

УДК 581.1

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ C₃ И C₄ КСЕРО-ГАЛОФИТОВ РОДА *Atriplex* В УСЛОВИЯХ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА И ЗАСОЛЕНИЯ

© 2019 г. З. Ф. Рахманкулова^{а, 1}, Е. В. Шуйская^а, П. Ю. Воронин^а, И. Ю. Усманов^б

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия

^бФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования

Нижегородский государственный университет, Нижегородск, Россия

Поступила в редакцию 29.03.2018 г.

После доработки 14.05.2018 г.

Принята к публикации 01.06.2018 г.

Исследовали действие водного дефицита (индуцированного ПЭГ) и засоления (NaCl) с равным осмотическим потенциалом (–0.6 МПа) на состояние фотосинтетического аппарата, рост, содержание воды, Na⁺, K⁺ и пролина у C₃-вида *Atriplex verrucifera* M. Vieb и C₄-вида *A. tatarica* L. В отсутствие стресса растения *A. tatarica* накапливали в 2 раза больше биомассы, содержали в 10 раз больше пролина и эффективнее расходовали воду при фотосинтезе. По сравнению с *A. tatarica*, растения *A. verrucifera* были более устойчивы к осмотическому стрессу, о чем свидетельствует сохранение на уровне контроля показателей роста, содержания воды, ионов K⁺ в тканях растений, интенсивности темнового дыхания и эффективности использования воды. Несмотря на свою принадлежность к C₄-растениям, *A. tatarica* проявила слабую устойчивость к осмотическому стрессу и значительно накапливала пролин, в то время как у C₃-вида пролин накапливался при избытке ионов натрия, т.е. в условиях засоления. Анализ главных компонент позволил оценить факторы (содержание пролина, воды, ионов калия, натрия и их соотношение), значимые для адаптации исследуемых видов к стрессу. Установлено, что у *A. tatarica* основную роль играют пролин, ионы натрия и вода, а у *A. verrucifera* – ионы натрия и пролин. Ионы калия являются необходимым компонентом адаптивных механизмов у обоих видов. У C₃-вида накапливаемый при засолении пролин выполняет функцию антиоксиданта и осмопротектора, а также балансирует осмотический потенциал в клетке. У C₄-вида отмечается накопление пролина в качестве осмолита при водном стрессе, индуцированном ПЭГ. Результаты исследования свидетельствуют о наличии у представителей рода *Atriplex* разных путей адаптации к условиям водного дефицита и засоления.

Ключевые слова: *Atriplex verrucifera* – C₃ – *Atriplex tatarica* – C₄ (НАД-МЭ) – устойчивость – осмотический стресс – ионный стресс – адаптивные стратегии – пролин – ионы

DOI: 10.1134/S0015330319020106

ВВЕДЕНИЕ

Засуха и засоление являются основными экологическими стрессовыми факторами, которые ограничивают рост и развитие растений, а также играют важную роль в их географическом распространении [1, 2]. Актуальность изучения данных видов стресса возрастает в связи с глобальными

климатическими изменениями и аридизацией климата. Засуха и засоление вызывают осмотический стресс, сопровождающийся потерей тургора, нарушением мембран, снижением активности или денатурацией белков, образованием избыточных концентраций активных форм кислорода, приводящих к окислительному стрессу, ингибированию фотосинтеза, метаболической дисфункции, повреждению клеточных структур и, в конечном итоге, к снижению роста и продуктивности растений [2, 3]. Способность растений адекватно отвечать и выживать в условиях водного дефицита и засоления зависит от эффективности их защитных механизмов. В условиях засухи и засоления ксеро-галофиты и галофиты развили многочисленные физиологические и биохимиче-

Сокращения: А – интенсивность видимого фотосинтеза, Е – интенсивность транспирации, F₀ – минимальная флуоресценция, F_m – максимальная флуоресценция, F_v/F_m – максимальный квантовый выход флуоресценции ФС II, PCA – анализ главных компонент, WUE – эффективность использования воды.

¹ Адрес для корреспонденции: Рахманкулова Зулфира Фаузиевна. 127276 Москва, Ботаническая ул., 35. Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН. Электронная почта: zulfirar@mail.ru, evshuya@gmail.com

ские стратегии адаптации, включающие накопление осмолитов, контроль водного баланса и поддержание ионного гомеостаза [1, 2, 4].

Одним из основных последствий осмотического и ионного стрессов является снижение уровня внутриклеточной воды. В ответ растения накапливают в цитоплазме много метаболитов, которые известны как совместимые растворенные вещества, или осмолиты, чтобы усилить гиперосмотическую толерантность клеток к водному дефициту, в том числе, вызванному солевым стрессом [1]. Накопление осмолитов также играет большую роль в балансировке клеточного осмотического потенциала в связи накоплением ионов Na^+ и Cl^- в вакуоле [5]. Распространенным и хорошо изученным осмолитом в соле- и засухоустойчивых растениях является пролин, способствующий выживанию растений в условиях стресса и при этом не мешающий нормальному метаболизму клеток [6, 7]. Пролин – совместимый растворенный цитозольный рН-буфер, который защищает ферменты и субклеточные структуры, действует как акцептор свободных радикалов, стимулирует антиоксидантную активность ферментов и поддерживает редокс-баланс клеток [7, 8], участвует в сигналинге и регуляции развития растений [9] в ранних реакциях на стресс [10]. Однако усиление накопления пролина происходит не всегда, поскольку растения демонстрируют разные стратегии при адаптации к засухе и засолению [7].

