

УДК 581.526.52(470.45)

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ГАЛОФИТОВ

О. А. Розенцвет, В. Н. Нестеров, Е. С. Богданова

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: nesvikl@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.06.15 г.

Физиолого-биохимические аспекты экологии галофитов. – Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. – Исследованы физиолого-биохимические особенности эу-, крино- и гликогалофитов, произрастающих в естественных условиях Приэльтона. Установлено, что оводненность тканей, интенсивность процессов ПОЛ, проницаемость мембран определяют дифференциацию растений по стратегии соленакопления. Концентрация пигментов и их соотношение связаны с мезоструктурой листа и зависят от стратегии соленакопления и жизненной формы. Мембранный комплекс связан со структурой клетки и фотосинтетического аппарата. Специфичность транспорта ионов зависит от видовых особенностей растений.

Ключевые слова: галофиты, липиды, мезоструктура, оводненность, проницаемость мембран, накопление Na^+ и K^+ .

Physiological and biochemical aspects of halophyte ecology. – Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., and Bogdanova E. S. – Physiological and biochemical features of euhalophytes, crinohalophytes and glycohalophytes growing in natural conditions in the Elton Lake area were studied. The water content in tissues, lipid peroxidation intensity, and membrane permeability were found to determine the differentiation of plants by their salt accumulation strategy. The concentration of pigments and their ratio are related to the mesostructure of leaves and dependent on the salt accumulation strategy and living form. The membrane complex is connected with the cell structure and photosynthetic apparatus. The specificity of ion transportation depends on specific features of plants.

Key words: halophytes, lipids, mesostructure, hydration, membrane permeability, Na^+ and K^+ accumulation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-434-444

ВВЕДЕНИЕ

Галофитами называют растения засоленных местообитаний, приспособившихся в процессе своего онтогенеза к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию признаков и свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования (Генкель, 1982). Эта высокоспециализированная экологическая группа растений обладает широким диапазоном галотолерантности и представляет природную модель солеустойчивости (Шамсутдинов и др., 2001; Rozentsvet et al., 2014). Хотя галофиты составляют лишь 2% от наземных видов растений, они присутствуют почти в половине семейств высших растений и обладают разнообразными жизненными формами (Glenn et al., 1999).

Механизмы приспособления к высокому содержанию солей в почве реализовались в разных экологических стратегиях (Тайсумов и др., 2014). По признакам, позволяющим растениям переносить засоление, выделяют три группы галофитов: соленакапливающие растения, или эугалофиты, солевывделяющие – криногалофиты, и соленепроницаемые – гликогалофиты (Строганов, 1962). На анатомо-морфологическом уровне галофиты отличаются наличием или отсутствием на листьях солевых желез, типом структуры листьев – ксероморфным, суккулентным или существованием у отдельных видов Кранц-анатомии клеток хлоренхимы (Shinozaki, Yamaguchi-Shinozaki, 1999; Voznesenskaya et al., 2007). Клеточные механизмы приспособительных процессов галофитов связывают со способностью поддерживать оптимальную концентрацию ионов, метаболитов и высокомолекулярных соединений в цитозоле. Исследования в этом направлении установили важность совместимых осмолитов и белков водных каналов (аквапоринов) для поддержания осмотического баланса и транспорта воды в клетках (Kuznetsov, Shevyakova, 2010). При изучении процессов поглощения, транспорта и компартментации избыточных ионов были установлены функции транспортных белков, таких как Na^+/H^+ -антипортеры (Glenn et al., 1999; Shi et al., 2000), Cl^-/H^+ -антипортеры (Isayenkov et al., 2010), H^+ -АТФазы (Kluge et al., 2003; Fuglsang et al., 2011) и других, а также механизмы их регуляции в растительной клетке.

Следует отметить, что функционирование практически всех механизмов устойчивости растений к засолению обнаружено как у устойчивых, так и у неустойчивых видов. Однако полагают, что галофиты используют эти механизмы более эффективно (Dajic, 2006). При исследовании солеустойчивости растений, как правило, используются модельные эксперименты, проводимые в лабораторных условиях (Холодова и др., 2005; Shi et al., 2000; Lu et al., 2003; Sui et al., 2010; Guan et al., 2011). Данные для растений, произрастающих в естественной среде, необходимы для решения не только теоретических, но и прикладных задач в сфере ведения сельского хозяйства на опустыненных и/или антропогенно нарушенных территориях.

