



УДК 581.1

## Содержание ионов натрия в тканях галофитов Крымской флоры на фоне засоления различной степени

С.Н. Кабузенко<sup>2</sup>, А.В. Омельченко<sup>2</sup>, Л.Н. Михальская<sup>1</sup>, В.В. Швартау<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев, Украина

<sup>2</sup>Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина

Определяли содержание и распределение в органах и компартментах тканей ионов  $\text{Na}^+$  у галофитов *Suaeda prostrata* Pall. (сведа стелюшася), *Salicornia perennans* Willd. (солерос солончаковий), *Artemisia santonica* L. (полынь сантонинная), произрастающих на участках с хлоридно-сульфатным типом засоления почвы в окрестностях соленого озера Сасык (Северо-Западный Крым). Для эуалофитов *S. perennans* и *S. prostrata* характерна стратегия транслокации ионов  $\text{Na}^+$  в органы надземной части при повышении концентрации  $\text{NaCl}$  в среде. При этом значительно возрастает содержание ионов  $\text{Na}^+$  в клеточном соке органов надземной части растений (более выражено у *S. perennans*). Повышение концентрации  $\text{NaCl}$  в среде до 0,50–0,75% способствовало у этих растений улучшению ростовых показателей и увеличению содержания белка в вегетативных органах. Выявлена положительная корреляция между содержанием  $\text{Na}^+$  и накоплением биомассы в органах эуалофитов. Для гликогалофита *A. santonica* характерна локализация ионов  $\text{Na}^+$  преимущественно в тканях корня. Наиболее высокое содержание  $\text{Na}^+$  в надземных органах эуалофитов, произрастающих в естественных условиях отмечено в фазе активного вегетативного роста и бутонизации, что позволяет рекомендовать делать укосы их надземных органов на данных этапах онтогенеза с целью рассоления почв. Поглощение  $\text{Na}^+$ , как стратегия адаптации галофитов к засолению, не только способствует снижению водного потенциала в клетках и растений в целом, но и активирует анаболизм, что прямо коррелирует с их солеустойчивостью.

**Ключевые слова:** *Suaeda prostrata*; *Salicornia perennans*; *Artemisia santonica*; галофиты; распределение ионов  $\text{Na}^+$ ; адаптация к засолению

## Content of sodium ions in the tissues of Crimean flora halophytes depending on the varying degree of salinity

S.N. Kabuzenko<sup>2</sup>, A.V. Omelchenko<sup>2</sup>, L.N. Mikhalskaya<sup>1</sup>, V.V. Schwartau<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine

<sup>2</sup>V.I. Vernadsky Taurida National University, Simferopol, Ukraine

The quantitative content and distribution in organs and tissue compartments of  $\text{Na}^+$  ions in halophytes *Suaeda prostrata* Pall., *Salicornia perennans* Willd., *Artemisia santonica* L. growing in the areas with chloride-sulfate type of salinization of soil in the vicinity of the Sasyk salt lake (Northwest Crimea) has been determined. It was found that for *S. perennans* and *S. prostrata* euhalophytes the strategy of translocation of  $\text{Na}^+$  ions to the organs of the aerial part with increasing  $\text{NaCl}$  concentration in the medium was typical. In this case, the content of  $\text{Na}^+$  ions in the cell sap of the above-ground parts of plants significantly increases which is more pronounced in *S. perennans*. Increasing concentrations of  $\text{NaCl}$  in the medium contribute to 0.50–0.75% improvement in plant growth indicators and protein content increase in vegetative organs. A positive correlation between the content of  $\text{Na}^+$  and biomass accumulation in organs of euhalophytes is shown. Glycohalophyte *A. santonica* is characterized by localization of  $\text{Na}^+$  ions predominantly in the root tissues. The highest content of  $\text{Na}^+$  ions in the above-ground organs of euhalophytes growing in natural conditions was observed in the phase of active vegetative growth and budding, therefore, it is recommended to mow their aerial organs at these stages of ontogenesis for the purpose of soil desalinization. It is

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, ул. Васильковская, 31/17, Киев, 03022, Украина  
Institute of Plant Physiology and Genetics of NAS of Ukraine, Vasylkivska Str., 31/17, Kyiv, 03022, Ukraine  
Tel.: +38-044-257-90-18, +38-063-362-30-36. E-mail: schwartau@ifrg.kiev.ua

Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина  
V.I. Vernadsky Taurida National University, Simferopol, Ukraine

concluded that absorption of  $\text{Na}^+$ , as a strategy of adaptation of halophytes to salinity, not only helps to reduce water potential in cells and plants in general, but also activates anabolism, which directly correlates with their salt tolerance.

