

КОНЦЕПЦИЯ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ ГАЛОФИТОВ К ЗАСОЛЕННОЙ ПОЧВЕ НА ПРИМЕРЕ РАСТЕНИЙ ПРИЭЛЬТОНЬЯ

В.Н. Нестеров

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Тольятти, Россия

Эл. почта: nesvik1@mail.ru

Статья поступила в редакцию 26.03.2024; принята к печати 07.06.2024

В статье обобщены результаты многолетних полевых исследований 22 видов галофитных растений Приэльтона, относящихся к 4 семействам и 14 родам. Растения были классифицированы по экологической (соленакпливающие эугалофиты, солевывделяющие криногалофиты, солейсключающие гликогалофиты) и генетической (С3-тип и С4-тип фотосинтеза) системах. Показаны условия абиотической среды (уровень засоления и влажности почвы), при которой произрастали различные группы галофитных растений. Проведен анализ физиолого-биохимического состояния растений по водному обмену, фотосинтетической функции, редокс-метаболизму, особенностям строения фотосинтетических тканей, клеток и их мембран. На основе полученных результатов и их обобщения, анализа литературных данных предложена концепция физиолого-биохимической адаптации галофитов к засоленной почве. Сделано заключение, что с произрастанием на засоленных почвах тесно связаны характерные черты метаболизма. Поэтому в зависимости от степени засоленности грунтов вклад каждой группы галофитов в общую структуру видов в экосистеме меняется. Ключом, позволяющим отдельным видам приспосабливаться к существующим условиям среды, являются специфические особенности метаболизма (или стратегии), тесно связанные со строением тканей, органов, клеток и мембран.

Ключевые слова: NaCl, галофиты, адаптация, стратегии солеустойчивости.

A CONCEPT OF PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL ADAPTATION OF HALOPHYTES TO SALINE SOILS EXEMPLIFIED WITH THE LAKE ELTON VICINITY

V.N. Nesterov

Institute of Volga Basin Ecology, the Russian Academy of Sciences, Togliattiu, Russia

Email: nesvik1@mail.ru

The present paper summarized the results of long-term field studies of halophilic plants in the lake Elton vicinity. The plants are referred to 22 species and 14 genera. They are classified according to their ecological (salt-accumulating euhalophytes, salt-extruding crinohalophytes, and salt-excluding glycohalophytes) and genetic (C3 or C4 type of photosynthesis) attribution. These different plant groups were associated with different soil salinity and humidity conditions. The physiological and biochemical conditions of the plants were characterized by selected parameters of their water metabolism, photosynthetic functions, redox-conditions and features of photosynthetic tissue, cell and membrane structures. The original and published data were analyzed to suggest a concept of the physiological and biochemical adaptations of halophytes to saline soils. Because metabolic features specific for each group of halophytes are associated with the ability to dwell on saline soils, the contribution of each group to the species composition of an ecosystem changes with changes in the degree of soil salinity. Of the key significance for a defined species adaptability to a current environment are the features of its metabolism (strategy), which are tightly associated with plant tissue, organ, cell, and membrane structure.

Keywords: NaCl, halophytes, adaptation, salt-resistance strategies.

Введение

Расширение площади засоленных почв на планете связано с глобальным изменением климата, распротранением орошения и ростом населения, что создает угрозы для здоровья человека, экосистем и на-

циональных экономик [23, 29, 36]. Засоленные почвы на территории России составляют порядка 53,9 млн га (3,3% почвенного покрова страны или 5,0% площади равнинных территорий), в Европейской части России – около 23,3 млн га [21]. В южных регионах

они достигают 30–40% от площади с/хозяйственных угодий [24]. Накопление солей в почве является одним из основных экологических факторов, лимитирующих рост и продуктивность растений [27]. Однако на сильно засоленных почвах на протяжении всего жизненного цикла способны выживать экологически специализированные растения – галофиты [1, 3, 5, 8, 37]. В ходе эволюции у таких растений выработались особые механизмы солеустойчивости, которые реализуются как на уровне целого растения и растительной ткани, так и на клеточно-молекулярном уровне [15]. Повышенное засоление среды стимулирует рост и развитие облигатных галофитов [4]. Факультативные галофиты способны переносить высокое содержание соли в почве, но лучше развиваются при ее низком содержании. Как правило, их корневая система отличается соленепроницаемостью.

Известно, что видовое распределение галофитов соответствует убыванию степени засоленности [19], а структурные особенности (например, степень развития аэренхимы, эндодермы, наличие трихом и пр.) галофитов определяют их экологию в сообществе [28].

Высокая семенная продуктивность, способность произрастать на условно непригодных для культурных растений землях, применение в искусственных экосистемах, использование в качестве масличных и кормовых растений определяют потенциальную возможность практического использования галофитов [20, 23, 25, 30, 31]. С другой стороны, многие виды галофитов являются малоизученными с точки зрения фиторемедиации [34, 35]. Фундаментальные исследования адаптаций галофитных растений к экстремальным факторам окружающей среды (сильно засоленные почвы, засуха) на различных уровнях организации и с применением современных методов анализа позволят выяснить малоизученные, но необходимые для жизни и развития растений биологические механизмы. Более широкое изучение экологии галофитов может помочь в решении экологических проблем, связанных с целевым использованием растений.

Целью работы было исследовать закономерности физиолого-биохимической адаптации галофитов к засоленным почвам на примере растений Приэльтонья. Задачами исследования были анализ экофизиологических особенностей галофитов, произрастающих по градиенту засоления почвы, выявление возможных адаптаций, обобщение полученных результатов в виде концепции физиолого-биохимической адаптации галофитов.