Важной характеристикой солеустойчивых растений является способность поддерживать ионный гомеостаз в клетках: исключать Na^+ и/или удерживать K^+ в цитозоле в условиях засоления [11]. Для большинства наземных растений Na^+ не является необходимым ионом для роста и развития. Исключения представляют галофиты, для оптимального роста которых необходима аккумуляция Na^+ [12]. Важную роль в осморегуляции и солеустойчивости играют ионы K^+ . Калий – наиболее распространенный жизненно важный макроэлемент почти для всех организмов, оказывающий влияние на процессы роста и развития растений [13] и играющий важную роль в осмотической регуляции клеток [2, 4].

Механизмы засухо- и солеустойчивости, включая биосинтез осмолитов, антиоксидантных ферментов и соединений и т.д., крайне энергозатратны и тесно связаны с метаболическими путями фотосинтеза и дыхания [3]. Центральная роль в общей энергетике растений и в конструктивном обмене принадлежит фотосинтезу, активность которого в условиях осмотического стресса ингибируется как путем снижения эффективности световых реакций (ФС I и ФС II), так и за счет устьичной регуляции и метаболических нарушений [3]. Растения с C_3 - и C_4 -типом фотосинтетического метаболизма сильно отлича-

ются по устойчивости к осмотическому стрессу. Считается, что C_4 -растения лучше адаптированы к жарким и засушливым условиям обитания. Высокая эффективность использования воды (water use efficiency, WUE) привела к общему мнению, что растения с C_4 -фотосинтезом устойчивы к засухе. Однако в последнее время появляется все больше информации о слабой засухоустойчивости некоторых C_4 -видов [14]. Биогеографический анализ показал парадоксальное снижение количества C_4 -видов, по сравнению с C_3 -видами, в связи с уменьшением осадков [15]. По мнению Sage и McKown [16], некоторые уникальные функции C_4 -фотосинтеза могут снизить потенциал общей фенотипической пластичности и акклиматизации фотосинтеза к изменению окружающей среды по сравнению с C_3 -фотосинтезом. Возможно, совокупность этих причин способствует значительному ограничению экологического и географического распространения C_4 -растений по всей Земле. Таким образом, на сегодняшний день остаются нерешенными противоречия относительно засухоустойчивости C_4 -растений, несмотря на большой интерес к C_4 -видам в связи с их значительным вкладом в глобальный обмен углерода и продовольственную безопасность на фоне изменения климата [14].

Спектр десяти ведущих семейств по содержанию галофитов и ксеро-галофитов возглавляет сем. Chenopodiaceae, включающее виды с разным типом фотосинтетического метаболизма (C_3 и C_4). Обитают они, как правило, на аридных, полуаридных и засоленных территориях, т.е. подвергаются осмотическому или одновременно осмотическому и ионному стрессам. Виды растений данного семейства из рода Лебеда (*Atriplex*) широко распространены и представляют большой интерес для кормопроизводства и для восстановления маргинальных территорий [17].

Цель работы – сравнительное изучение продуктивности и устойчивости у ксеро-галофитов лебеды бородавчатой *Atriplex verrucifera* (C_3) и лебеды татарской *A. tatarica* (C_4) в условиях ПЭГ-индуцированного осмотического стресса и в сочетании осмотического и ионного стрессов, индуцированных NaCl.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали два типичных, широко распространенных представителя ксеро-галофитов сем. Маревых (Chenopodiaceae) с разными типами фотосинтеза на стадии проростков. Лебеда бородавчатая, *Atriplex verrucifera* M. Bieb (синонимы *Obione verrucifera* (Bieb.) Moq. *Halimione verrucifera* (M. Bieb.) Aellen.), – многолетний полукустарничек 15–50 см высотой, суккулент, галофит с C_3 -типом фотосинтеза. Лебеда татарская, *Atriplex*

tatarica L. (синонимы *A. laciniata* L., *A. sinuata* Hoffm., *A. veneta* Wild.) – однолетний факультативный галофит, ксерофит, рудерал, космополит с C_4 НАД-МЭ типом фотосинтеза.

Исследовали действие кратковременного (2-дневного) слабого (-0.6 МПа) осмотического стресса (индуцированного ПЭГ) и аналогичного по осмотическому потенциалу засоления (200 мМ NaCl) на рост, содержание воды, ионов, пролина и параметры CO_2/H_2O газообмена. Для проведения лабораторных экспериментов семена *A. verrucifera* и *A. tatarica* проращивали в дистиллированной воде. Проростки в возрасте 3–4 дней пересаживали на перлит, пропитанный 50% питательным раствором Хогланда. Растения выращивали под люминесцентными лампами при плотности потоков квантов ФАР 200 мкмоль/(m^2 с), 16-часовом фотопериоде и температуре $+25^\circ C$. С целью исследования отдельного влияния осмотического и ионного стресса на растения *A. verrucifera* и *A. tatarica* в экспериментах использовали растворы NaCl и ПЭГ-6000, аналогичные по осмотическому потенциалу ($\psi_s = -0.6$ МПа). Растения в возрасте 30 дней переносили на экспериментальные растворы (полив перлита). Опыт длился 4 дня. NaCl или ПЭГ вносили в поддоны опытных вариантов дважды. В качестве контроля использовали 50% раствор Хогланда. На фотосинтезирующих побегах исследуемых растений оценивали следующие параметры: длину, сырую и сухую биомассу побегов. Для определения сухой биомассы, растительные пробы высушивали двое суток при $+80^\circ C$. Уровень содержания Na^+ и K^+ в фотосинтезирующих органах определяли в водной вытяжке пробы (100 мг) на атомно-абсорбционном спектрометре (“Hitachi 207”, Япония). Содержание свободного пролина определяли с помощью кислого нингидринового реактива по методу [18], результаты рассчитывали на 1 г сухой массы.

