на рис. 2–4: Эу – эугаллофиты, Кр – криногаллофиты, Гр – гликогаллофиты; ОТ – однолетняя трава, МТ – многолетник травянистый, ПК – полукустарничек; C_3 -, C_4 – виды.

Для выявления основных физиолого-биохимических детерминант, вносящих наибольший вклад в формирование адаптационных стратегий

галофитов, был проведен дискриминантный анализ. Распределение 42 проб, соответствующих 3 параллелям 14 видов галофитов, в пространстве

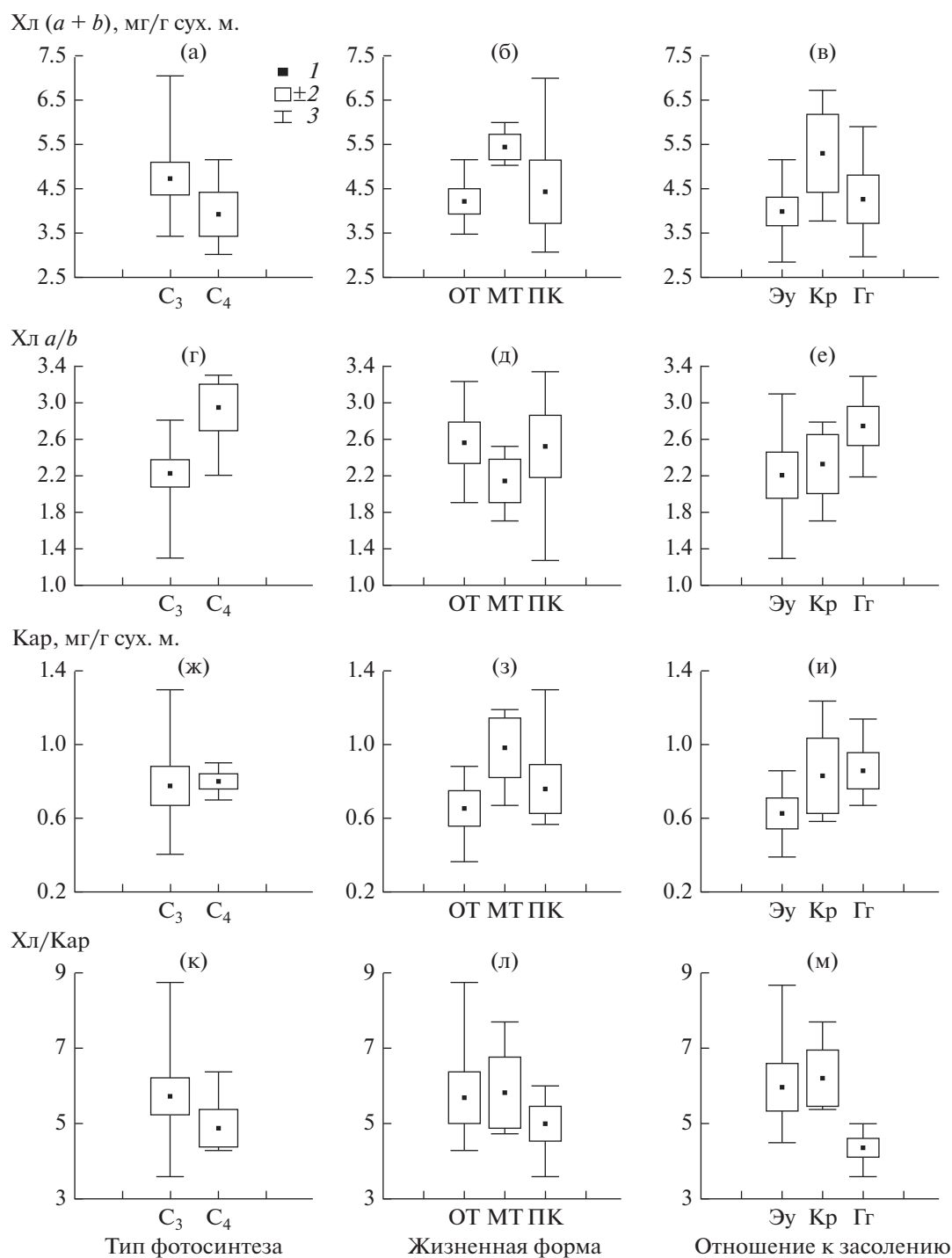


Рис. 2. Средние значения содержания Хл $a + b$ (а–в), отношения Хл a/b (г–е), содержания Кар (ж–и), отношения Хл/Кар (к–м) галофитов в зависимости от типа адаптивной стратегии.