Материалы и методы

Исследования наземных галофитов флоры бассейна оз. Эльтон проводили в период с 2010 по 2020 год. На различные виды анализов было отобрано более 2000 проб растений и 150 проб почвы.

Характеристика района исследований. Эльтон – самое крупное самосадочное соленое озеро Европы, расположенное примерно в 170 км к северо-востоку от г. Волгоград (Волгоградская область, Россия), реликт морских условий, когда-то существовавших на Прикаспийской низменности [12]. Характерной чертой Приэльтонья является высокая степень засушливости с резким дефицитом осадков. Температурный режим отличается амплитудой экстремальных температур (более 70 °С) [9]: абсолютный минимум отмечен в январе (–31 °С), абсолютный максимум – в августе (+41 °С). Среднегодовое количество осадков – 280–300 мм, а испарение достигает 850 мм, что в 2 и более раз больше, чем выпадает с осадками. Растительный покров Приэльтонья характеризуется распространением галофитных сообществ, отличающихся высоким разнообразием. Район Приэльтонья располагается в подзоне светло-каштановых почв. Механический состав почв чаще всего суглинистый, супесчаный и песчаный. Почвенный покров комплексный, с широким распространением солонцов и солончаков из-за близости залегания грунтовых вод и засоленности материнских пород [11]. Зональным типом растительности данной территории являются полынно-типчачково-ковыльные (опустыненные) степи, относящиеся к Ергенинско-Заволжской подпровинции Заволжско-Казахстанской степной провинции Евразийской степной области [11, 16].

Объекты исследований: 22 вида галофитов – № 1 *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., № 2 *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., № 3 *Salicornia perennans* Willd., № 4 *Climacoptera crassa* (M. Bieb.) Botsch., № 5 *Anabasis aphylla* L., № 6 *Ceratocarpus arenarius* L., № 7 *Suaeda acuminata* (C.A. Mey.) Moq., № 8 *Suaeda linifolia* Pall., № 9 *Suaeda salsa* (L.) Pall., № 10 *Suaeda physophora* Pall., № 11 *Halimione verrucifera* (M. Bieb.) Aellen, № 12 *Atriplex cana* C.A. Mey., № 13 *Bassia prostrata* (L.) Beck, № 14 *Sedobassia sedoides* (Pall.) Freitag & G. Kadereit, № 15 *Limonium caspium* (Willd.) Gams, № 16 *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, № 17 *Tamarix ramosissima* Ledeb., № 18 *Artemisia santonica* L., № 19 *Artemisia lercheana* Weber ex Stechm., № 20 *Artemisia pauciflora* Weber, № 21 *Artemisia dracunculus* L., № 22 *Artemisia taurica* Willd.

Отбор проб. Галофиты Приэльтонья собирали в дельте рек Чернавка (№ 4-1, 49°12' с.ш., 44°40' в.д.), Ланцуг (№ 4-2, 49°12' с.ш., 46°38' в.д.), Хара (№ 4-3, 49°12' с.ш., 46°39' в.д.), Солянка (№ 4-4, 49°10' с.ш., 46°35' в.д.) и Большая Сморогда (№ 4-5, 49°07' с.ш., 46°50' в.д.) на экспериментальных площадках (20 × 20 м) на которых произрастали исследуемые виды.

Для биохимических анализов использовали листья из 15–20 растений одного вида. Среднюю часть листьев или побегов (в случае с *Salicornia perennans* и др.) одного вида, собранных с одной площадки, измельчали,

из объединенной биомассы составляли три биологических пробы (2–4 г сырой массы) и использовали непосредственно для анализов или замораживали в жидком азоте (–196 °С). Одновременно отбирали пробы почвы на глубине 10–20 см для определения кислотности, влажности и минерального остатка почвы [2].

Анализы

Оводненность тканей рассчитывали после определения сырого и сухого веса как процентное отношение содержания воды к сырому весу.

Содержание ионов определяли в сухом материале после минерализации проб с применением атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе МГА-915 («Люмэкс», Россия).

Барьерные свойства мембран оценивали по степени выхода (утечки) электролитов [22].

Содержание пигментов определяли в ацетоновой вытяжке (90%) на спектрофотометре ПромЭкоЛаб ПЭ-3000 УФ («ПромЭкоЛаб», Россия) при $\lambda = 662, 645$ и 470 нм [32].

Активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли по рекомендациям [26].

Продукты перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях растений оценивали спектрофотометрически по содержанию малонового диальдегида (МДА) после реакции с тиобарбитуровой кислотой [10].

Для анализа белков использовали метод Лоури [33].

Для анализа мезоструктуры листа и подсчета числа устьиц листья растений фиксировали в 3%-м глутаровом альдегиде на фосфатном буфере. Подсчет количества хлоропластов в клетках мезофилла проводили на давленных препаратах в 30 клетках мацерата листьев, приготовленного в 1 N HCl [7]. Подсчет числа клеток в единице площади листа проводили в камере Горяева, диски листьев мацерировали в 20%-м КОН при кратковременном кипячении. Для тканей мезофилла листьев анализировали не менее 30 проекций клеток. Все измерения проводили с помощью специализированного комплекса для анализа мезоструктуры листьев Simagis Mesoplant («СИАМС», Россия).