Изменение окислительно-восстановительного потенциала P700 измеряли путем мониторинга оптической плотности листьев при 820 нм с использованием dual-wavelength системы импульсной модуляции ED-P700DW (“Heinz-Walz”, “Effeltrich”, Германия) в сочетании с PAM101 (“Heinz-Walz”, Германия) [19]. Кинетику окисления P700 измеряли при освещении дальним красным светом (720 нм, 17.2 Вт/ m^2). Максимальное окисление P700 определяли с использованием ксеноновой газоразрядной лампы (50 мс, 1500 Вт/ m^2 ; “Heinz-Walz”, Германия) в присутствии дальнего красного света.

Определение квантового выхода флуоресценции ФС II адаптированного к темноте (20 мин) фрагмента листа осуществляли с помощью PAM флуориметра (PAM 101, “Walz”, Германия). Измеряли максимальный квантовый выход флуоресценции ФС II (F_v/F_m). Измерение проводили с

досветкой образца слабым модулированным потоком красного света, которое осуществлялось АЦПУ (PDA-100, “Walz”, Германия), преобразующим первичный сигнал от PAM-101 на компьютер со специализированным программным интерфейсом. Расчет показателей проводили на основании текущего значения минимальной (F_0) и максимальной (F_m) флуоресценции адаптированного к темноте листа по формуле $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$.

Для определения фотосинтетического CO_2/H_2O -газообмена фрагмент листа помещали в термостатируемую листовую камеру и освещали оптоволоконным световодом от осветителя (KL 1500 LCD, “Shott”, Германия) с галогеновой лампой (150 Вт, “Philips”, Нидерланды) с интенсивностью ФАР в поле объекта 2000 мкмоль/(m^2 с). Стационарный CO_2/H_2O -газообмен листа измеряли с помощью одноканального ИК-газоанализатора (LI-820, “LICOR”, США) в открытой схеме. Транспирацию листа (E) рассчитывали на основании разности влажности газа на входе и выходе из листовой камеры. В данной установке в опорном газовом потоке на входе в листовую камеру поддерживали известную постоянную влажность с помощью увлажнителя LI-610 (“LICOR”, США). Для определения влажности на выходе из листовой камеры использовали психрометрический датчик HMP50 (“Vaisala INTERCAP”, Финляндия). Эффективность использования воды (WUE) рассчитывали как отношение интенсивности видимого фотосинтеза к транспирации (A/E).

Во всех экспериментах было не менее трех биологических повторов. Для факторного (ANOVA) анализа использовали программу SigmaPlot 12.0. Для анализа главных компонент (PCA) использовали программу Statistica 6.1. На графиках приведены средние арифметические значения полученных величин и их стандартные ошибки. Различия считались достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе проведенных экспериментов установлено, что в контрольных условиях более продуктивным был C_4 -вид *A. tatarica*, у которого сырая и сухая биомасса оказались в 2.5 – 3 раза выше, чем у C_3 -вида *A. verrucifera* соответственно (рис. 1а, 1б). Данный C_4 -вид продемонстрировал более высокие значения содержания воды в тканях растений (рис. 1в) и высокую эффективность ее использования (WUE) (рис. 1г). Содержание пролина у *A. tatarica* в контроле было почти в 10 раз выше по сравнению с *A. verrucifera* (рис. 1е).

В условиях водного дефицита и равного по осмотическому стрессу засоления большую устойчивость по показателям роста, содержанию воды в тканях растений, WUE (рис. 1) и интенсивности темнового дыхания (рис. 2д) продемонстрировал