*Keywords:* *Suaeda prostrata*; *Salicornia perennans*; *Artemisia santonica*; halophytes; distribution of ions  $\text{Na}^+$ ; adaptation to salinity

## Введение

Основными типами засоления почв в Крыму являются хлоридно-сульфатное и хлоридное, а среди представителей галофитов преобладают соленакапливающие виды (эугалофиты). По данным литературы последних лет (Blumwald, 2000; Blumwald et al., 2000; Davenport and Tester, 2000; Demidchik et al., 2002), наиболее сильное токсическое действие на растения при высоком уровне засоления оказывают не анионы солей, а катионы  $\text{Na}^+$ , которые поступают в растительные клетки по электрохимическому градиенту.

В литературе высказывается предположение о том, что стратегии адаптации соленакапливающих галофитов при экстремальном засолении состоит в переносе ионов  $\text{Na}^+$  в надземные органы растений и дальнейшей транслокации его в вакуоли клеток, что способствует снижению в них водного потенциала. Важную роль в этом механизме играет активность  $\text{H}^+$ -АТФазы стеллярной паренхимы стебля наряду с  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортером, которые локализованы в плазмалемме и тонопласте паренхимных клеток стебля (Niu et al., 1995; Balnokin et al., 2005; Lunkov et al., 2005).

Этот механизм способствует преодолению осмотического действия почвенного засоления, но его токсическое действие не менее вредно для растений. Veselov et al. (2007) показано, что «засоляющие» ионы  $\text{Na}^+$  в высокой концентрации дезинтегрируют клеточные мембраны и ингибируют активность ферментов, участвующих в важных жизненных функциях растений (клеточное деление, синтез белка, фотосинтез и др.). Эти данные получены преимущественно на гликофитных растениях.

Общеизвестно, что на конечной инстанции ксилемного транспорта вода и растворимые в ней вещества через поры сосудов ксилемы попадают в клеточные стенки (апопласт) и в цитоплазму клеток мезофилла листа, что не может в условиях засоления не оказывать влияние на активность ферментов, так как поступающий ион  $\text{Na}^+$  конкурирует с  $\text{K}^+$  (Maathuis and Amtmann, 1999; Rus et al., 2004). Диапазон концентраций ионов  $\text{Na}^+$  в растительных органах, на фоне которого проявляется их негативное влияние, характеризует солеустойчивость растений.

По нашему мнению (Kabuzenko, 1997), токсичность экстремального засоления на организменном уровне состоит в нарушении важнейших интегральных функций растения (энергообмен, фотосинтез, анаболизм, рост), что на клеточном уровне вызвано изменением свойств белков (рН изоэлектрической точки, относительная электрофоретическая подвижность, гидрофильность). В результате действия ионов  $\text{Na}^+$  на гидратный слой белка возможно изменение конформации белков-ферментов. У эугалофитов солеустойчивость закреплена в процессе эволюции,  $\text{Na}^+$  может стабилизировать гидратную оболочку белков-ферментов и выполнять в клетках функциональную роль  $\text{K}^+$ . Кроме того,

«засоляющие» ионы  $\text{Na}^+$  могут изменять характер белково-липидных взаимодействий мембранных белков, что может оказывать влияние на их активность (Du Pont, 1992; Hasegawa et al., 2000; Veselov et al., 2002; Kabuzenko et al., 2007).

Вопрос о накоплении  $\text{Na}^+$  в органах эугалофитов имеет и практическое значение, так как виды с его высоким содержанием в надземных органах могут быть использованы для рассоления почв (фитомелиорации).

Цель данной работы – определить содержание ионов  $\text{Na}^+$  в органах и компартментах тканей (протоплазма, вакуоль, свободное пространство) эугалофитов Крыма, определить диапазон концентрации ионов  $\text{Na}^+$  в почве, в пределах которого проявляется толерантность отдельных галофитов к почвенному засолению и показать, что поглощение  $\text{Na}^+$  как стратегии адаптации эугалофитов к засолению способствует не только снижению водного потенциала в клетках, но и активизирует рост, анаболизм и биологическую продуктивность эугалофитов, что прямо коррелирует с их солеустойчивостью.