Целью нашего исследования было изучить физиолого-биохимические особенности галофитов с разным типом стратегии соленакопления, произрастающих в естественных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования Приэльтоне расположен в Палласовском районе Волгоградской области. Климатические условия района описаны ранее (Розенцвет и др., 2013). Объектами исследования были выбраны растения, дифференцированные по стратегии солеустойчивости: эугалофиты *Salicornia perennans* Willd., *Suaeda linifolia* Pall. и *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. (Chenopodiaceae), криногалофит *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze (Plumbaginaceae) и гликогалофит *Artemisia santonica* L. (Asteraceae).

Растительный материал отбирали в третьей декаде июня 2013 г. в первой половине дня в дельте р. Большая Сморогда в пределах одного биотопа. Для биохимических анализов использовали листья и корни 15 – 20 растений. Из биомассы составляли три независимые биологические пробы (от 0.3 до 4 г сырой массы в зависимости от анализа), при необходимости деферментировали кипящим изопропанолом, хранили в жидком азоте.

Оводненность тканей рассчитывали после определения сырого и сухого веса как отношение содержания воды к сухому весу и выражали в %.

Содержание ионов Na^+ и K^+ в растениях определяли методом ионселективной потенциометрии на приборе мультитест «ИПЛ-513» («Семико», Россия) после су-хого озоления биологического материала (Давитаян, Сампиев, 2012).

Подсчет числа клеток и хлоропластов проводили на высечках из средней час-ти листа, зафиксированных в 70%-ном этаноле по методу (Иванова, Пьянков, 2002).

Содержание пигментов определяли спектрофотометрически в ацетоновом экстракте (90%) при λ , равной 662, 645 и 470 нм. Расчет концентрации хлорофил-лов *a*, *b*, каротиноидов (Кар) и светособирающего комплекса (ССК) производили по методу Н. К. Lichtenthaler (1987).

Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях растений оп-ределяли по содержанию малонового диальдегида (МДА) после реакции с тиobar-битуровой кислотой, используя спектрофотометр «ПЭ-3000 УФ» («ПромЭкоЛаб», Россия) (Нестеров и др., 2014).

Барьерные свойства мембран оценивали по степени выхода электролитов. Высечки из листьев и корней (в количестве 6 – 10 шт.) помещали в пробирки с дистиллированной водой и инкубировали в течение 10 мин, затем кипятили в но-вой порции воды в течение 5 мин. Электропроводность экстрактов измеряли с по-мощью кондуктометра «PWT (HI 98308)» (Hanna Instruments, Германия) и рассчи-тывали по рекомендациям (Холодова и др., 2005).

Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола 1:2 (по объему) и разделяли методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) как описано ранее (Розен-цвет и др., 2013). Количество фосфолипидов (ФЛ) определяли методом, предложен-ным V. E. Vaskovsky, N. A. Latyshev (1975), гликолипидов (ГЛ) и неполярных ли-пидов (НЛ) – денситометрически, с помощью программы «Денскан-04» («Лен-хром», Россия). Хроматограммы анализировали в режиме параболической аппрок-симации по калибровочным кривым, используя моногалактозилдиацилглицерин и гептодекановый спирт («Sigma», Германия) в качестве стандартов.

Количество водорастворимых (ВБ) и мембраносвязанных белков (МБ) опре-деляли по методу О. N. Lowry с соавт. (1951) на спектрофотометре «ПЭ-3000 УФ» («ПромЭкоЛаб», Россия) при $\lambda = 750$ нм.

Жирные кислоты (ЖК) анализировали в виде их метиловых эфиров на газо-жидкостном хроматографе «Хроматэк. Кристалл 5000.1» («Хроматэк», Россия) с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0.25 мм «RESTEK» (США) в изотермическом режиме. Температура колонки 180°C, испа-рителя и детектора 260°C. Скорость тока газа-носителя (гелий) 2 мл/мин.

Результаты представлены в виде средних величин и их стандартных ошибок. Статистическую обработку результатов анализов проводили с использованием про-грамм Statistica 6.0 for Windows, Microsoft Excel 2007 и Statgraphics Centurion XV.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные растения в систематическом плане являются представителями трех семейств, в которых реализованы три стратегии галотолерантности: зу-, кри-но- и гликогалофиты, а также разные жизненные формы – травянистые однолет-

ники (*S. perennans*, *S. linifolia*), травянистые многолетники (*L. gmelinii*) и полукустарнички (*H. strobilaceum* и *A. santonica*). Внешне изученные виды растений различались размерами и формой листьев: крупные (*L. gmelinii*), мелкие (*A. santonica*, *S. linifolia*), сросшиеся со стеблем (*S. perennans*, *H. strobilaceum*). Кроме того, однолетние эугалофиты имели признаки галосуккулентности – мясистые листья и стебли. Содержание воды в тканях надземной части этих растений составляло более 90% от сырой массы (рис. 1). У эугалофита полукустарничка *H. strobilaceum* содержание воды в надземной части было ниже, чем у однолетников, но выше, чем у крино- и гликогалофитов. В корневой части растений наибольшее содержание воды отмечено у *S. perennans* (около 80%), в то время как в других видах этот показатель составлял 40 – 60%.