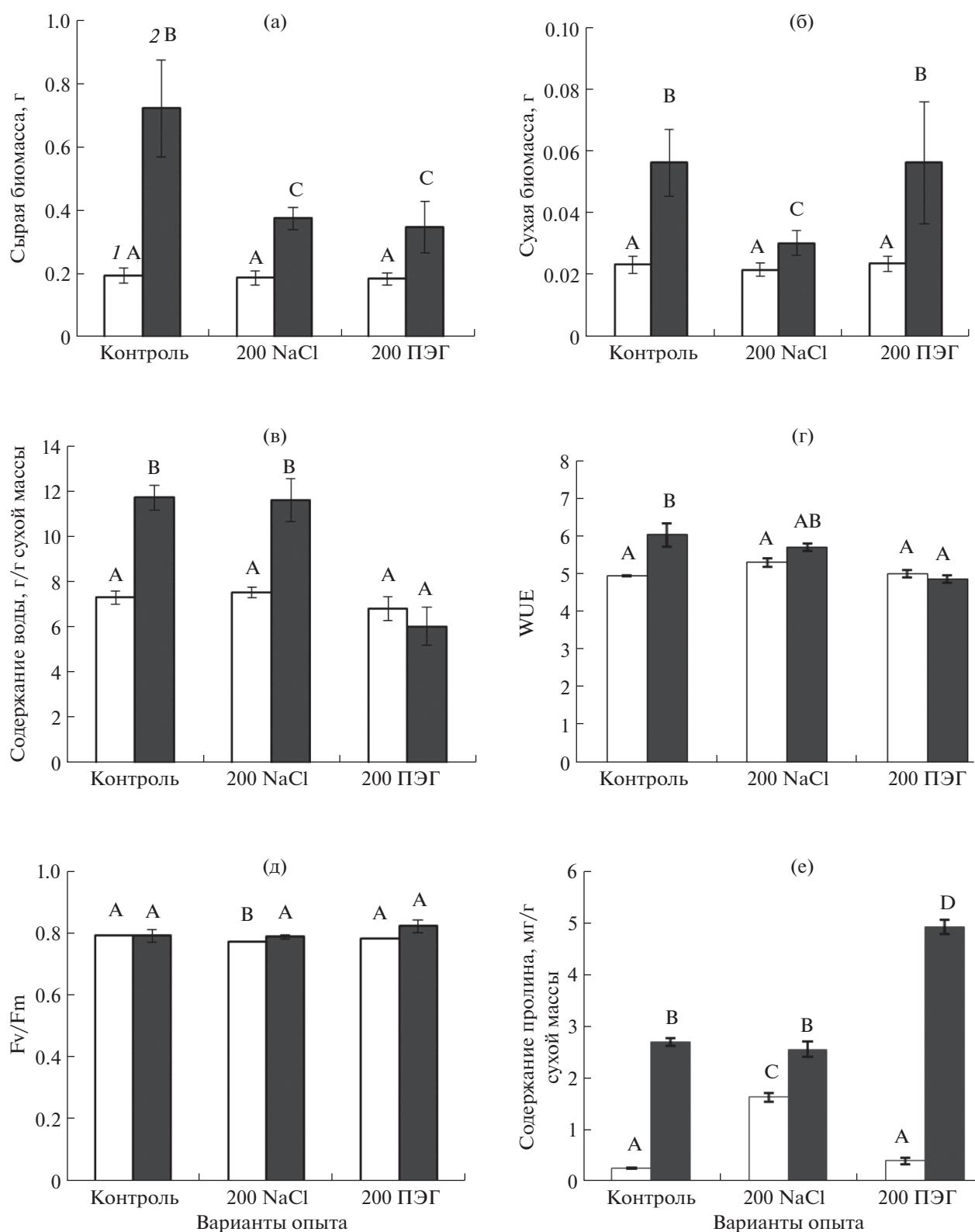


Рис. 1. Ростовые параметры (а, б), содержание воды (в), эффективность использования воды (г), максимальный квантовый выход фотосистемы II (д) и содержание пролина (е) в листьях *Atriplex verrucifera* (C₃) (1) и *A. tatarica* (C₄ НАД-МЭ) (2) в условиях засухи и засоления. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия на уровне $p < 0.05$.

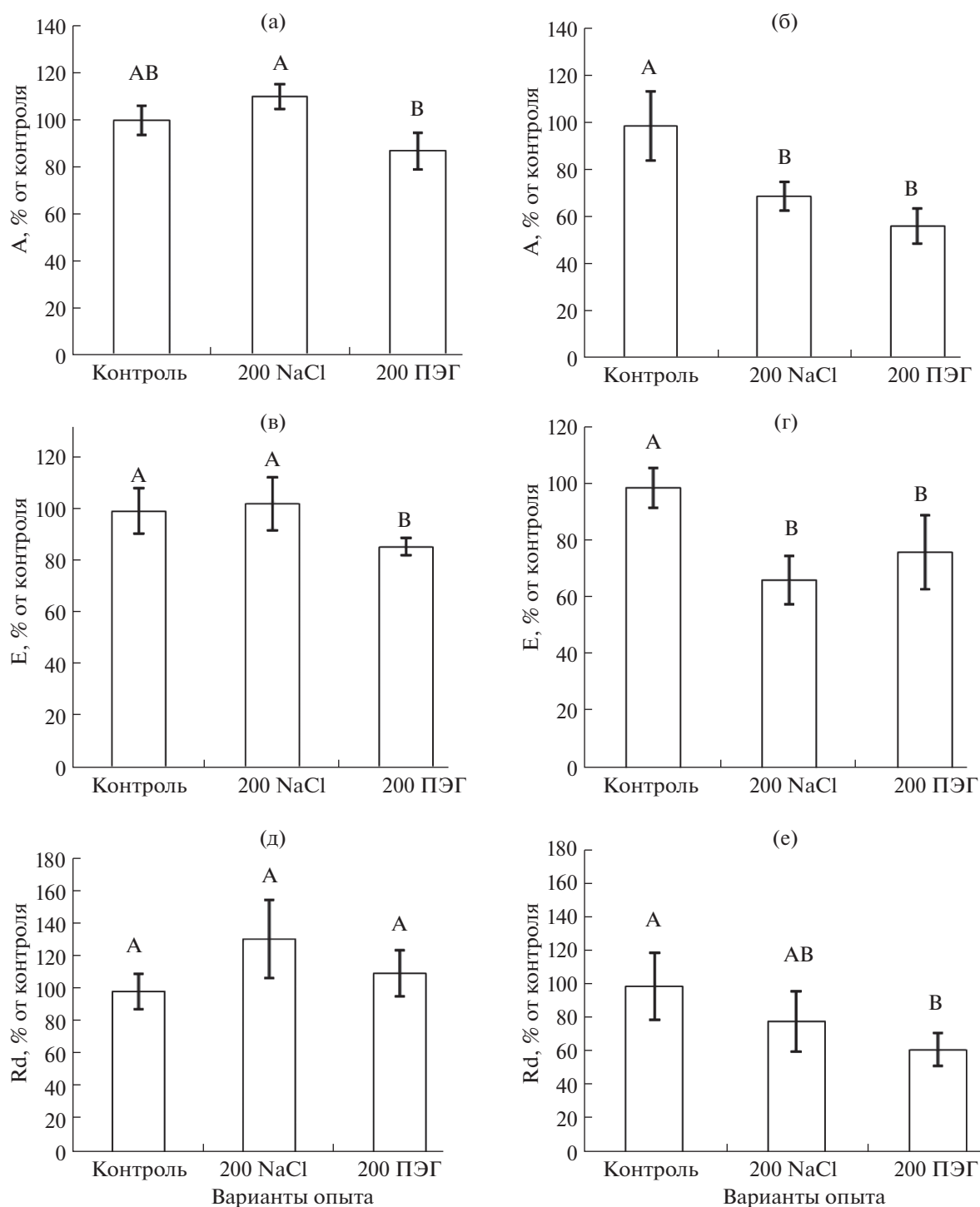


Рис. 2. Интенсивность видимого фотосинтеза (а, б), транспирации (в, г) и темнового дыхания (д, е) в листьях *A. verrucifera* (а, в, д) и *A. tatarica* (б, г, е) в условиях засухи и засоления. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия на уровне $p < 0.05$.