## Материал и методы исследований

*Растительный материал и схема проведения эксперимента.* В качестве объектов исследований взяты представители галофитов Крыма разных эколого-биологических групп: эугалофиты семейства Chenopodiaceae (маревые) – *Suaeda prostrata* Pall. (сведа стелющаяся) и *Salicornia perennans* Willd. (солерос солончаковый) и гликогалофит семейства Asteraceae (сложноцветные) – *Artemisia santonica* L. (полынь сантонинная), произрастающие на участках с хлоридно-сульфатным типом засоления почвы в окрестностях соленого озера Сасык (Северо-Западный Крым). Растения выращивали в условиях лаборатории в водной и почвенной культуре, а для отдельных экспериментов использовали растительный материал, взятый на засоленных почвах (в природных условиях).

Степень солеустойчивости галофитов определяли методом проращивания семян в растворах NaCl в концентрации 100, 200, 300, 400 и 500 мМ. Семена контрольных вариантов проращивали на дистиллированной воде. Энергию прорастания семян определяли на 7-е, всхожесть – на 14-е сутки.

Для опытов в почвенной культуре семена галофитов, собранные в естественной среде, проращивали во влажном песке и на 15-е сутки проростки по 15 штук высаживали в вегетационные сосуды емкостью 2 л, заполненные смесью лугово-черноземной почвы и промытого кварцевого песка 3 : 1. Содержание ионов  $\text{Na}^+$  в почвенном растворе составляло 0,17% (почва не засолена). Засоление в почвенной культуре моделировали путем добавления в раствор NaCl в концентрациях 0,25, 0,50, 0,75 и 1,00% на абсолютно сухую массу почвы. Контролем служила почва без добавления NaCl. Влажность почвы в сосудах поддерживалась на уровне 60% от полной полевой влагоёмкости. Температура

воздуха в лаборатории составляла 25...27 °С, освещенность 10 кЛк. В экспериментах использовали 35-дневные растения.

В природных условиях отбор растительного материала проводили по фазам фенологического развития (вегетации, бутонизации, цветения и плодоношения). Анализ почвы, с которой были взяты растения, показал, что содержание в ней  $\text{Na}^+$  составляет 1,07%,  $\text{Cl}^-$  – 0,58%,  $\text{SO}_4^{2-}$  – 0,14%, то есть почва является засоленной (хлоридно-сульфатное засоление).

**Определение содержания ионов  $\text{Na}^+$  в органах и компартментах тканей растений.** Определение содержания ионов  $\text{Na}^+$  проводили методом атомно-абсорбционной спектроскопии («Carl Zeiss», Германия).

**Определение содержания ионов  $\text{Na}^+$  в клеточном соке.** Навеску ткани (средняя проба из 10 растений) трижды промывали дистиллированной водой, просушивали фильтровальной бумагой, помещали в хлороформ на 10 мин. Затем растительный материал просушивали и отжимали клеточный сок. В исследуемом растворе определяли содержание ионов  $\text{Na}^+$ .

**Определение содержания ионов  $\text{Na}^+$  в гомогенате тканей.** Растительный материал после отжима клеточного сока предварительно высушивали при 105 °С и растирали в фарфоровой ступке до порошкообразного состо-

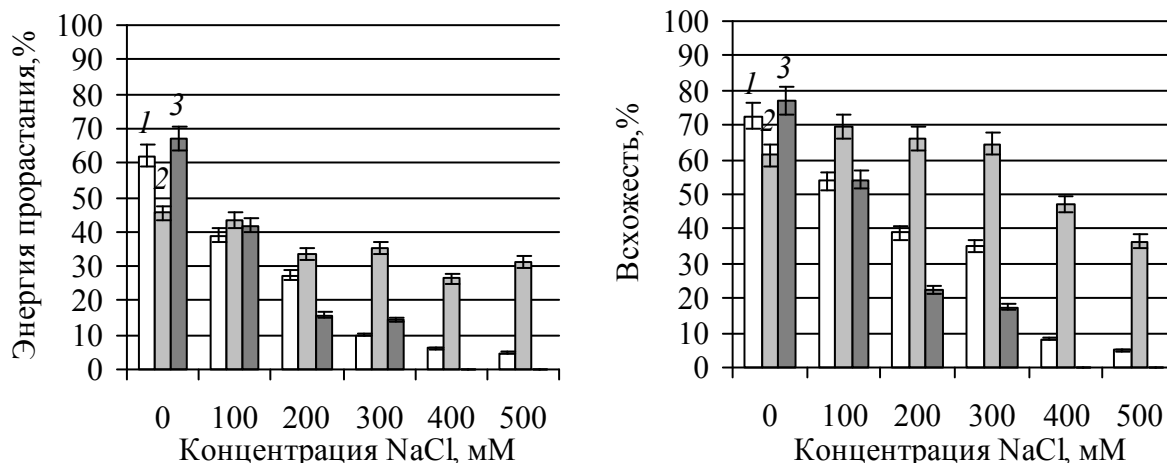
яния при постепенном добавлении 15 мл дистиллированной воды, нагретой до 100 °С. Полученный гомогенат центрифугировали в течение 20 минут при 3 000 об./мин. В супернатанте определяли содержание ионов  $\text{Na}^+$ .