Интенсивность фотосинтеза оценивали по скорости поглощения/выделения CO_2 листьев галофитов в полевых условиях в первой половине дня, используя портативный инфракрасный газоанализатор LCPPro+ («ADC BioScientific Ltd», Великобритания). Скорость газообмена CO_2 в расчете на 1 м^2 листовой поверхности определяли с помощью программы газоанализатора, с учетом того, что площадь листовой камеры, куда помещается лист, составляет $6,25 \text{ см}^2$. Интенсивность падающего светового потока в области ФАР определяли с помощью датчика интенсивности света, находящегося непосредственно на листовой камере прищепки газоанализатора и далее по показаниям на шкале прибора.

Экстракцию, разделение и идентификацию липидов проводили, как описано ранее [14].

Статистика. Анализ каждого компонента проводили трижды в каждой биологической пробе. На рисунках и в таблицах результаты представлены в виде средних значений параметра для группы растений. Дополнительно были проведены дисперсионный (ANOVA), корреляционный анализы. При статистической обработке результатов применялись программы Past 3, Statistica 8.0 for Windows, Microsoft Excel 2003.

Результаты

В данной работе проведено комплексное исследование экофизиологии надземных органов галофитов Приэльтонья, классифицированных двумя способами [4–6]: 1) экологическая классификация – включала в себя выделение групп видов растений по стратегии солеустойчивости/соленакопления; 2) генетическая классификация – по типу фотосинтеза (С3- и С4-растения) (рис. 1). Внутри каждой группы растения разделяются по жизненной форме.

Так, ЭуГ произрастали на наиболее засоленных почвах в сравнении с КрГ и ГлГ. Вместе с тем, например, *S. perennans* встречался только на сильно увлажненных почвах (до 3% сухой массы почвы, с.м.п.), а *H. strobilaceum* мог произрастать как на увлажненных почвах, так и на засушливых (4% с.м.п.) и при более высоком уровне засоления (80 мг/г с.м.п.) (табл. 1). КрГ, в основном, встречались на почвах с засолением от 1% с.м.п., а диапазон увлажнения был уже, чем у ЭуГ. ГлГ произрастали в условиях засоления почв не более 2% с.м.п. При этом верхняя граница почвенной влаги была ниже, чем у ЭуГ и КрГ.

В то же время виды с С4-типом фотосинтеза, в целом, произрастали на менее засоленных (в 3,8 раза) и увлажненных (в 1,5 раза) почвах, чем с С3-типом ($p = 0,09$) (рис. 2).

Оценка аккумулирующей способности растений показала, что содержание Na^+ в листьях ЭуГ в среднем было в 3 раза выше, чем у КрГ и ГлГ (120 и 36 мг/г воздушно-сухой массы, соответственно) ($p = 0,001$) (рис. 3).

Различия по типу фотосинтеза выявлены не были. Следовательно, реальная накопительная способность растений по отношению к ионам Na^+ в целом соответствовала стратегиям солеустойчивости/соленакопления.

Установлено, что оводненность листьев галофитов увеличивалась вместе с градиентом засоленности почвы (табл. 2). Однако между С3- и С4- растениями различий выявлено не было. Растения ЭуГ и КрГ обладали большим числом устьиц в сравнении с ГлГ, а С4-тип листа отличался минимальными значениями числа устьиц. При этом максимальные скорости CO_2 газообмена были у групп ГлГ и С4-растений. Последние отличались и большим – в 1,2 раза отношением

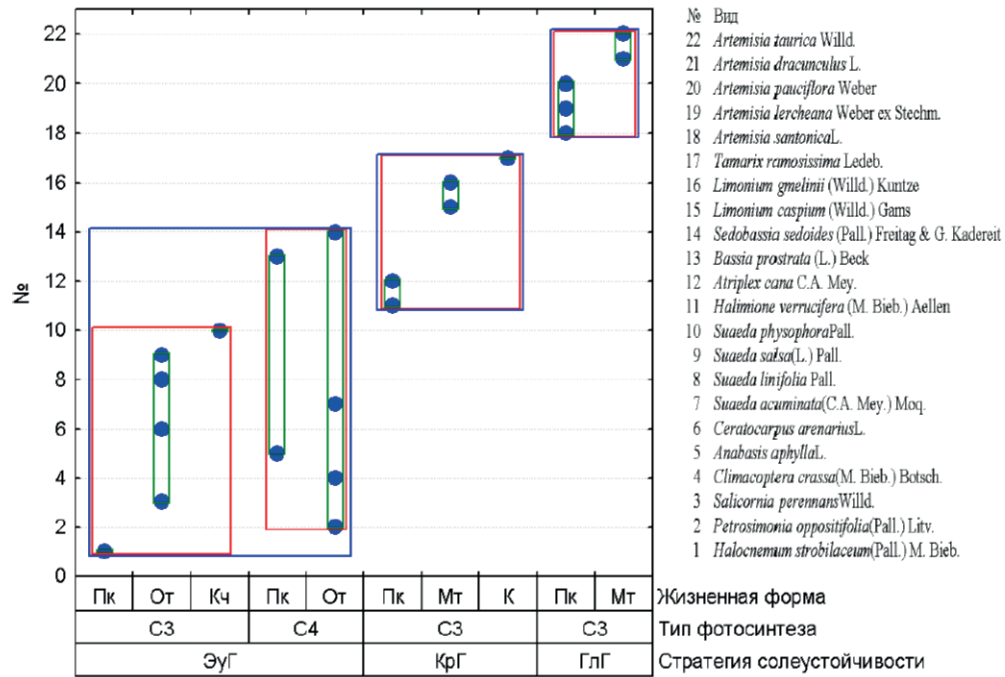


Рис. 1. Классификация исследованных видов галофитов из бассейна оз. Эльтон. ЭуГ – соленакапливающие растения или эугалофиты, КрГ – солевыделяющие растения или криногалофиты, ГлГ – соленапроницаемые растения или гликогалофиты; С3 – С3-тип фотосинтеза, С4 – С4-тип фотосинтеза; От – однолетняя трава, Мт – многолетник травянистый, Пк – полукустарничек, К – кустарник