1-й и 2-й дискриминантных функций показало, что наибольшую роль в ранжировании галофитов по типу адаптивных стратегий играет первая дискриминантная функция ($p = 0.01–0.04$) (рис. 4). Принадлежность видов к своей выделенной группе по количеству верных отнесений составила 83–100%. Далее на основе стандартизованных

коэффициентов дискриминантной функции 1 были выявлены наиболее весомые вклады отдельных физиолого-биохимических признаков в дискриминацию. Так, различия между группами растений, выделенных по отношению к фактору засоления почвы, обуславливаются в первую очередь скоростью CO_2 газообмена (сила влияния

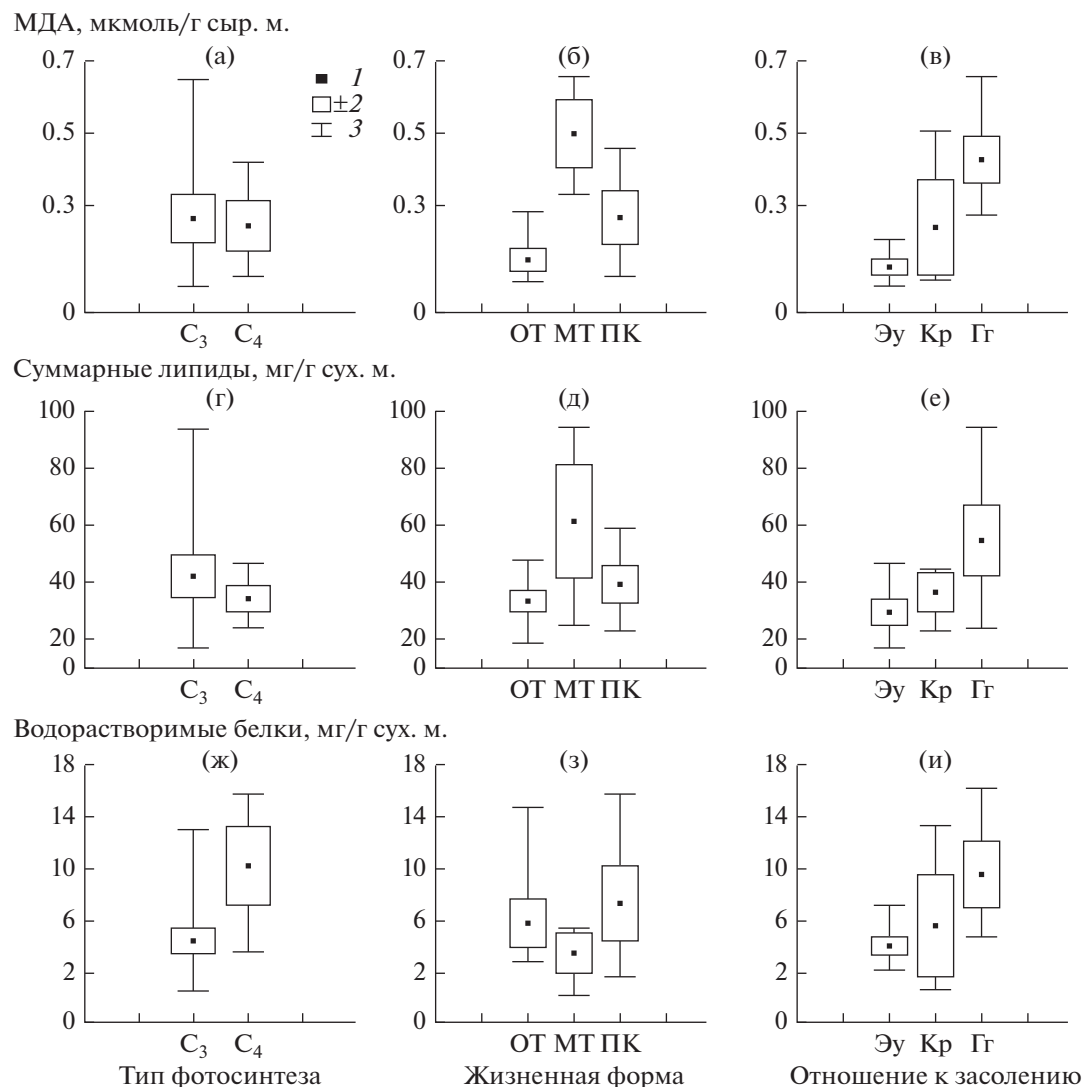


Рис. 3. Средние значения содержания малонового диальдегида (а–в), суммарных липидов (г–е) и водорастворимых белков (ж–и) галофитов в зависимости от типа адаптивной стратегии.

переменной – 17% от суммы) и содержанием ВБ (11% от суммы). Влияние других отдельно взятых переменных, отражающих физиолого-биохимические свойства растений, оказалось менее значимым. Меньшая скорость CO_2 газообмена характерна для облигатных галофитов, занимающих наиболее минерализованные почвы. Их низкая фотосинтетическая активность отражается на метаболической активности, о чем свидетельствует меньшее количество липидов, пониженное содержание Хл *a* [32]. Пул ВБ у растений, как правило, состоит из компонентов, защищающих клетки от свободных радикалов и процессов ПОЛ, что особенно четко проявляется у гликогалофитов – их уровень ПОЛ, как и содержание ВБ, в среднем был выше, чем у эу- и криногалофитов.

Ранжирование видов в зависимости от жизненной формы в наибольшей степени связано с содержанием суммы зеленых пигментов. Для многолетних трав характерно более высокое содержание Хл *a + b* по сравнению с другими жизненными формами. Сила влияния данной переменной составляет 18% от суммы. В этом отношении галофиты Приэльтона не отличались от растений других ботанико-географических регионов. В частности показано, что в растениях Приполярного Урала концентрация фотосинтетических пигментов была выше у травянистых растений, чем у представителей древесной формы жизни [27].

Градация видов по типу фотосинтеза в большей степени обуславливается проницаемостью мембран (16% от суммы) и соотношением разных форм зеленых пигментов – Хл *a/b* (16% от сум-