**Определение содержания белка в растениях.** Содержание белка в растениях определяли колориметрическим методом по Lowry (Lowry et al., 1951; Stepanchenko et al., 2011).

**Статистическую обработку** полученных данных осуществляли с использованием пакета Statistica 6.0 (Stat Soft Inc.). Эксперименты проводили в четырех биологических повторностях.

## Результаты и их обсуждение

Степень толерантности галофитов к высоким концентрациям соли в среде определяли методом прорастания семян на растворах хлорида натрия с возрастающей концентрацией. Для этого были взяты галофиты, наиболее распространенные в регионе исследований: эугалофиты *S. prostrata*, *S. perennans* и гликогалофит *A. santonica*. У семян *S. prostrata* и *A. santonica* энергия прорастания и всхожесть были выше при проращивании на воде, а у семян *S. perennans* – на солевых растворах (рис.).



**Рис. Влияние хлоридного засоления различной концентрации на энергию прорастания и всхожесть семян галофитов: 1 – *Suaeda prostrata*, 2 – *Salicornia perennans*, 3 – *Artemisia santonica***

В варианте с засолением 100 мМ NaCl всхожесть семян *S. prostrata* и *A. santonica* снижалась на 18,8% и 22,8% соответственно, а у *S. perennans* была выше на 8,1% относительно контроля. Таким образом, на начальном этапе развития, от которого преимущественно зависит численность вида в популяции, эугалофит *S. prostrata* и гликогалофит *A. santonica* проявили повышенную чувствительность к содержанию хлорида натрия в среде проращивания семян по сравнению с эугалофитом *S. perennans*.

В опытах при выращивании эугалофитов в почвенной культуре на фоне возрастающих концентраций соли было установлено, что засоление хлорида натрия 0,25% и 0,50% способствует увеличению массы сырого вещества надземных органов растений *S. prostrata* в 2,2–2,4 раза, а *S. perennans* в 5,1–5,6 раза по сравнению с контролем. Для корней увеличение составило 1,8–2,0 и 4,1–4,7 раза

соответственно. Следовательно, наличие соли в среде (до определенных пределов концентрации) позитивно влияет на биологическую продуктивность эугалофитов и в большей степени – на *S. perennans*. В задачу наших исследований входило определить количество поглощенного  $\text{Na}^+$ , а также, каким образом поглощаемый растениями  $\text{Na}^+$  распределяется в организме эугалофитов, отличающихся по степени солеустойчивости. По мере возрастания степени засоления (0,25–0,75% NaCl) в корнях обоих эугалофитов происходит уменьшение содержания ионов  $\text{Na}^+$  по сравнению с контролем, в то время как в надземной части оно достоверно возрастает. В тканях *S. perennans* (более солеустойчивый по ростовым показателям) относительная величина соотношения содержания  $\text{Na}^+$  в надземной части / корнях выше, чем у *S. prostrata* и максимальна на фоне концентрации 0,75% NaCl (табл. 1).

Содержание ионов  $\text{Na}^+$  в тканях 35-дневных растений эугалопитов, выращенных на фоне хлоридного засоления (мг/г сухого вещества,  $x \pm \text{SD}$ )