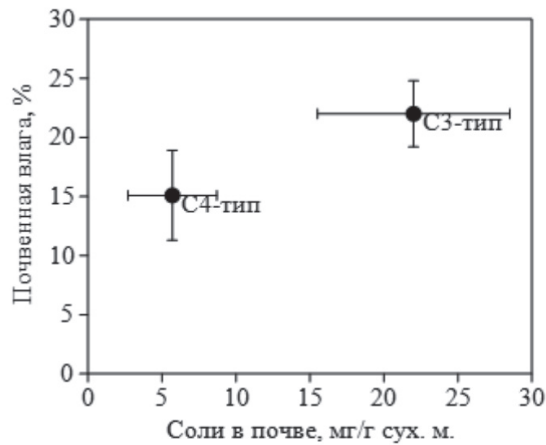


Рис. 2. Уровень засоления и влажности почвы в местах произрастания С3- и С4-видов галофитов

Табл. 1

Некоторые физико-химические характеристики почвы в прикорневой зоне галофитов (только С3-тип фотосинтеза), отличающихся по стратегии соленакопления

Группа галофитов	Содержание солей в почве, мг/г сух. м. почвы	Влага в почве, %	pH
Эугалофиты	7–80*	4–38	7,9–9,7
Криногалофиты	6–33	8–29	7,6–9,9
Гликогалофиты	4–16	13–27	8,2–9,4

* **Примечание:** показаны диапазоны от минимальных до максимальных значений.

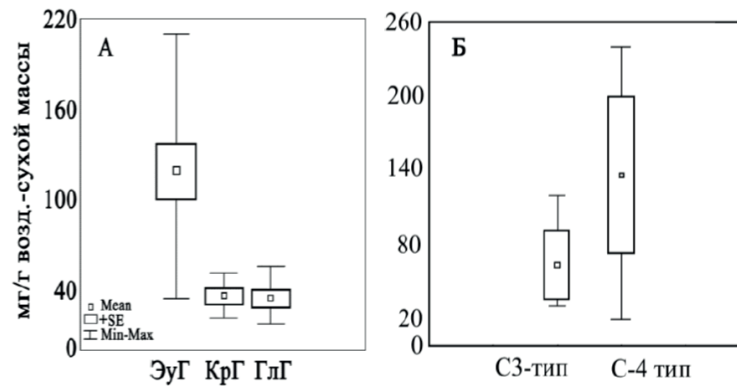


Рис. 3. Содержание Na⁺ в листьях галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости (А) и типу фотосинтеза (Б)

Табл. 2

Некоторые из основных физиолого-биохимических характеристик листьев галофитов Приэльтонья (усредненные данные)

	Характеристика листовой массы	ЭуГ		КрГ	ГлГ
		С3-тип	С4-тип	С3-тип	С3-тип
	Водорастворимые белки, мг/г сухой массы	4,4 ^c	10,2 ^b	12,5 ^b	18,3 ^a
А	Оводненность, % от сырой массы	80 ^a	81 ^a	67 ^b	56 ^c
	Число устьиц, тыс. / см ² листа	6,9 ^b	3,2 ^d	8,6 ^a	4,9 ^c
Б	Скорость газообмена, мкм СО ₂ / (м ² ·с)	13,5 ^b	20,2 ^a	9,1 ^b	17,7 ^a
	Хлорофиллы <i>a/b</i> , отн. ед.	2,5 ^b	3,0 ^a	2,4 ^b	2,6 ^b
В	МДА, мкМ/г сыр. м.	0,055 ^c	0,042 ^d	0,091 ^b	0,250 ^a
	Активность СОД, ед./г сыр. м.	28 ^c	23 ^d	37 ^b	88 ^a
Г	Проницаемость мембран, % от выхода электролитов	7 ^b	13 ^a	5 ^{bc}	3 ^c
	Мембранные белки, мг/г сухой массы	14,1 ^c	19,1 ^b	12,0 ^c	25,6 ^a
	Суммарные липиды, мг/г сухой массы	42,2 ^c	34,3 ^d	62,9 ^b	93,9 ^a
	Мембранные липиды/стерины, отн. ед.	16 ^b	11 ^c	18 ^b	29 ^a
	Фосфолипиды, мг/г сухой массы	9 ^b	17 ^a	13 ^b	12 ^b
	ЖК С18:1/С18:3, отн. ед.	0,41 ^b	0,62 ^a	0,30 ^c	0,22 ^d

Примечание. А – водный обмен; Б – фотосинтетические функции; В – редокс-метаболизм; Г – состояние мембран. Одинаковыми буквами в каждой строке обозначены средние величины, между которыми нет значимых различий.

Хл *a/b* в сравнении с С3-растениями. Анализ редокс-метаболизма показал, что истинные галофиты с С3-типом фотосинтеза имеют в два и более раз низкие уровни ПОЛ в сравнении с ГлГ, а С4-ЭуГ – меньше подвержены окислительному стрессу, чем С3-ЭуГ. При этом активность СОД, одного из основных антиокислительных ферментов в клетке, коррелировала с уровнем ПОЛ ($R = 0,95, p < 0,05$). Анализ состояния мембран показал, что их проницаемость у истинных галофитов (ЭуГ и КрГ) выше, чем у факультативных галофитов (ГлГ), а у С4-растений – выше, чем у С3. Мембраны ГлГ и С4-растений были больше обогащены белками. Однако клеточные мембраны истинных галофитов содержали больше стерина, чем у факультативных ГлГ, а С4-растения в этом отношении пре-

восходили С3. Содержание фосфолипидов возрастало в ряду: С3-растения–С4-растения. Закономерности в распределении основных ненасыщенных жирных кислот (ЖК) – С18:1, С18:2, С18:3 были также найдены между ранжированными группами растений. Например, отношение С18:1/С18:3 возрастало при «продвижении» растений по градиенту засоления, а также в ряду С3–С4 растения.