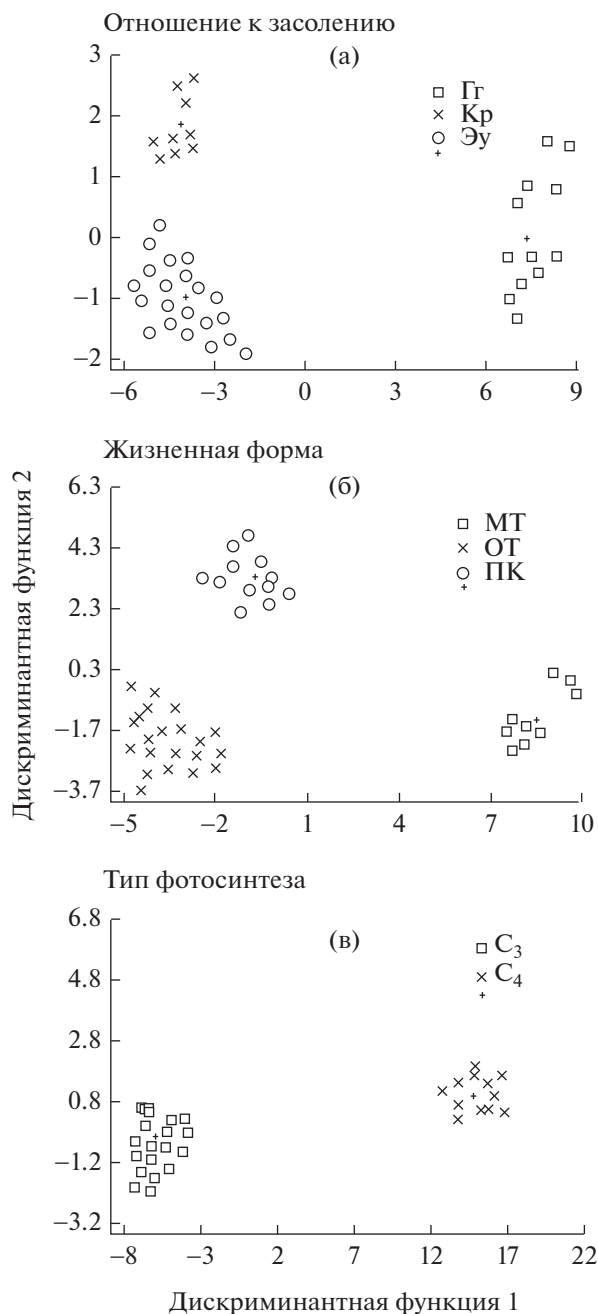


Рис. 4. Распределение проб, соответствующих 14 видам галофитов и ранжированных по типу адаптивных стратегий (а–в), в пространстве первой и второй дискриминантных функций.

мы). Состояние клеточных мембран, прежде всего их проницаемость, характеризует процессы, связанные с переносом веществ через мембраны. Этот параметр оказался существенным в разделении групп галофитов во всех типах экологических стратегий, но только для растений, разделенных по типу фотосинтеза, он оказался определяющим. Мембраны листьев C₄-растений более про-

ницаемы по сравнению с C₃-растениями. Можно предположить, что, несмотря на высокую скоростью газообмена C₄-видов, при проникновении их на территории с более высоким уровнем минерализации интенсивность фотосинтеза может снизиться, а повреждение клеточных структур будет нарастать. Все это может отрицательно отразиться на конкурентном преимуществе растений с C₄-типом фотосинтеза на засоленных территориях. Кроме того, растения этого типа адаптивной стратегии отличались по соотношениям разных форм пигментов, особенно по отношению Хл *a/b*, что, очевидно, связано с разной архитектурой листа и структурой тилакоидной системы [33].

Таким образом, ключевыми физиолого-биохимическими признаками формирования различных стратегий адаптации галофитов являются скорость CO₂ газообмена, содержание суммы Хл *a + b* и проницаемость клеточных мембран. В то же время различный вклад отдельных переменных в общий адаптационный комплекс свидетельствует о более глубокой физиологической основе экологической дифференциации отдельных видов и групп галофитов. Однако именно выявленные ключевые характеристики определяют формирование типа соленакопления, жизненных форм, пути фотосинтеза у растений галофитов. Разнообразие стратегий дает возможность растениям использовать разные механизмы приспособления к засушливому климату и различным уровням засоления почвы, что в свою очередь отражается на составе и структуре сообществ.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Работнов Т.А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. 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. *Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю.* Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
4. *Двораковский М.С.* Экология растений. М.: Высшая школа, 1983. 190 с.
5. *Lokhande V.H., Suprasanna P.* Prospects of halophytes in understanding and managing abiotic stress tolerance // Environmental adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change / Ahmad P., Prasad M.N.V. Eds. New York: Springer-Verlag., 2012. P. 29–56. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_2
6. *Генкель П.А.* Физиология растений. М.: Просвещение, 1975. 336 с.
7. *Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.* Структурные и физиолого-биохимические аспек-