Объект исследований	Вариант опыта	Корни	Надземная часть	Соотношение содержания $\text{Na}^+$ в надземной части/корнях
<i>S. prostrata</i>	Контроль	24,3 ± 1,1	3,9 ± 0,2	0,16
	0,25% NaCl	14,4 ± 0,5	124,7 ± 3,1	8,6
	0,50% NaCl	11,9 ± 0,3	148,2 ± 4,6	12,4
	0,75% NaCl	15,9 ± 0,6	176,4 ± 6,1	11,1
	1,00% NaCl	18,1 ± 0,8	165,7 ± 5,2	9,1
<i>S. perennans</i>	Контроль	19,7 ± 0,9	2,3 ± 0,1	0,11
	0,25% NaCl	16,2 ± 0,7	180,9 ± 7,5	11,1
	0,50% NaCl	14,6 ± 0,6	188,1 ± 7,7	12,8
	0,75% NaCl	11,6 ± 0,4	210,0 ± 8,9	18,1
	1,00% NaCl	20,1 ± 0,9	187,1 ± 6,8	9,3

У менее солеустойчивого эугалопита *S. prostrata* самое высокое соотношение содержания ионов  $\text{Na}^+$  в органах надземной части / корень наблюдалось на фоне засоления 0,50%. Снижение содержания ионов  $\text{Na}^+$  в органах надземной части растения при более сильном засолении почвы мы объясняем инактивацией транспортной системы, локализованной в стеллярной паренхиме стебля. Ключевая роль в ней принадлежит ферменту  $\text{H}^+$ -АТФазе плазмалеммы паренхимы клеток, которая функционирует совместно с  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортером. Ю.В. Балнокин высказывает мнение, что высокая концентрация ионов  $\text{Na}^+$  в киселе и низкие значения pH киселемного эксудата у эугалопита *S. altissima* свидетельствуют об «обратной» функции  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера по сравнению с гликофитами, то есть о его «работе» на загрузку киселемы ионами  $\text{Na}^+$  (Balnokin et al., 2005). Последнее, по видимому, относится только к характеристике функций  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера стеллярной паренхимы.

Допустимый уровень «засоляющих» ионов  $\text{Na}^+$  в цитоплазме клеток растительных органов поддерживается: 1) путем ограничения их поступления в клетки; 2) путем выведения наружу в среду произрастания, в свободное пространство ткани, а также в вакуоль. В последнем участвуют транспортные системы плазмалеммы и тонопласта (Veselov et al., 2007).

Исследования, проведенные ранее по определению содержания ионов  $\text{Na}^+$  в свободном пространстве тканей *S. prostrata*, показали, что по мере повышения концентрации NaCl в среде произрастания возрастает выход  $\text{Na}^+$  в свободное пространство и корня, и органов надземной части. На фоне экстремальной для данного вида концентрации NaCl (0,75%) содержание  $\text{Na}^+$  в свободном пространстве корней возросло в 6,4 раза по сравнению с контролем, а в свободном пространстве органов надземной части растения – в 7,0 раз, что говорит об активности транспортных систем плазмалеммы (Kabuzenko et al., 2005).

О работе транспортной системы тонопласта судили по содержанию ионов  $\text{Na}^+$  в клеточном соке (табл. 2).

С повышением степени засоления до 1,0% NaCl содержание ионов  $\text{Na}^+$  в клеточном соке *S. prostrata* возросло в 2,7 раза, а у *S. perennans* – в 2,8 раза по сравнению с контролем. Эти данные косвенно показывают также, что  $\text{Na}^+$ , поступающий в вакуоли, вносит существенный вклад в снижение водного потенциала

клеточного сока и это является одним из механизмов адаптации эугалопитов к его экстремально высоким концентрациям соли в почве. Тем не менее, роль  $\text{Na}^+$  в приспособлении эугалопитов к росту на солевом фоне состоит не только в снижении водного потенциала в клетках надземных органов. Натрий оказывает позитивное действие на обменные процессы и анаболизм эугалопитов. Это подтверждается результатами определения содержания белка в органах надземной части эугалопитов, выращенных на фоне засоления возрастающей концентрации (табл. 3).

Таблица 2

Содержание ионов  $\text{Na}^+$  в клеточном соке надземной части 35-дневных растений эугалопитов, выращенных на фоне хлоридного засоления ( $x \pm \text{SD}$ )

Объект исследований	Вариант опыта	Клеточный сок, мг/мл	Отношение к контролю, %
<i>S. prostrata</i>	Контроль	8,2 ± 0,4	–
	0,25% NaCl	13,6 ± 0,7	166
	0,50% NaCl	18,6 ± 0,9	227
	0,75% NaCl	20,4 ± 1,0	249
	1,00% NaCl	22,8 ± 1,1	278
<i>S. perennans</i>	Контроль	8,6 ± 0,4	–
	0,25% NaCl	15,2 ± 0,8	178
	0,50% NaCl	20,5 ± 1,0	238
	0,75% NaCl	21,5 ± 0,9	250
	1,00% NaCl	24,4 ± 1,2	284