Выявленные физиолого-биохимические различия между галофитами показывают не только метаболические особенности разных групп галофитов, но и связаны, в том числе, со структурой листа.

Так, число клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа была минимальной у С3-ЭуГ (табл. 3). С4-ЭуГ дополнительно обладали клетками обкладки.

Основные мезоструктурные характеристики листьев галофитов Приэльтона (усредненные данные)

Характеристика мезоструктуры листьев	ЭуГ		КрГ	ГлГ
	С3-тип	С4-тип	С3-тип	С3-тип
Число клеток мезофилла, тыс. шт./см ² листа	250 ^c	645 ^b	1100 ^a	1250 ^a
Число клеток обкладки, тыс. шт./см ² листа	–	252	–	–
Объем клеток мезофилла, тыс. мкм ³	151 ^a	8 ^b	8 ^b	13 ^b
Объем клеток обкладки, тыс. мкм ³	–	18	–	–
Число хлоропластов в клетках палисада, шт./кл.	110 ^a	15 ^c	22 ^b	23 ^b
Объем хлоропластов в клетках палисада, мкм ³	54 ^a	28 ^b	20 ^c	28 ^b
Число хлоропластов в клетках обкладки, шт./кл.	–	28 ± 3	–	–
Объем хлоропластов в клетках обкладки, мкм ³	–	34 ± 3	–	–

Напротив, объем клеток мезофилла был максимальным у С3-ЭуГ. Соответственно, в таких клетках обнаружено большее число хлоропластов и к тому же большего объема в сравнении с другими группами галофитов. Бóльшее число клеток меньшего объема обладают большей суммарной поверхностью, чем крупные клетки, такого же суммарного объема. Поэтому у групп ГлГ и КрГ было выявлено большее количество суммарных липидов, чем у ЭуГ, а у С4 ЭуГ было выявлено большее содержание ФЛ, составляющих основу непластидных мембран клетки, в сравнении с С3 ЭуГ.

Таким образом, сочетанное действие засоления и влажности почвы отражается на состоянии фотосинтетических органов растений в виде изменения их структурно-функциональных характеристик.

Обсуждение результатов

В общем случае галофиты можно разделить на облигатные и факультативные [4]. Первая группа в эволюционном аспекте пошла по пути специализации, которая включает достаточно большое разнообразие механизмов адаптации (компарментализация, изоляция, выделение избытка ионов Na⁺ и/или Cl⁻, ограничение поглощения) и принципов их регуляции [3, 5, 18, 37]. Такие адаптации, как гипертрофированные клетки, вакуоли, наличие эффективно работающей системы антипортеров, специальных тканей, солевых железок и пузырьков, несомненно требуют от растений как энергетических, так и структурных затрат, но вместе с тем позволяют произрастать на сильно засоленных почвах и эффективно использовать их влагу и элементы минерального питания (и, в то же время, обогащать их органическим веществом при отмирании растений) [23, 27]. Вторая группа пошла по пути экологической пластичности, основной стратегией которой в плане солеустойчивости является ограничение поступления ионов через корни, относительно

быстрое прорастание семян. Положительный аспект этого явления состоит в способности произрастать на почвах с более широким диапазоном засоления (но не с экстремальным засолением) и в хорошей приспособленности к засушливым условиям и конкурентоспособности [13, 17]. Соответственно, в зависимости от засоленности субстрата меняется вклад каждой группы галофитов в общую структуру видов в экосистеме [5, 13, 15, 19].

Анализ полученных данных приводит к заключению о модуляции фотосинтетического аппарата на уровне мезоструктуры и ультраструктуры листа у галофитов при их «продвижении» по градиенту засоления почвы. В целом повышенное содержание солей в почве и в листьях приводит к гипертрофии клеток у ЭуГ и к большему количеству и размерам хлоропластов в них. При этом число хлоропластов в клетках палисадной ткани в расчете на единицу площади листа во всех группах галофитных растений (С3-тип) было одинаковым. Это свидетельствует о том, что различия в интенсивности фотосинтеза у отдельных групп галофитных растений связаны с активностью хлоропластов, а не с их количеством, а также с суммарной ассимиляционной поверхностью клеток листа. Установлено, что в условиях сильного засоления (более 2% от воздушно-сухой массы) почвы и обеспеченности ее влагой С3-тип фотосинтеза является более конкурентоспособным для большинства растений-галофитов, чем С4-тип. Поэтому на береговой линии оз. Эльтон по всему градиенту засоления почв, особенно в местах с высокой степенью засоленности и увлажнения почвы, галофитные сообщества представлены в основном видами с С3-типом фотосинтеза (рис. 1).

Липидный компонент фотосинтетических органов является не менее значимым при адаптации растений к засолению среды по сравнению с белковым (табл. 2). Так, биохимические различия видов с разным типом фотосинтеза определяются, в частности, особенностями

ми мезоструктуры листа. Однако это свидетельствует и о различных биохимических механизмах, связанных с генетической архитектурой растений, проявляющихся с одной стороны в более активном накоплении в клетках листьев отдельных компонентов, например, фосфолипидов, стероидов, ЖК С18:1 и пр.