C_3 -вид *A. verrucifera*. В условиях засоления (200 мМ NaCl) у него наблюдалось, с одной стороны, снижение максимального квантового выхода ФС II (рис. 1д), а с другой, 10-кратное увеличение содержания пролина (рис. 1е). При этом

происходило накопление ионов натрия почти в 2 раза больше по сравнению с контролем и сохранялось высокое содержание ионов калия (рис. 3а, 3б). Интенсивность видимого фотосинтеза и транспирации (рис. 2а, 2в), а также ростовые парамет-

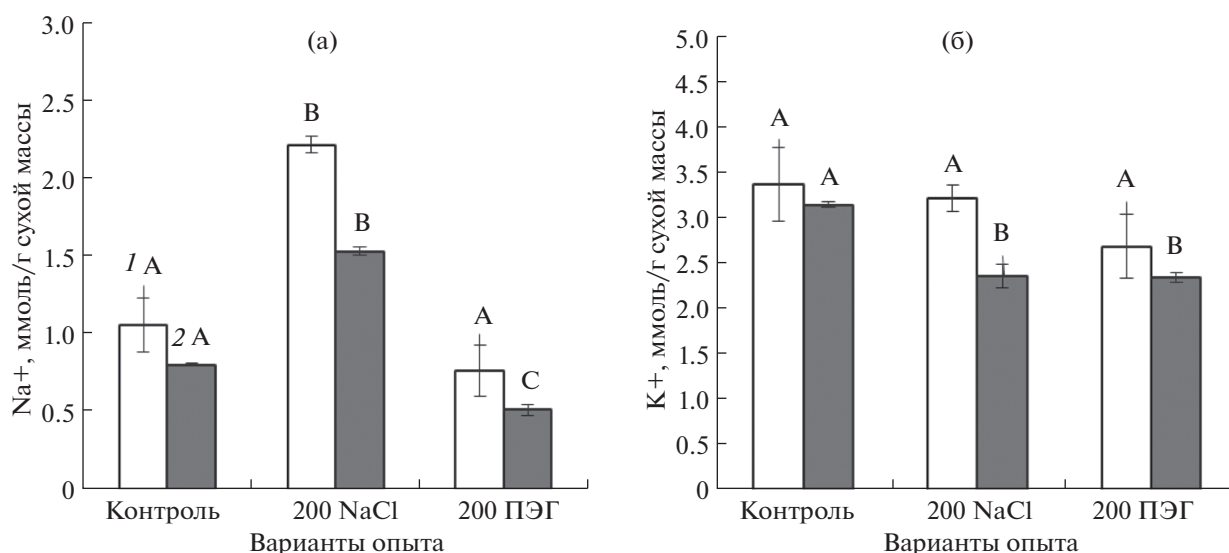


Рис. 3. Содержание ионов натрия (а) и калия (б) в листьях *A. verrucifera* (1) и *A. tatarica* (2) в условиях засухи и засоления. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия на уровне $p < 0.05$.

ры (рис. 1а, 1б) сохранялись на уровне контроля. Меньшую устойчивость в условиях засухи и засоления проявил C_4 -вид *A. tatarica*, у которого наблюдалось снижение сырой биомассы (рис. 1а), интенсивности видимого фотосинтеза, транспирации и темнового дыхания (рис. 2б, 2г, 2е), а также снижение содержания ионов калия (рис. 3б). В условиях ПЭГ-индуцированной засухи у *A. tatarica* в 2 раза увеличилось содержание пролина (рис. 1е) на фоне снижения содержания в тканях растений воды (рис. 1в), ионов натрия и калия (рис. 3а, 3б), а также снижения интенсивности видимого фотосинтеза, транспирации (рис. 2б, 2г) и роста сырой биомассы (рис. 1а).

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенностью сем. Chenopodiaceae, одного из самых больших семейств аридных, полуаридных и засоленных территорий, является наличие видов с разным типом фотосинтетического метаболизма (C_3 и C_4). Филогенетический анализ показал, что в данном семействе солеустойчивость, развившаяся на ранних этапах эволюции, была сохранена во многих более поздних линиях [20]. Представители сем. Маревых являются, вероятно, эволюционно самыми ранними C_4 -растениями, возникшими примерно 15–21 млн лет назад [21]. C_4 -виды рода *Atriplex* разошлись с C_3 -видами этого рода 8–11.5 млн лет назад [21, 22] и характеризуются древним C_4 -механизмом. У ксеро-галофита *A. tatarica* (C_4 НАД-МЭ тип) к тому же наблюдается достаточно примитивное неконтролируемое соленакопление [23].

Как известно, высокая эффективность использования воды (WUE) способствует более высокой продуктивности C_4 -растений, особенно в условиях водного дефицита. В наших экспериментах C_4 -вид *A. tatarica* наибольшую продуктивность и высокие значения WUE проявил в контрольных условиях (рис. 1). В условиях дефицита воды и засоления наблюдалось снижение ростовых параметров и WUE почти в 2 раза. Однако даже в стрессовых условиях ростовые параметры у *A. tatarica* по абсолютным значениям превосходили аналогичные параметры у C_3 -вида.