Таблица 3

Содержание белка в надземной части 35-дневных растений эугалопитов, выращенных на фоне хлоридного засоления ( $x \pm \text{SD}$ )

Объект исследований	Вариант опыта	Содержание белка, мг/г сырого вещества	Отношение к контролю, %
<i>S. prostrata</i>	Контроль	5,4 ± 0,1	–
	0,25% NaCl	6,7 ± 0,3	124
	0,50% NaCl	7,1 ± 0,3	131
	0,75% NaCl	7,5 ± 0,4	139
	1,00% NaCl	6,6 ± 0,2	122
<i>S. perennans</i>	Контроль	4,6 ± 0,1	–
	0,25% NaCl	5,8 ± 0,3	126
	0,50% NaCl	6,4 ± 0,4	139
	0,75% NaCl	7,0 ± 0,4	152
	1,00% NaCl	6,5 ± 0,3	141

Наиболее высокое содержание белка наблюдается при концентрации NaCl в среде 0,75%. В этом варианте показатель превысил контроль для *S. prostrata* – на 38%, а для *S. perennans* – на 52%. Полученные результаты свидетельствуют о повышении уровня анаболизма у обоих эугалофитов на солевом фоне. Определение коэффициента корреляции между содержанием ионов Na<sup>+</sup> и накоплением биомассы изучаемых растений показало, что между этими показателями существует положительная коррелятивная зависимость, у *S. perennans* (0,78), а у *S. prostrata* (0,57).

Изучение накопления и локализации ионов Na<sup>+</sup> в органах растений галофитных сообществ имеют практическое значение для разработки приемов рассоления почв (Gasanov et al., 2004). В связи с возможностью изменения климата Земли в будущем и прогнозируемой

его аридизацией задача восстановления засоленных земель станет еще более актуальной. Эту задачу можно решить, используя методы экологической реставрации солончаков с помощью растений галофитных сообществ (Shamsutdinov and Shamsutdinov, 2008). В природных условиях количество поглощаемого галофитами Na<sup>+</sup> во многом зависит от экологических факторов, в первую очередь – от содержания ионов Na<sup>+</sup> в почве и ее влажности (Ungar, 1998; Repetskaya, 1999). Как показали наши определения, наиболее высокий уровень Na<sup>+</sup> в почве приходится на июль и сентябрь – октябрь.

Содержание Na<sup>+</sup> в органах галофитов не находится в полном соответствии с его концентрацией в почве. Наиболее высокое содержание «засоляющих» ионов наблюдается в органах надземной части эугалофитов в период активного вегетативного роста и бутонизации (табл. 4).

Таблица 4

Содержание ионов Na<sup>+</sup> в тканях галофитов, произрастающих в естественных условиях обитания (мг/г сухого вещества,  $\bar{x} \pm SD$ )

Объект исследований	Фенологические фазы развития (сроки взятия пробы)	Содержание ионов Na <sup>+</sup> в почвенном растворе, мг/100 г почвы	Корень	Надземная часть
<i>S. perennans</i>	вегетативная (май – июнь)	452 ± 18	14,7 ± 0,6	151,6 ± 6,3
	бутонизация (июль)	863 ± 35	26,8 ± 1,2	227,5 ± 7,2
	цветение (август)	727 ± 29	19,2 ± 0,9	135,3 ± 5,7
	плодоношение (сентябрь – октябрь)	897 ± 42	17,5 ± 0,7	69,8 ± 3,5
<i>S. prostrata</i>	вегетативная (май – июнь)	452 ± 18	11,6 ± 0,4	106,6 ± 3,9
	бутонизация (июль)	863 ± 35	23,7 ± 1,0	180,6 ± 6,5
	цветение (август)	727 ± 29	11,1 ± 0,4	68,5 ± 3,2
	плодоношение (сентябрь – октябрь)	897 ± 42	9,1 ± 0,3	29,4 ± 1,4
<i>A. santonica</i>	вегетативная (май – июнь)	452 ± 18	13,7 ± 0,5	17,5 ± 0,8
	бутонизация (июль)	863 ± 35	13,4 ± 0,5	12,7 ± 0,6
	цветение (август)	727 ± 29	18,1 ± 0,8	11,2 ± 0,5
	плодоношение (сентябрь – октябрь)	897 ± 42	20,2 ± 1,1	8,6 ± 0,3

У гликогалофита *A. santonica* в начальную фазу вегетации (вегетативная фаза, май – июнь) содержание Na<sup>+</sup> в надземной части выше, чем в корне, а в остальные периоды наблюдается обратное соотношение (в корнях содержание больше). Таким образом, у гликогалофита *A. santonica* распределение ионов Na<sup>+</sup> в организме соответствует гликофитным растениям, для которых характерно явление декремента натрия (Zaharin and Panichkin, 2009).