Клеточные мембраны у истинных галофитов оказались более стабильными и в меньшей степени подвер-

женными окислительным процессам, чем у факультативных галофитов. В частности, для ГлГ процессы ПОЛ имеют большее значение. Однако у этой же группы растений выявлена и большая активность антиокислительной защиты. Кроме того, в полевых условиях показано, что структура листа растений с С4-типом фотосинтеза генерирует меньший уровень АФК в сравнении с С3-растениями.

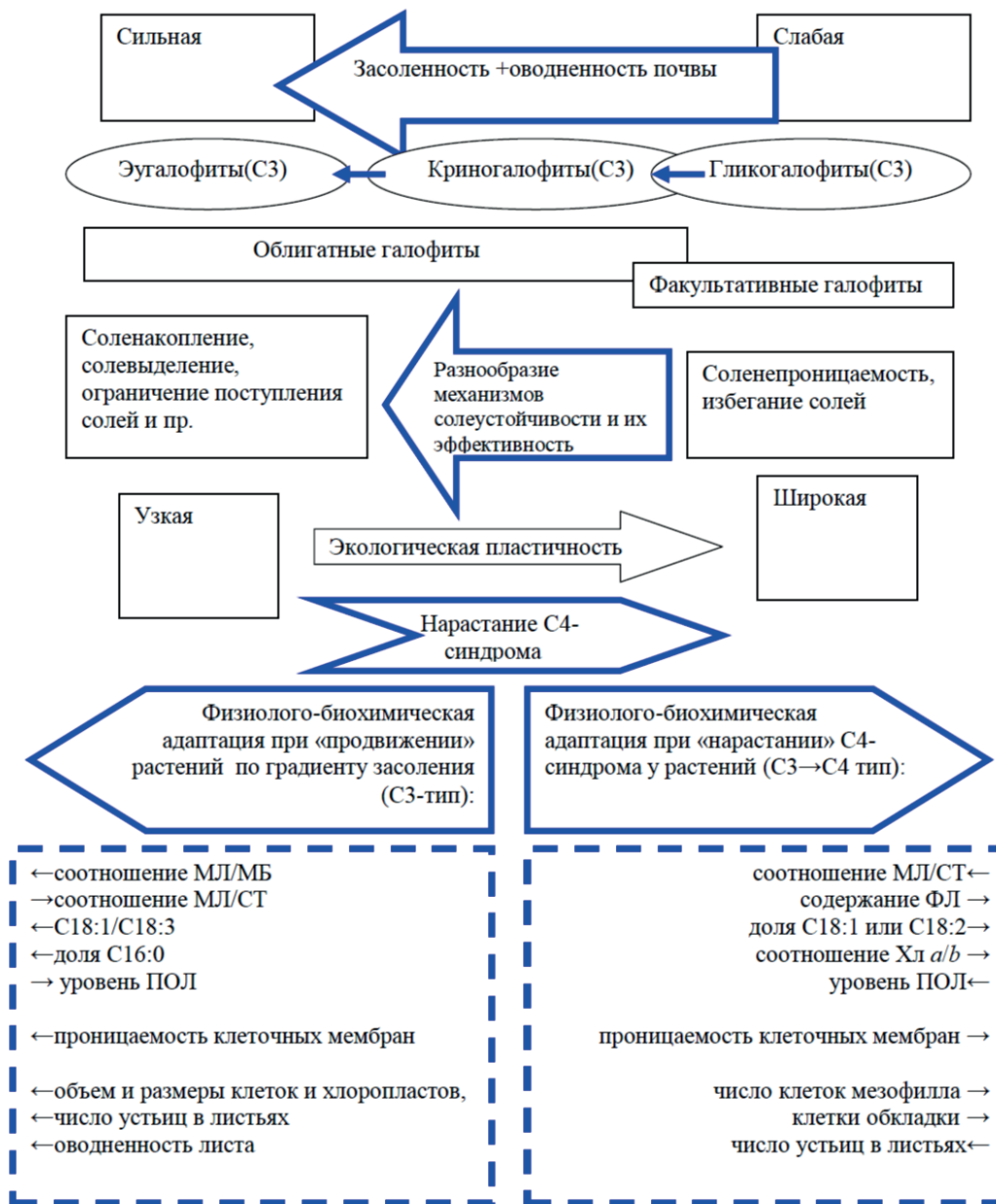


Рис. 4. Схема экологических особенностей галофитов озера Эльтон, в основе которых лежит адаптационная способность видов переносить засоленность субстрата. Для построения схемы использованы как данные, полученные автором (нижняя часть схемы), так и сведения, представленные в литературных источниках (верхняя часть схемы) [5, 13, 19, 23, 28]. Знаками «←» и «→» отмечены направления увеличения содержания, количества, функции, объемов и других характеристик листьев

Заключение

Общие закономерности экологии галофитов оз. Эльтон представлены на схеме (рис. 4).

Можно сделать вывод, что галофиты являются однородной группой растений, но имеют характерные черты метаболизма, тесно связанные с произрастанием на засоленных почвах. Соответственно, в зависимости от засоленности грунтов меняется вклад каждой группы галофитов в общую структуру видов в экосистеме, однако ключом, позволяющим отдельным видам приспособляться к специфическим условиям окружающей среды, являются особенности метаболизма (или стратегии), тесно связанные со строением тканей, органов, клеток и мембран.