Низкие и средние уровни засухи и засоления, широко распространенные по всему миру, изучены в меньшей мере, чем экстремальные уровни стрессовых нагрузок [24]. Адаптация к умеренной засухе и засолению не является шоковой и позволяет лучше вывить и изучить адаптивные механизмы устойчивости [25]. Мы исследовали влияние слабого осмотического стресса и равного по осмотической силе слабого засоления на два вида растений: галофит *Atriplex verrucifera* (C_3) и ксеро-галофит *A. tatarica* (C_4).

Известно, что устойчивые растения используют разные адаптивные механизмы борьбы со стрессом, поскольку механизмы устойчивости в покрытосеменных развивались много раз и по-разному [12]. Они представляют собой комплекс физиологических свойств, которые развились в ответ на действие сложных многофакторных условий окружающей среды [20]. Засухо- и солеустойчивые виды способны поглощать воду, создавая низкий осмотический потенциал за счет накопления неорганических и органических растворенных веществ, в том числе, пролина [7, 26].

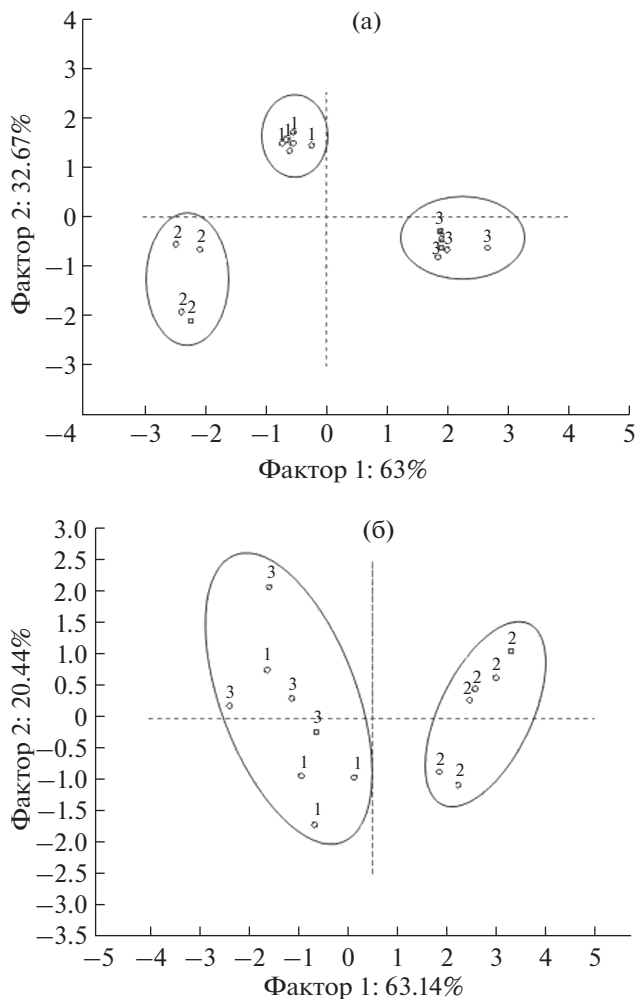


Рис. 4. Анализ главных компонент (PCA) на растениях *Atriplex tatarica* (а), *A. verrucifera* (б) с целью выявления факторов (содержание пролина, воды, ионов натрия, калия, и отношения Na^+/K^+), влияющих на процессы адаптации к разным видам стресса: 1 – контроль, 2 – 200 ПЭГ, 3 – 200 NaCl.

Однако у растений, демонстрирующих разные стратегии адаптации к засолению и засухе, усиление накопления пролина происходит не всегда. Например, если у более солеустойчивого вида *Atriplex prostrata* максимальное увеличение содержания пролина наблюдалось при засолении 200 мМ NaCl, то у менее солеустойчивого вида *Plantago coronopus* в таких же стрессовых условиях содержание пролина было низким и существенно не отличалось от контрольного [7]. На некоторых видах рода *Atriplex* было продемонстрировано, что в хорошо орошаемых условиях низкие дозы NaCl стимулируют рост растений [27, 28]. У других видов соль не оказывала положительного влияния на рост [4, 29]. Кроме того, на C_4 -ксеро-галофите рода *Atriplex* было показано, что NaCl может снижать негативное действие ПЭГ-индуцированной засухи [30].

У двух исследованных в данной работе видов в условиях водного стресса и засоления выявлены разные адаптивные стратегии. В условиях осмотического стресса (индуцированного ПЭГ) и равного по силе осмотического и ионного стресса (индуцированного NaCl) большую устойчивость по показателям роста, содержанию воды в тканях растений, ионов калия, интенсивности темнового дыхания и WUE продемонстрировал C_3 -вид *A. verrucifera*. В тоже время у данного вида при добавлении в среду питания 200 мМ NaCl наблюдалось повреждение мембран (снижение максимального квантового выхода ФС II) и увеличение содержания пролина в 10 раз. Вероятно, высокое содержание ионов натрия, калия и пролина обеспечивало удержание воды в тканях растений и, как следствие, открытие устьиц, высокую интенсивность видимого фотосинтеза и сохранение ростовых показателей. У C_4 -вида *A. tatarica* также имело место увеличение содержания пролина в 2 раза, но в условиях ПЭГ-индуцированной засухи. Накопление пролина у *A. tatarica* происходило на фоне снижения содержания в тканях растений воды, ионов натрия и калия, снижения интенсивности видимого фотосинтеза, транспирации и, как следствие, роста биомассы. Таким образом, несмотря на свою принадлежность к C_4 -растениям, *A. tatarica* проявила слабую устойчивость к осмотическому стрессу и накапливала пролин при недостатке ионов натрия и калия в тканях, в то время как у C_3 -вида *A. verrucifera* пролин накапливался при избытке ионов натрия.