В целом содержание Na<sup>+</sup> в надземных органах гликогалофита *A. santonica* значительно ниже, чем у эугалофитов *S. perennans* и *S. prostrata*. Полученные результаты позволяют расположить галофиты по степени уменьшения содержания ионов Na<sup>+</sup> в надземных органах в следующем порядке: *S. perennans* > *S. prostrata* > *A. santonica*.

Таким образом, у растений гликофитного типа стратегия адаптации к засолению состоит в активации барьерной функции корня при повышении концентрации «засоляющих» ионов Na<sup>+</sup> в почве. Косвенным подтверждением последнего могут явиться полученные нами результаты определения активности протонной АТФазы плазмалеммы в корнях гликофитов кукурузы гибридов Веселка МВ и Одесский 375 МВ. У более солеустойчивого гибрида Веселка МВ в опытном варианте 100 мМ NaCl гидролитическая активность плазмалеммной Н<sup>+</sup>-АТФазы корней повышалась на 42%, а у солечувствительного Одесский 375 МВ – на 14% по сравнению с контролем. На фоне экстремального для

кукурузы засоления (200 мМ) у последнего активность фермента составила 89,3%, а у солеустойчивого гибрида несколько повысилась против контроля. Протонодвижущая функция фермента на фоне засоления возросла в еще большей степени, в особенности у солеустойчивого гибрида Веселка МВ (Omelchenko, 2012).

Поскольку Н<sup>+</sup>-АТФаза наряду с Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>-антипортером плазмалеммы участвует в выведении «избыточного» Na<sup>+</sup> в свободное пространство коры корня и в почву, высказывается мнение, что в транспорте Na<sup>+</sup> из корня в надземную часть ведущая роль принадлежит П-АТФазе стеллярной паренхимы, которая по молекулярным свойствам может отличаться от Н<sup>+</sup>-АТФазы плазмалеммы и тонопласта клеток корня.

## Выводы

Толерантность к засолению в высоких концентрациях (до 1,0% NaCl) у эугалофитов, видимо, зависит преимущественно от активации ионами натрия Н<sup>+</sup>-АТФазы стеллярной паренхимы, в то время как у гликофитов эта роль принадлежит Н<sup>+</sup>-АТФазе плазмалеммы клеток корня. Содержание Na<sup>+</sup> в надземных органах эугалофитов самым высоким было в фазу вегетативного роста и бутонизации, что позволяет рекомендовать делать их укусы при рассолении почв именно в эти периоды.