- ты солеустойчивости галофитов // Физиол. раст. 2017. Т. 64. № 4. С. 251–265. [Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. Structural, physiological, and biochemical aspects of salinity tolerance of halophytes // Rus. J. Plant Physiol. 2017. V. 64. P. 464–477. doi 10.1134/S1021443717040112] <https://doi.org/10.7868/S001533031704011X>
8. Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. и др. Биохимическая обусловленность дифференциации галофитов по типу регуляции солевого обмена в условиях Приэльтона // Сиб. экол. журн. 2016. № 1. С. 117–126. [Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. et al. Biochemical conditionality of differentiation of halophytes by the type of regulation of salt metabolism in Prieltonye // Contem. Probl. Ecol. 2016. V. 9. P. 100–108. doi 10.1134/S1995425516010133] <https://doi.org/10.15372/SEJ20160112>
9. Abdel-Latif A. Phosphoenolpyruvate carboxylase activity of wheat and maize seedlings subjected to salt stress // AJBAS. 2008. V. 2. P. 37–41.
10. Diaz S. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change // J. Veget. Sci. 1997. № 8. P. 463–474. <https://doi.org/10.2307/3237198>
11. Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide // Aus. J. Bot. 2003. V. 51. P. 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
12. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе (избранные труды). Казань: ФЭН, 2001. 448 с.
13. Yensen N.P., Biel K.Y. Soil remediation via salt-conduction and the hypothesis of halosynthesis and photoprotection // Ecophysiology of high salinity tolerant plants / Khan M.A. and Weber D.J. Eds. Springer: Netherlands, 2006. P. 313–344. <https://doi.org/10.1007/1-4020-4018-0>
14. Shabala S., Mackay A. Ion transport in halophytes // Adv. Bot. Res. 2011. V. 57. P. 151–199. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387692-8.00005-9>
15. Flowers T.J., Glenn E.P., Volkov V. Could vesicular transport of Na⁺ and Cl⁻ be a feature of salt tolerance in halophytes? // Ann. Bot. 2019. V. 123. P. 1–18. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy164>
16. Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia // Phytochemistry. 2014. V. 105. P. 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.05.007>
17. Rozentsvet O., Nesterov V., Bogdanova E. et al. Structural and molecular strategy of photosynthetic apparatus organization of wild flora halophytes // Plant Physiol. Biochem. 2018. V. 219. P. 213–220. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.06.006>
18. Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. и др. Влияние засоленных почв Приэльтона на функциональное состояние представителей рода *Artemisia* // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 3. С. 1–9. [Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. et al. Effect of saline soils on the functional state of species of the genus *Artemisia* // Biol. Bull. 2019. V. 46. P. 294–301. doi 10.1134/S1062359019030099] <https://doi.org/10.1134/S0002332919030093>
19. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ им. М.В. Ломоносова, 1970. 487 с.
20. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 331–382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
21. Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов В.В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиол. раст. 2005. Т. 52. № 6. С. 848–858. [Kholodova V.P., Volkov K.S., Kuznetsov V.V. Adaptation of the common ice plant to high copper and zinc concentrations and their potential using for phytoremediation // Rus. J. Plant Physiol. 2005. V. 52. P. 748–757. doi 10.1007/s11183-005-0111-9] <https://doi.org/10.1007/s11183-005-0111-9>
22. Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biological Chemistry. 1951. V. 193. P. 265–275.
23. Сухоруков А.П. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: ГрифиК., 2014. 400 с.
24. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
25. Bromham L., Bennet T.H. Salt tolerance evolves more frequently in C₄ grass lineages // J. Evol. Biol. 2014. V. 27. P. 653–659. <https://doi.org/10.1111/jeb.12320>
26. Yadav S., Mishra A., Jha B. Elevated CO₂ leads to carbon sequestration by modulating C₄ photosynthesis pathway enzyme (PPDK) in *Suaeda monoica* and *S. fruticosa* // J. Photochem. Photobiol. B. 2018. V. 178. P. 310–315. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2017.11.022>
27. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной таежной зоны Европейского Северо-Востока России // Физиол. раст. 2019. Т. 66. № 3. С. 198–206. [Dymova O.V., Golovko T.K. Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European Northeast Russia // Rus. J. Plant Physiol. 2019. V. 66. P. 384–392. doi 10.1134/S1021443719030038] <https://doi.org/10.1134/S0015330319030035>
28. Биль К.Я. Экология фотосинтеза. М.: Наука, 1993. 224 с.
29. Строев Е.А. Биологическая химия. М.: Высшая школа, 1986. 479 с.
30. Акмурзина В.А., Селищева А.А., Швеиц В.И. От анализа липидов к липидомике // Вестн. МИТХТ. 2012. Т. 7. № 6. С. 3–21.
31. Орлова Н.В., Кусакина М.Г., Сучкова Н.В. Зависимость содержания водорастворимых белков в органах галофитов от уровня засоления почвы // Вестн. Перм. ун-та. 2007. Вып. 5(10). С. 31–34.
32. Freitag Y., Golud V.B., Yuritsyna N.A. Halophytic plant communities in the Northern Caspian lowlands: 1, annual halophytic communities // Phytocenologia. 2001. V. 31. P. 63–108.
33. Voznesenskaya E.V., Franceschi V.R., Kiirats O. et al. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C₄ plant photosynthesis // Nature. 2001. V. 414 P. 543–546. <https://doi.org/10.1038/35107073>