Содержание Na^+ в надземной части эугалофитов составляло 140 – 190 мг/г сухой массы, у криногалофита – 143 мг/г (табл. 1). У гликогалофита *A. santonica* эта величина была более чем в 6 раз ниже по сравнению с эу- и криногалофитами. В корневой части растений содержание Na^+ было в 3-4 раза ниже, чем в надземной.

Высокое содержание K^+ отмечено только в надземной части *L. gmelinii*. Полученные данные согласуются с экологическими стратегиями видов по отношению к накоплению солей: большее количество Na^+ содержится в эу- и криногалофитах. Преимущественное накопление ионов Na^+ в надземных органах растений и более низкое содержание в корнях по сравнению с надземной массой связано с тем, что ионы из почвы «транзитом» проходят к надземным органам. Эугалофиты накапливают большое количество ионов Na^+ и Cl^- в вакуолях клеток побегов и используют Na^+ в качестве главного осмолита для поддержания тургора и замещения функций K^+ (Yeo, Flowers, 1986). Различия в содержании K^+ и Na^+ даже у одноклеточных по галотолерантности видов свидетельствуют в пользу видоспецифичности транспорта ионов в растениях. Соленепроницаемые галофиты обладают эффективной барьерной функцией корня, что отражается на концентрации поглощенных ионов. У солевывделяющих растений механизм ионной регуляции основан на активном транспорте ионов из палисада и паренхимы в солевывделяющие железы, а также во внеклеточное пространство – подэпидермисный слой.

Анализ мезоструктуры листьев показал, что для эугалофитов однолетников число клеток палисада в пересчете на площадь листа составило 100 – 150 шт., для крино- и гликогалофитов – 665 и 1020 шт. (рис. 2). Максимальное число клеток отмечено у эугалофита многолетника *H. strobilaceum* (1166 шт.). Следовательно, размеры клеток уменьшались в ряду – травянистые однолетники > травянистые

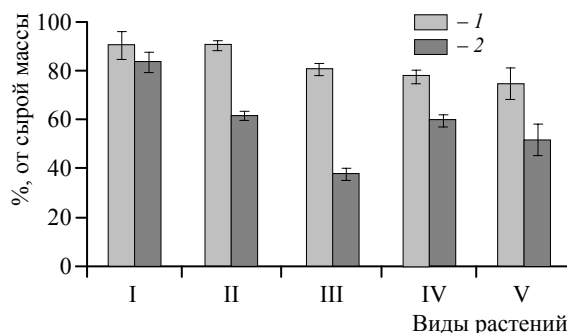


Рис. 1. Содержание воды в галофитах *S. perennans* (I), *S. linifolia* (II), *H. strobilaceum* (III), *L. gmelinii* (IV), *A. santonica* (V): 1 – листья, 2 – корни

многолетники > полукустарнички. Чем крупнее были размеры клетки палисада, тем больше в ней было хлоропластов, поэтому наибольшее их количество было установлено у эугалофитов однолетников – 77 – 98 шт., далее у эугалофита многолетника – 41 шт. и самое низкое у многолетников крино- и гликогалофитов – 31 и 29 шт. соответственно. Таким образом, мезоструктурные характеристики исследованных видов зависели как от стратегии солеустойчивости, так и жизненной формы растений.

Таблица 1

Содержание ионов Na^+ и K^+ в тканях надземной и подземной частей исследованных галофитов, мг/г сухой массы