Проведенный анализ главных компонент (PCA) на растениях обоих изученных видов, произрастающих в условиях засухи и засоления, с целью выявления факторов, влияющих на процессы адаптации к разным видам стресса, продемонстрировал видовые различия в реакции на засуху и засоление. На рис. 4а на примере растений *A. tatarica* четко выделяются 3 группы – контроль, условия засухи и засоления. Все группы четко разделены первым основным компонентом (PC1), что составляет 63.3% от общей вариации. Основными элементами PC1 были пролин, Na^+ и содержание воды в тканях растений, т.к. эти факторы имели значимые высокие значения коэффициентов факторной нагрузки (табл. 1). Второй главный компонент (PC2) также четко выделил 3 группы – контроль, условия засухи и засоления. В данном случае основным значимым фактором явились ионы калия. Как следует из представленных данных, первых двух PC компонент достаточно, чтобы объяснить 95.97% изменений от общей вариации. У *A. verrucifera* первым основным компонентом (PC1) четко выделяются 2 группы – в одной группе растения, выращенные в условиях засоления, а во второй – в контроле и при засухе, между которыми имеется явное перекрытие (рис. 4б). Разде-

Таблица 1. Факторные нагрузки параметров: содержание пролина, воды, ионов калия, натрия и отношения Na⁺/K⁺ в листьях *Atriplex verrucifera* (C₃) и *A. tatarica* (C₄ НАД-МЭ) на основе корреляций в анализе главных компонент (РСА)

	Фактор 1	Фактор 2
<i>A. tatarica</i>		
Содержание пролина	0.927	-0.339
Содержание Na ⁺	-0.242	0.952
Содержание K ⁺	-0.914	-0.379
Na ⁺ /K ⁺	-0.789	-0.607
Содержание воды	-0.887	0.316
<i>A. verrucifera</i>		
Содержание пролина	0.924	0.168
Содержание Na ⁺	0.248	-0.961
Содержание K ⁺	0.976	-0.143
Na ⁺ /K ⁺	0.974	0.114
Содержание воды	0.581	0.191

ление первым основным компонентом (PC1) составляет 63.14% от общей вариации. Основными элементами PC1 были содержание пролина, Na⁺ и отношение Na⁺/K⁺ (табл. 1). Второй главный компонент (PC2) не дал четкого разделения на группы. В данном случае основным значимым фактором также явились ионы калия. Первых двух PC компонент достаточно для объяснения 83.58% изменений от общей вариации по данному виду. Из полученных данных и в результате проведенного РСА анализа следует, что если у *A. tatarica* в адаптационных механизмах главную роль играют пролин, натрий и вода, то у *A. verrucifera* особое значение имеют ионы натрия и пролин, а содержание воды не является существенным фактором. Ионы калия нужны для адаптивных механизмов у обоих видов (рис. 4, табл. 1). Итак, пролин для обоих видов является значимым фактором, однако два изученных вида продемонстрировали разную стратегию накопления пролина в зависимости от засухи или засоления. У более солеустойчивого C₃-вида *A. verrucifera* накопление пролина возросло в 10 раз в условиях засоления, а у C₄-вида *A. tatarica* – в 2 раза, именно в условиях ПЭГ-индуцированной засухи. Полученные результаты согласуются с данными других авторов [7]. Отсюда следует, что содержание пролина не всегда является показателем стресса и играет разную роль у растений с разными адаптивными стратегиями.

Таким образом, у C₃- и C₄-ксеро-галофитов рода *Atriplex* выявлены две разные стратегии адаптации к условиям водного дефицита и засоления. C₃-вид *A. verrucifera* проявил себя как более устойчивый к ПЭГ-индуцированному осмотическому стрессу и совместному действию ионного и осмотического стрессов, а C₄-вид *A. tatarica* был более

продуктивным в контрольных условиях, но менее устойчивым к обоим видам стресса. Установлено, что пролин играет разную роль: протекторную антиоксидантную и осмотическую у C₃-вида (накопление в условиях засоления и участие в балансировке клеточного осмотического потенциала в связи накоплением Na⁺ в вакуоле) и осмотическую у C₄-вида (накапливаясь в условиях засухи, при недостатке неорганических ионов пролин является основным осмолитом).

Работа выполнена при поддержке проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 17-04-00853-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Shabala S.* Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve a biotic stress tolerance in crops // *Ann. Bot.* 2013. V. 112. P. 1209–1221. doi 10.1093/aob/mct205
2. *Pan Y.Q., Guo H., Wang S.M., Zhao B., Zhang J.L., Ma Q., Yin H.J., Bao A.K.* The photosynthesis, Na(+)/K(+) homeostasis and osmotic adjustment of *Atriplex canescens* in response to salinity // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. P. 848. doi 10.3389/fpls.2016.00848
3. *Ashraf M., Harris P.J.C.* Photosynthesis under stressful environments: An overview // *Photosynthetica.* 2013. V. 51 P. 163–190. doi 10.1007/s11099-013-0021-6
4. *Kachout S.S., Mansoura A.B., Hamza K.J., Leclerc J.C., Rejeb M.N., Ouerghi Z.* Leaf–water relations and ion concentrations of the halophyte *Atriplex hortensis* in response to salinity and water stress // *Acta Physiol. Plant.* 2011. V. 33. P. 335–342. doi 10.1007/s11738-010-0552-4
5. *Zhang H., Zhang G., Lü X., Zhou D., Han X.* Salt tolerance during seed germination and early seedling stages of 12 halophytes // *Plant Soil.* 2015. V. 388. P. 229–241.