Автор выражает благодарность коллегам за совместно проведенные полевые и лабораторные исследования: д.б.н. Розенцвет О.А., к.б.н. Богдановой Е.С., д.б.н. Кособрюхову А.А., к.б.н. Шуйской Е.В., к.б.н. Ивановой Л.А., д.б.н. Макуриной О.Н., д.б.н. Табаленковой Г.Н., к.б.н. Захожему И.Г., сотрудникам Природного парка Эльтонский и его директору Гердту В.Д.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭВБ РАН-филиал СамНЦ РАН

«Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» № 1021060107217-0-1.6.19.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Алехина НД, Балнокин ЮВ, Гавриленко ВФ, Жигалова ТВ, Мейчик НР, Носов АМ, Полеская ОГ, Харитонашвилли ЕВ, Чуб ВВ. Физиология растений. М.: Академия; 2005.
2. Аринушкина ЕВ. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ; 1970.
3. Балнокин ЮВ. Ионный гомеостаз и солеустойчивость растений. 70-е Тимирязевское чтение. М.: Наука; 2012.
4. Березина НА, Афанасьева НБ. Экология растений. М.: Академия; 2009.
5. Генкель ПА. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Труды, том 5. Изд-во Академии наук СССР; 1946.
6. Иванищев ВВ. Эволюционные аспекты С4-фотосинтеза. Известия ТулГУ Естественные науки. 2017;3:64-77.
7. Иванова ЛА. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп. Экология. 2014;(2):109-18.
8. Иванова ТВ, Мясоедов НА, Пчёлкин ВП, Цыдендамбаев ВД, Верещагин АГ. Повышенное содержание жирных кислот с очень длинной цепью в липидах вегетативных органов галофитов. Физиология растений. 2009;56(6):871-8.
9. Кауричев ИС, Громыко ИД. Атлас почв СССР. М.: Колос; 1974.
10. Лукаткин АС, Голованова ВС. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений. Физиология растений. 1988;35(4):773-80.
11. Лысенко ТМ. Растительность засоленных почв лесостепной и степной зон в Поволжье: разнообразие, закономерности распространения, экология и охрана. Дис. ... докт. биол. наук. Саратов; 2014.
12. Монилов СН, Судаков АВ. Историко-географическая уникальность озера Эльтон. Псковский регионологический журнал. 2011;12:113-27.
13. Невский СА, Давиденко ОН, Пискунов ВВ, Давиденко ТН. Растительные комплексы побережий солоноватых озер восточной части Саратовского Заволжья. Известия Самарского научного центра РАН. 2012;14(4):1077-9.
14. Нестеров ВН, Розенцвет ОА, Мурзаева СВ. Изменение состава липидов у пресноводного растения *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle в условиях аккумуляции и элиминации ионов тяжелых металлов. Физиология растений. 2009;56(1):85-93.
15. Розенцвет ОА, Нестеров ВН, Богданова ЕС. Структурные и физиолого-биохимические аспекты экологии галофитов. Физиология растений. 2017;64(4):251-65.
16. Сафронова ИН. Характеристика растительности Палласовского района Волгоградской области. Биоразнообразие и проблемы природопользования в Приэльтоне. Волгоград; 2006.
17. Симагина НО. Особенности проявления фитотоксического эффекта в модельных системах. Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского, сер. Биология, химия. 2010; 23(62):181-7.
18. Строганов БП. Растения и засоленные почвы. М., Л.: АН СССР; 1958.
19. Сухоруков АП. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: Гриф и К; 2014.
20. Тихомирова НА. Влияние внешних факторов среды на газообмен и продуктивность растений *Salicornia europaea* L., как возможной со-

- ставной части фототрофного звена системы жизнеобеспечения. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Томск; 2006.
21. Хитров НБ, Рухович ДИ, Калинина НВ, Новикова АФ, Панкова ЕИ, Черноусенко ГИ. Оценка площадей засоленных почв на территории Европейской части России (по электронной версии карты засоления почв масштаба 1:2,5 млн). Почвоведение. 2009;(6):627-37.
 22. Холодова ВП, Волков КС, Кузнецов ВлВ. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации. Физиология растений. 2005;52(6):848-58.
 23. Шамсутдинов ИВ, Савченко НЗ, Шамсутдинов ЗШ. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М.: Эдель-М; 2001.
 24. Шишов ЛЛ, Панкова ЕИ. Засоленные почвы России. М.: Академкнига; 2006.