Параметры	Виды растений				
	<i>S. perennans</i>	<i>S. linifolia</i>	<i>H. strobilaceum</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
Листья					
Na^+	$\frac{144.0-164.0}{154.0 \pm 5.8}$	$\frac{116.0-156.0}{136.0 \pm 11.5}$	$\frac{181.0-201.0}{191.0 \pm 5.8}$	$\frac{138.7-147.3}{143.0 \pm 2.5}$	$\frac{20.0-38.0}{29.0 \pm 5.2}$
K^+	$\frac{1.9-2.1}{2.0 \pm 0.1}$	$\frac{1.7-2.3}{2.0 \pm 0.2}$	$\frac{1.9-2.1}{2.0 \pm 0.1}$	$\frac{339.6-346.4}{343.0 \pm 2.0}$	$\frac{58.0-66.0}{62.0 \pm 2.3}$
Корни					
Na^+	$\frac{45.0-57.0}{51.0 \pm 3.5}$	$\frac{17.0-43.0}{30.0 \pm 7.5}$	$\frac{14.0-50.0}{32.0 \pm 10.4}$	$\frac{28.0-48.0}{38.0 \pm 5.8}$	$\frac{9.0-11.0}{10.0 \pm 0.6}$
K^+	$\frac{93.0-101.0}{97.0 \pm 2.3}$	$\frac{13.0-17.0}{15.0 \pm 1.2}$	$\frac{0.9-1.1}{1.0 \pm 0.1}$	$\frac{3.9-4.1}{4.0 \pm 0.1}$	$\frac{3.7-4.3}{4.0 \pm 0.2}$

Примечание. В числителе – минимальные и максимальные значения, в знаменателе – средние $\pm$ стандартные ошибки.

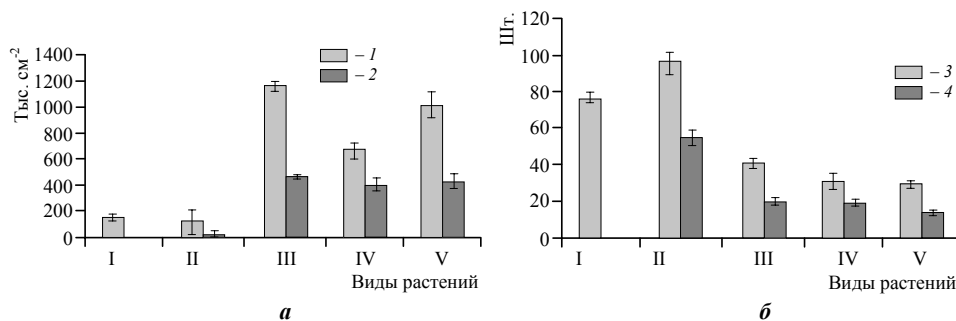


Рис. 2. Мезоструктурные характеристики галофитов *S. perennans* (I), *S. linifolia* (II), *H. strobilaceum* (III), *L. gmelinii* (IV), *A. santonica* (V): а – число клеток палисада (1), губки (2); б – число хлоропластов палисада (3), губки (4)

Одновременно со структурными признаками были исследованы функциональные показатели фотосинтетического аппарата (табл. 2). Оказалось, что содержание Хл *a* и *b*, Кар, а также общее содержание пигментов было существенно выше у крино- и гликогалофитов, т. е. фотосинтетическая активность более мелких клеток с меньшим числом хлоропластов в них оказалась выше, чем крупных кле-

ток с большим числом хлоропластов. Эугалофиты однолетники имели более низкие значения отношения Хл a/b и повышенное значение ССК. Выявленные различия свидетельствуют в пользу различий в организации фотосинтетического аппарата. Следовательно, структурная и функциональная специфичность фотосинтетического аппарата является одним из типов адаптации к засолению. Более высокое содержание Кар, которые, как известно, являются активными антиоксидантами, характерно для крино- и гликогалофитов.

Таблица 2

Содержание пигментов в исследованных галофитах, мг/г сырой массы

Параметры	Виды растений				
	<i>S. perennans</i>	<i>S. linifolia</i>	<i>H. strobilaceum</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
Хл a	<u>0.26–0.30</u>	<u>0.14–0.24</u>	<u>0.22–0.32</u>	<u>0.74–0.80</u>	<u>0.93–0.97</u>
	0.28±0.01	0.19±0.03	0.27±0.03	0.77±0.02	0.95±0.01
Хл b	<u>0.10–0.12</u>	<u>0.07–0.09</u>	<u>0.07–0.11</u>	<u>0.25–0.27</u>	<u>0.32–0.34</u>
	0.11±0.01	0.08±0.01	0.09±0.01	0.26±0.01	0.33±0.01
Кар	<u>0.08–0.10</u>	<u>0.04–0.08</u>	<u>0.07–0.11</u>	<u>0.10–0.30</u>	<u>0.18–0.38</u>
	0.09±0.01	0.06±0.01	0.09±0.01	0.20±0.06	0.28±0.06
Хл a/b	<u>2.0–3.0</u>	<u>2.0–2.8</u>	<u>2.9–3.1</u>	<u>2.5–3.5</u>	<u>2.0–3.8</u>
	2.5±0.3	2.4±0.2	3.0±0.1	3.0±0.2	2.9±0.5
Хл/Кар	<u>4.0–4.6</u>	<u>3.9–5.1</u>	<u>3.7–4.3</u>	<u>4.1–6.1</u>	<u>4.5–4.7</u>
	4.3±0.2	4.5±0.4	4.0±0.3	5.1±0.6	4.6±0.1
ССК	62	65	55	56	57

Примечание. В числителе – минимальные и максимальные значения, в знаменателе – средние ± стандартные ошибки.