6. Sleimi N., Guerfali S., Bankaji I. Biochemical indicators of salt stress in *Plantago maritima*: implications for environmental stress assessment // Ecol. Indic. 2015. V. 48. P. 570–577.
7. Bueno M., Lendínez M.L., Aparicio C., Cordovilla M.P. Germination and growth of *Atriplex prostrata* and *Plantago coronopus*: Two strategies to survive in saline habitats // Flora. 2017. V. 227. P. 56–63.
8. Iqbal N., Umar S., Khan N.A., Iqbal M., Khan R. A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: regulation of proline metabolism // Environ. Exper. Bot. 2014. V. 100. P. 34–42.
9. Signorelli S. The fermentation analogy: a point of view for understanding the intriguing role of proline accumulation in stressed plants // Front. Plant Sci. 2016. V. 7. P. 1339. doi 10.3389/fpls.2016.01339
10. Abir Ben Hassine, Sadok Bouzid, Staneley Lutts. Does habitat of *Atriplex halimus* L. affect plant strategy for osmotic adjustment? // Acta Physiol. Plant. 2010. V. 32. P. 325–331. doi 10.1007/s11738-009-0410-4
11. Bose J., Rodrigo-Moreno A., Lai D., Xie Y., Shen W., Shabala S. Rapid regulation of the plasma membrane H⁺-ATPase activity is essential to salinity tolerance in two halophyte species, *Atriplex lentiformis* and *Chenopodium quinoa* // Ann. Bot. 2015. V. 115. P. 481–94. doi 10.1093/aob/mcu219
12. Flowers T.J., Galal H.K., Bromham L. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants // Funct. Plant Biol. 2010. V. 37. P. 604–612.
13. Adams E., Shin R. Transport, signaling, and homeostasis of potassium and sodium in plants // J. Integr. Plant Biol. 2014. V. 56. P. 231–249. doi 10.1111/jipb.12159
14. Ghannoum O. C₄ photosynthesis and water stress // Ann. Bot. 2009. V. 103. P. 635–644. doi 10.1093/aob/mcn093
15. Ripley B.S., Gilbert M.E., Ibrahim D.G., Osborne C.P. Drought constraints on C₄ photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C₃ and C₄ subspecies of *Alloteropsis semialata* // J. Exp. Bot. 2007. V. 58. P. 1351–1363.
16. Sage R.F., McKown A.D. Is C₄ photosynthesis less phenotypically plastic than C₃ photosynthesis? // J. Exp. Bot. 2006. V. 57. P. 303–317. doi 10.1093/jxb/erj040
17. Le Houérou H.N. The role of saltbushes (*Atriplex* spp.) in arid land rehabilitation in the Mediterranean Basin: a review // Agrofor. Syst. 1992. V. 18. P. 107–148.
18. Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. 1973. V. 39. P. 205–207.
19. Klughammer C., Schreiber U. Measuring P700 absorbance changes in the near infrared spectral region with a dual wavelength pulse modulation system // Photosynthesis: mechanisms and effects / Ed. Garab G. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1998. P. 4357–4360.
20. Bromham L. Macroevolutionary patterns of salt tolerance in angiosperms // Ann. Bot. 2014. V. 115. P. 333–341. doi 10.1093/aob/mcu229
21. Sage R.F. The evolution of C₄ photosynthesis // New Phytologist. 2004. V. 161. P. 341–370.
22. Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C₄ photosynthesis // Int. J. Plant Sci. 2004. V. 164. P. 959–986.
23. Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Щербаков А.В., Федяев В.В., Биктимерова Г.Я., Хафизова Р.Р., Усманов И.Ю. Содержание пролина и флавоноидов в побегах галофитов, произрастающих на территории Южного Урала // Физиология растений. 2015. Т. 62. С. 79–88.
24. Maathuis F.J.M. Sodium in plants: perception, signaling, and regulation of sodium fluxes // J. Exp. Bot. 2014. V. 65. P. 849–858. doi 10.1093/jxb/ert326
25. Shavrukov Y. Salt stress or salt shock: which genes are we studying? // J. Exp. Bot. 2013. V. 64. P. 119–127. doi 10.1093/jxb/ers316
26. Hassine A.B., Ghanem M.E., Bouzid S., Lutts S. An inland and a coastal population of the Mediterranean xero-halophyte species *Atriplex halimus* L. differ in their ability to accumulate proline and glycinebetaine in response to salinity and water stress // J. Exp. Bot. 2008. V. 59. P. 1315–1326.
27. Matoh T., Watanabe J., Takahashi E. Effects of sodium and potassium salts on the growth of a halophyte *Atriplex gmelini* // J. Soil Sci. Plant Nutr. 1986. V. 32. P. 451–459.
28. Mahmood K., Malik K.A. Salt tolerance studies on *Atriplex rhagodioides* F. Muell. // Environ. Exper. Bot. 1987. V. 27. P. 119–125.
29. Ramos J., Lopez M.J., Benloch M. Effect of NaCl and KCl salts on the growth and solute accumulation of the halophyte *Atriplex nummularia* // Plant and Soil. 2004. V. 259. P. 163–168.
30. Marti'nez J.-P., Kinet J.-M., Bajji M., Lutts S. NaCl alleviates polyethylene glycol-induced water stress in the halophyte species *Atriplex halimus* L. // J. Exp. Bot. 2005. V. 56. P. 2421–2431. doi 10.1093/jxb/eri235