Общий список литературы/References

1. Alekhina ND. et al. Fiziologiya Rasteniy. Moscow: Akademiya; 2005. (In Russ.)
2. Arinushkina YeV. Rukovodstvo po Khimicheskomy Analizu Pochv. Moscow: MGU; 1970. (In Russ.)
3. Balnokin YuV. Ionnyi Gomeostaz i Soleustoychivost Rateniy. Moscow: Nauka; 2012. (In Russ.)
4. Berezina NA, Afanasyeva NB. Ekologiya Rasteniy. Moscow: Akademiya; 2009. (In Russ.)
5. Gengel PA. Ustoychivost Rasteniy k Zasukhe i Puti Yeyo Povysheniya. Moscow: AN SSSR; 1946. (In Russ.)
6. Ivanischev VV. [The evolutionary aspects of C4-photosynthesis]. Ivestiya TulGU Yestestvennye Nauki. 2017;3:64-77. (In Russ.)
7. Ivanova LA. [Adaptive traits of leaf structure of plants referred to different ecological groups]. Ekologiya. 2014;(2):109-18. (In Russ.)
8. Ivanova LA et al. [Increased contents of very long chain fatty acids in lipids of vegetative organs of halophytes]. Fiziologiya Rasteniy. 2009;56(6):871-8. (In Russ.)
9. Kaurichev IS, Gromyko ID. Atlas Pochv SSSR. Moscow: Kolos; 1974. (In Russ.)
10. Lukatkin AS, Golovanova VS. [The rate of lipid peroxidation in cooled leafs of thermophytes]. Fiziologiya Rasteniy. 2009;56(6):871-8. (In Russ.)
11. Lysenko TM. [Vegetation on Saline Soils of the Forest-Steppe and Steppe Zones of Volga Vicinities: Diversity, Regularities of Prevalence, Ecology, and Protection]. PhD Theses. Saratov; 2014. (In Russ.)
12. Monikov SN, Sudakov AV. [The historical and geographical uniqueness of the lake Elton]. Pskovskiy Regionologichaskiy Zhurnal. 2011;12:113-27. (In Russ.)
13. Nevskiy SA, et al. [The floral complexes of the shores of saline lakes in the east of trans-Volga areas near Saratov]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2012;14(4):1077-9. (In Russ.)
14. Nesterov VN et al. [Lipid composition changes in the freshwater plant *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle in conditions of heavy metal ions accumulation and elimination]. Fiziologiya Rasteniy. 2009;56(1):85-93. (In Russ.)
15. Rozentsvet OA, et al. [Structural and biochemical aspects of halophytes ecology]. Fiziologiya Rasteniy. 2017;64(4):251-65. (In Russ.)
16. Safronova IN. Kharakteristika Rastitelnosti Palasovskogo Rayona Volgogradskoy Oblasti. Volgograd; 2006. (In Russ.)
17. Simagina NO. [Characteristic features of phytotoxic effects in model systems]. Uchenye Zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta im. V.I. Vernadskogo Ser Biol Khim. 2010; 23(62):181-7. (In Russ.)
18. Stroganov BP. Rasteniya i Zasolennye Pochvy. Moscow: AN SSSR; 1958. (In Russ.)
19. Sukhorukov AP. Karpologiya Semeystva Chenopodiaceae v Sviazi s Problemami Fiologeniei, Sistematiiki i Diagnostiki Yego Predstaviteley. Tula: Grif i K; 2015. (In Russ.)
20. Tikhomirova NA. [The Influence of Environmental Factors of Gas Metabolism and Productivity of *Salicornia europaea* L. Plants as Possible Component of the Phytotrophic Tier of Life Sustenance]. PhD Theses. Tomsk; 2006. (In Russ.)
21. Khitrov NB, et al. [Assessment of saline soil areas in the European part of Russia (according to the digital version of salinity map at a 1:2.5 million scale)]. Pochvovedeniye. Почвоведение. 2009;(6):627-37. (In Russ.)
22. Kholodova VP, et al. [Adaptation of iceplant to high levels of cuprum and zinc salts and the prospects of its use for phytoremediation]. Fiziologiya Rasteniy. 2005;52(6):848-58. (In Russ.)
23. Shamsutdinov IV, et al. Khalofity Rossii Ikh Ekologicheskaya Otsenka i Ispolzovaniye. Moscow: Edel-M; 2001.
24. Shishov LL, Pankova YeI, Zasolennye Pochvy Rossii. Moscow: Akademkniga; 2006. (In Russ.)
25. Ahmad P, Prasad MNV. Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. New York: Springer Science + Business Media, LLC; 2012.
26. Beauchamp C, Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. Anal Biochem. 1971;44 276-87.

27. Flowers TJ, Colmer TD. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. *Ann Bot.* 2015;115:327-31. doi: 10.1093/aob/mcu267.
28. Grigore M-N, Toma C. Integrative ecological notes on halophytes from “Valea Ilenei” (Lași) nature reserve. *Memoirs Sci. Sect. Roman Acad.* 2014;XXX-VII:18-36.
29. Hasanuzzman M, Shabala S, Fujita M. Halophytes and climate change: adaptive mechanisms and potential uses. *CABI*; 2019.
30. Hasegawa H, Abdullah AI, Mamun M, Tsukagoshi Y, Ishii K, Sawai H, Begume ZA, Asami MS, Maki T, Rahman IMM. Chelator-assisted washing for the extraction of lead, copper, and zinc from contaminated soils: a remediation approach. *App Geochem.* 2019;109:104397. doi: 10.1016/j.apgeochem.2019.104397.
31. Hussain SS, Rasheed M, Saleem MH et al. Salt tolerance in maize with melatonin priming to achieve sustainability in yield in salt affected soils. *Pakistan J Bot.* 2021;55(1). doi: 10.30848/PJB2023-1(27).
32. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Meth Enzymol.* 1987;148: 331-82. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
33. Lowry OH, Rosebrough NJ, Farr AL, Randall RJ. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J Biol Chem.* 1951;193:265-75.
34. Manousaki E, Kalogerakis N. Halophytes-an emerging trend in phytoremediation. *Int J Phytoremediat.* 2011;13:959-69. doi: 10.1080/15226514.2010.532241.
35. Nesterov V, Bogdanova E, Makurina O, Rozina S, Rozentsvet O. Effect of NaCl, copper and cadmium ions on halophytes with different types of salt resistance: accumulation, physiological and biochemical reactions. *Funct Plant Biol.* 2021. doi: 10.1071/FP21083.
36. Panta S. Halophyte agriculture: Success stories. *Environ Exper Botany.* 2014;107:71-83.
37. Yuan F, Xu Y, Leng B, Wang B. Beneficial effects of salt on halophyte growth: morphology, cells, and genes. *Open Life Sci.* 2019;4(1):191-200.