Выживание любого растения в условиях избыточного засоления в значительной степени зависит от способности клеток поддерживать ионный гомеостаз. Содержание ионов в цитоплазме определяется как барьерными функциями мембран, так и скоростью выделения ионов в апопласт. Барьерная функция каждой мембраны зависит от ее проницаемости, определяемой ее структурой и работой транспортных систем (Терлецкая, 2009; Luttge, 1993). Состояние клеточных мембран оценивали по степени выхода электролитов, интенсивности процессов ПОЛ и составу структурных компонентов мембран. Данные, приведённые на рис. 3, свидетельствуют о более высоком выходе электролитов в листьях эугалофитов в отличие от крино- и гликогалофитов. Мембраны корней обладают большей проницаемостью по сравнению с листьями. Особенно это заметно в *H. strobilaceum*, в котором выход электролитов из клеток листьев составлял 21%, а из корней – 40%. Напротив, процессы ПОЛ наиболее интенсивно протекали в крино- и гликогалофитах *L. gmelinii* и *A. santonica* (0.085 и 0.065 для листьев и 0.77 и 0.44 мкмоль/г сырой массы для корней соответственно). Отсюда следует, что для эугалофитов, характеризующихся большей оводненностью листьев и корней и большим содержанием ионов Na^+ , степень проницаемости мембран выше, но интенсивность процессов ПОЛ ниже. Ранее нами показано, что для крино- и гликогалофитов процессы ПОЛ играют более существенную роль в сравнении с эугалофитами исходя из большего

количества конечных продуктов окисления (МДА). Однако у этих же типов растений выявлена и большая активность антиокислительной защиты (Нестеров и др., 2014).

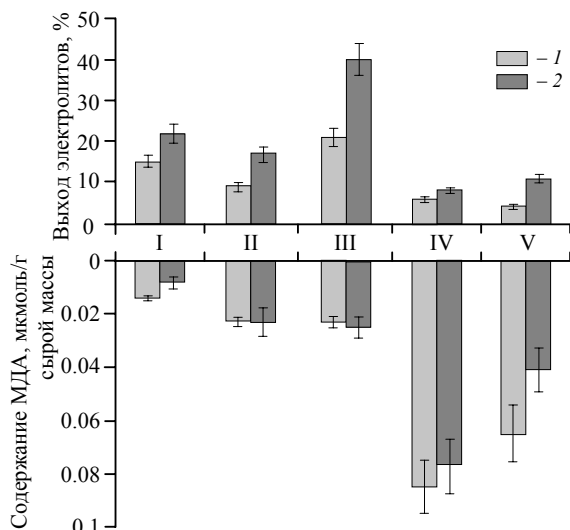


Рис. 3. Степень проницаемости клеточных мембран и содержание МДА в тканях надземной и подземной частей галофитов *S. perennans* (I), *S. linifolia* (II), *H. strobilaceum* (III), *L. gmelinii* (IV), *A. santonica* (V): 1 – листья, 2 – корни

Анализ мембранного комплекса показал, что содержание полярных липидов в листьях, отвечающих за структуру мембран, таких как ГЛ и ФЛ, также было выше у крино- и гликогалофитов (табл. 3). Так, для эугалофитов содержание ГЛ составило 1.9 – 3.4, для криногалофита – 7.4, для гликогалофита – 7.6 мг/г сырой массы. Аналогичным по характеру распределения было содержание ФЛ. Запасных или НЛ в листьях содержалось заметно меньше, чем ГЛ и ФЛ. Наибольшая их концентрация отмечена в листьях *A. santonica*. Количество МБ, так же как и мембранных липидов, связано с размерами клетки: у растений с более мелкими клетками количество МБ было выше. Исходя из

этих данных, можно предположить, что общая поверхность мембран клеток в тканях надземной части крино- и гликогалофитов в сравнении с эугалофитами является более протяженной ввиду большего числа клеток меньшего размера.

Таблица 3

Содержание липидов, белков в листьях и корнях исследованных галофитов, мг/г сырой массы

Параметры	Виды растений				
	<i>S. perennans</i>	<i>H. strobilaceum</i>	<i>S. linifolia</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
1	2	3	4	5	6
Листья					
ГЛ	2.1–2.5 2.3±0.1	3.2–3.6 3.4±0.1	2.3–2.5 2.4±0.1	7.0–7.8 7.4±0.2	7.5–7.7 7.6±0.1
ФЛ	0.7–0.9 0.8±0.1	1.0–1.2 1.1±0.1	0.9–1.1 1.0±0.1	2.3–2.9 2.6±0.2	1.3–2.3 1.8±0.3
НЛ	0.6–0.8 0.7±0.1	1.7–2.5 2.1±0.2	1.1–1.7 1.4±0.2	1.7–1.9 1.8±0.1	5.6–6.4 6.0±0.2
МБ	1.5–2.1 1.8±0.2	2.1–2.7 2.4±0.2	2.2–2.4 2.3±0.1	2.6–3.0 2.8±0.1	9.5–10.9 10.2±0.4
ВБ	2.1–2.9 2.5±0.2	7.6–7.8 7.7±0.1	6.3–6.7 6.5±0.1	11.7–11.9 11.8±0.1	84.1–86.1 85.1±0.6

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6
Корни					
ГЛ	$\frac{0.1-0.1}{0.1 \pm 0}$	$\frac{0.1-0.1}{0.1 \pm 0}$	$\frac{0.1-0.1}{0.1 \pm 0}$	$\frac{0.1-0.4}{0.2 \pm 0.1}$	$\frac{0.1-0.1}{0.1 \pm 0}$
ФГ	$\frac{0.6-0.8}{0.7 \pm 0.1}$	$\frac{0.7-0.9}{0.8 \pm 0.1}$	$\frac{0.8-0.8}{0.8 \pm 0}$	$\frac{0.6-0.8}{0.7 \pm 0.1}$	$\frac{0.8-1.0}{0.9 \pm 0.1}$
НЛ	$\frac{0.9-1.1}{1.0 \pm 0.1}$	$\frac{6.8-7.6}{7.2 \pm 0.2}$	$\frac{2.9-4.9}{3.9 \pm 0.6}$	$\frac{1.0-1.0}{1.0 \pm 0}$	$\frac{1.8-3.0}{2.4 \pm 0.4}$
МБ	$\frac{1.0-1.0}{1.0 \pm 0}$	$\frac{2.6-2.8}{2.7 \pm 0.1}$	$\frac{1.0-1.6}{1.3 \pm 0.2}$	$\frac{17.0-23.0}{20.0 \pm 1.7}$	$\frac{5.9-6.1}{6.0 \pm 0.1}$
ВБ	$\frac{1.5-1.5}{1.5 \pm 0}$	$\frac{5.0-7.0}{6.0 \pm 0.6}$	$\frac{5.0-7.6}{6.3 \pm 0.7}$	$\frac{175.0-185.0}{180.0 \pm 2.9}$	$\frac{52.0-56.0}{54.0 \pm 1.2}$

Примечание. В числителе – минимальные и максимальные значения, в знаменателе – средние $\pm$ стандартные ошибки.

В корневой части, напротив, отмечена более высокая доля НЛ в сравнении с полярными, особенно у *H. strobilaceum* (88.8% от суммы липидов), а также менее значительная концентрация ГЛ в сравнении с ФЛ. В корневой части крино- и гликогалофитов содержание МБ было существенно (в 3 – 10 раз) выше в сравнении с эугалофитами. Такая же картина отмечена и для ВБ, что говорит о более существенной роли этого типа биополимеров в цитоплазме у крино- и гликогалофитов.

Функциональные свойства мембран в значительной степени определяются составом ЖК структурных липидов. Кроме обеспечения целостности мембран оптимальный уровень ненасыщенности ЖК обуславливает включение и диффузное перемещение мембранных компонентов, активность мембранно-связанных ферментов, проницаемость, транспортные свойства (Смирнов, Богдан, 2007). Анализ состава ЖК липидов различных фракций показал, что наибольшая доля ненасыщенных ЖК характерна для мембранных ГЛ, которые являются основными структурными компонентами внутренних мембран хлоропластов (рис. 4). В целом степень ненасыщенности ЖК фракции ГЛ увеличивалась в ряду *S. perennans* < *H. strobilaceum* < *S. linifolia* < *L. gmelinii* < *A. santonica*, т.е. наивысшей была у крино- и гликогалофитов. Однако, если сравнить состав ЖК последних двух видов, то становится ясным, что у *L. gmelinii* ненасыщенность определяется, главным образом, содержанием триеновых ЖК, а у *A. santonica* – содержанием моноеновых ЖК. Степень ненасыщенности ЖК мембранных ФЛ для всех видов растений была одинаковой, однако соотношение кислот отличалось от фракции ГЛ высоким содержанием диеновых ЖК. Фракция НЛ обогащена моноеновыми ЖК, за исключением *S. perennans*, в липидах которого обнаружено достаточно высокое (более 20%) содержание триеновых ЖК. Следовательно, для каждой фракции липидов был характерен свой определенный состав ЖК, который зависел от внутриклеточной локализации и видовых особенностей.

Таким образом, устойчивость исследуемых видов к высокому содержанию солей в почве достигается разными способами адаптации, что отражается и на физиолого-биохимическом состоянии растений, отличающихся по типу солеаккумуляции. Например, высокие уровни ПОЛ компенсируются более высоким содержа-

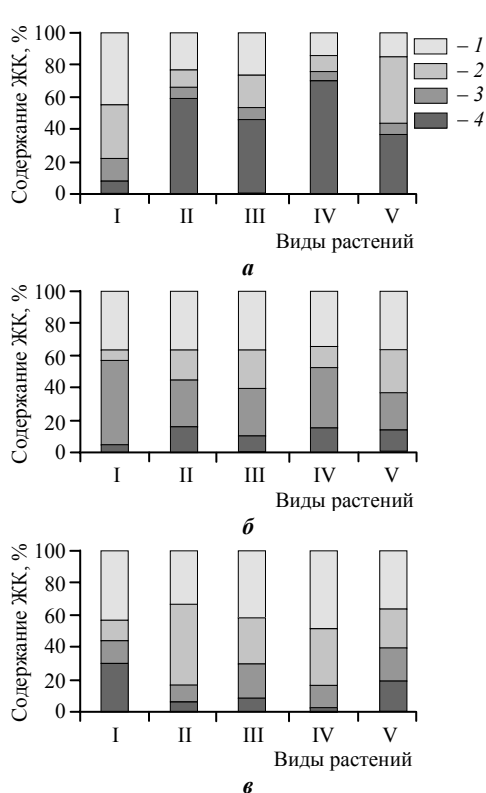


Рис. 4. Основные группы жирных кислот (ЖК) листьев галофитов *S. perennans* (I), *S. linifolia* (II), *H. strobilaceum* (III), *L. gmelinii* (IV), *A. santonica* (V): 1 – насыщенные ЖК, 2 – моноеновые, 3 – диеновые, 4 – триеновые; а – гликолипиды, б – фосфолипиды; в – неполярные липиды

структурой клетки и фотосинтетического аппарата. В то же время специфичность накопления ионов зависела и от видовых особенностей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М. : Наука, 1982. 280 с.
- Давитаваия Н. А., Сампиев А. М. Минеральный состав травы стального полевого // Фундаментальные исследования. 2012. № 6. С. 482 – 484.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 2. С. 17 – 28.
- Нестеров В. Н., Розенцвет О. А., Богданова Е. С. Состав мембран дикорастущих галофитов с различными механизмами регуляции солевого обмена в зависимости от абиотических факторов среды // Биологические мембраны. 2014. Т. 31, № 2. С. 137 – 146.

нием Кар, большее накопление Na^+ в фотосинтезирующих органах сопровождается большей оводненностью тканей, необходимой для минимизации токсического действия ионов, а из-за большего числа мелких клеток становится выше поверхность, через которую идет диффузия CO_2 внутрь клеток, возрастает доля липидного компонента в составе органического вещества, соответственно, эффективнее протекают фотосинтетические процессы.

Если сравнить все исследованные параметры, то становится очевидной следующая закономерность: физиолого-биохимические особенности галофитов связаны, в первую очередь, со стратегией соленакопления – проникновением солей в надземные органы, затем – с жизненной формой растений и, наконец, с индивидуальными особенностями вида. Такие показатели, как оводненность тканей, интенсивность процессов ПОЛ, проницаемость мембран, в большей степени определяли дифференциацию растений по стратегии соленакопления. Концентрация пигментов и их соотношение связаны с мезоструктурой листа и зависели как от стратегии соленакопления, так и жизненной формы. Мембранный комплекс также связан со

- Розенцвиг О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С., Лысенко Т. М. Особенности состава липидов двух видов рода *Suaeda* Scop. в условиях Приэльтонья // Поволж. экол. журн. 2013. № 3. С. 325 – 335.
- Смирнов Л. П., Богдан В. В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях экотермных организмов к абиотическим и биологическим факторам среды. М. : Наука, 2007. С. 3 – 15.
- Строганов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы). М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 336 с.
- Тайсумов М. А., Абдурзакова А. С., Магомадова Р. С., Астамирова М. А.-М. Классификация галофитов Терско-Кумской низменности по анатомо-физиологическим признакам // Вестн. АН ЧР. 2014. № 1 (22). С. 35 – 46.
- Терлецкая Н. В. Проницаемость клеточных мембран как показатель устойчивости растений к абиотическим стрессам // Изв. НАН Республики Казахстан. Сер. биологическая. 2009. № 2. С. 60 – 64.
- Шамсутдинов З. Ш., Савченко И. В., Шамсутдинов Н. З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М. : Эдель-М, 2001. 399 с.
- Холодова В. П., Волков К. С., Кузнецов В. В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их применения в целях фитомедиации // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 6. С. 848 – 858.
- Dajic Z. Salt stress // Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plant / eds. K. V. Madhava Rao, A. S. Raghavendra, K. Janardhan Reddy. Dordrecht : Springer, 2006. P. 41 – 101.
- Fuglsang A. T., Paetz-Valencia J., Gaxiola R. A. Plant proton pumps : Regulatory circuits involving H⁺-ATPase and H⁺-PPase // Transporters and Pumps in Plant Signaling / eds. M. Geisler, K. Venema. Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2011. P. 39 – 64.
- Glenn E. P., Brown J. J., Blumwald E. Salt tolerance and crop potential of halophytes // Critical Reviews in Plant Sciences. 1999. Vol. 18, iss. 2. P. 227 – 255.
- Guan B., Yu J., Wang X., Fu Y., Kan X., Lin Q., Han G., Lu Z. Physiological responses of halophyte *Suaeda salsa* to water table and salt stresses in coastal wetland of Yellow River delta // Clea, Soil, Air, Water. 2011. Vol. 39, № 12. P. 1029 – 1035.
- Isayenkov S. V., Isner J. C., Maathuis F. J. M. Vacuolar ion channels : roles in plant nutrition and signalling // FEBS Letters. 2010. Vol. 584, iss. 10. P. 1982 – 1988.
- Kluge C., Lahr J., Hanitzsch M., Bolte S., Gollmack D., Dietz K. J. New insight into the structure and regulation of the plant vacuolar H⁺-ATPase // J. Bioenergetics Biomembranes. 2003. Vol. 35, № 4. P. 377 – 388.
- Kuznetsov V. I., Shevyakova N. I. Polyamines and Plant Adaptation to Saline Environments // Desert Plants / ed. K. G. Ramawat. Heidelberg ; Dordrecht ; London ; New York : Springer-Verlag, 2010. P. 261 – 298.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophyll and carotenoids : pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 331 – 382.
- Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biological Chemistry. 1951. Vol. 193, № 1. P. 265 – 275.
- Lu C. M., Qiu N. W., Wang B. S., Zhang J. H. Salinity treatment shows no effects on photosystem II photochemistry, but increases the resistance of photosystem II to heat stress in halophyte *Suaeda salsa* // J. Experimental Botany. 2003. Vol. 54, № 383. P. 851 – 860.
- Luttge U. Plant cell membranes and salinity : structural, biochemical and biophysical changes // Revista Brasileira Fisiologia Vegetal. 1993. Vol. 5, № 2. P. 217 – 224.
- 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. Vol. 105. P. 37 – 42.

Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Molecular Responses to Cold, Drought, Heat and Salt Stress in Higher Plants. Austin, Texas : RG Landes, 1999. 169 p.

Shi H., Ishitani M., Kim C., Zhu J.-K. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene *SOS1* encodes a putative Na^+/H^+ -antiporter // *Proc. of the National Academy of Sciences of the USA*. 2000. Vol. 97, № 12. P. 6896 – 6901.

Sui N., Li M., Li K., Song J., Wang B.-S. Increase in unsaturated fatty acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhances protection of photosystem II under high salinity // *Photosynthetica*. 2010. Vol. 48, № 4. P. 623 – 629.

Vaskovsky V. E., Latyshev N. A. Modified jungnickel's reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin-layer chromatograms // *J. Chromatography*. 1975. Vol. 115, № 1. P. 246 – 249.

Voznesenskaya E. V., Chuong S. D. X., Koteyeva N. K., Franceschi V. R., Freitag H., Edwards G. E. Structural, biochemical, and physiological characterization of C4 photosynthesis in species having two vastly different types of Kranz anatomy in genus *Suaeda* (Chenopodiaceae) // *Plant Biology*. 2007. Vol. 9, № 6. P. 745 – 757.

Yeo A. R., Flowers T. J. Ion transport in *Suaeda maritima*: its relation to growth and implications for the pathway of radial transport of ions across the root // *J. Experimental Botany*. 1986. Vol. 37, № 2. P. 143 – 159.