## Библиографические ссылки

- Balnokin, Y.V., Kotov, A.A., Myasoedov, N.A., Haylova, G.F., Kurkova, E.B., Lunkov, R.V., Kotova, L.M., 2005. Uchastie dalnego transporta  $\text{Na}^+$  v podderzhanii gradienta vodnogo potentsiala v sisteme sreda-koren-list u galofitov *Suaeda altissima*. Fiziologiya Rasteniy 52, 549–557 (in Russian).
- Balnokin, Y.V., Myasoedov, N.A., Shamsutdinov, Z.S., Shamsutdinov, N.Z., 2005. Rol  $\text{Na}^+$  i  $\text{K}^+$  v podderzhanii ovodnenosti tkaney organov u galofitov sem. Chenopodiaceae razlichnykh ekologicheskikh grupp. Fiziologiya Rasteniy 52, 882–890 (in Russian).
- Blumwald, E., 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. Curr. Opin. Cell Biol. 12, 431–434.
- Blumwald, E., Aharon, G.S., Apse, M.P., 2000. Sodium transport in plant cells. Biochim. Biophys. Acta 1465, 140–151.
- Davenport, R.J., Tester, M.A., 2000. Weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. Plant Physiol. 122, 823–834.
- Demidchik, V., Davenport, R.J., Tester, M., 2002. Nonselective cation channel. Ann. Rev. Plant Biol. 53, 67–107.
- Du Pont, F.M., 1992. Salt-induced changes in ion transport: Regulation of primary pumps and secondary transporters. In: Cooke, D.T., Clarkson, D.T., eds. Transport and receptor proteins of plant membranes. Plenum Press, New York. P. 91–100.
- Gasanov, G.N., Musaev, M.R., Abdurahmanov, G.M., Kurbanov, S.A., Adzhiev, A.M., 2004. Fitomelioratsiya zasolennykh pochv Zapadnogo Prikaspiya. Nauka, Moscow (in Russian).
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.-K., Bohnert, H.J., 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 51, 463–499.
- Kabuzenko, S.N., 1997. Vliyanie zasoleniya i ekzogennykh fitogormonov na rost i nekotorye fiziologo-biohimicheskie funktsii rasteniy na etapah ontogeneza: Avtoref. Diss. ... dokt. biol. nauk. Kyiv (in Russian).
- Kabuzenko, S.N., Kuznetsova, N.N., Omelchenko, A.V., 2007. Vozmozhnyye mehanizmy aktivatsii protonnoy ATFazyi v rasteniyah kukuruzyi pri solevom stresse. Uchenye Zapiski Tavricheskogo Natsionalnogo Universiteta Imeni V.I. Vernadskogo. Ser. Biologiya, Himiya 20(59), 26–32.
- Kabuzenko, S.N., Omelchenko, A.V., Kurtmullaeva, Z.E., 2005. Adaptatsiya rasteniy *Sueda prostrata* Pall. k hlорidnomu zasoleniyu razlichnoy stepeni. Ekosistemy Kryima, ih Optimizatsiya i Ohrana 15, 39–43 (in Russian).
- Kabuzenko, S.N., Omelchenko, A.V., Zhaldak, S.N., 2007. Soderzhanie  $\text{Na}^+$  v organah galofitov v zavisimosti ot fenologicheskikh faz razvitiya rasteniy i zasolennosti pochvy. Ekosistemy Kryima, ih Optimizatsiya i Ohrana 17, 169–175 (in Russian).
- Lowry, O.A., Rosenbrough, N.J., Farr, A.L., Randall, R.I., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193, 265–275.
- Lunkov, R.V., Andreev, I.M., Myasoedov, N.A., Haylova, G.F., Kurkova, E.B., Balnokin, Y.V., 2005. Funktsionalnaya identifikatsiya  $\text{H}^+$ -ATFazyi i  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -antiportera v plazmaticheskoy membrane, vyidelennoy iz kletok kornya solenakapliva-yuschego galofita *Suaeda altissima*. Fiziologiya Rasteniy 52, 717–725.
- Maathuis, F.J.M., Amtmann, A., 1999.  $\text{K}^+$  nutrition and  $\text{Na}^+$  toxicity: The basis of cellular  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  ratios. Ann. Bot. 84, 123–133.
- Niu, X., Bressan, R.A., Hasegawa, P.M., Pardo, J.M., 1995. Ion homeostasis in NaCl stress environments. Plant Physiol. 109, 735–742.
- Omelchenko, A.V., 2012. Nakoplenie i lokalizatsiya ionov natriya v tkanyah glikofitov i galofitov Kryima pri adaptatsii k zasoleniyu: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Institut Fiziologii Rasteniy i Genetiki, Kyiv (in Russian).
- Repetskaya, A.I., 1999. Nekotorye aspektyi populyatsionnoy biologii odnoletnih vidov Chenopodiaceae v galofitnykh soobshchestvakh Kryima. Botanicheskiy Zhurnal 84, 75–81.
- Rus, A., Lee, B., Muñoz-Mayor, A., Sharkhuu, A., Miura, K., Zhu, J., Bressan, R., Hasegawa, P.M., 2004. AtHKT1 facilitates  $\text{Na}^+$  homeostasis and  $\text{K}^+$  nutrition in planta. Plant Physiol. 136, 2500–2511.
- Shamsutdinov, N.Z., Shamsutdinov, Z.S., 2008. Bioticheskaya melioratsiya zasolennno-solontsovykh pochv s ispolzovaniem galofitov (obzor zarubezhnogo opyita). Aridnyie Ekosistemy 14, 18–33 (in Russian).
- Stepanchenko, N.S., Novikova, G.V., Moshkov, I.E., 2011. Kolichestvennoe opredelenie sodержание belka. Fiziologiya Rasteniy 5, 624–630 (in Russian).
- Ungar, I.A., 1998. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats? Bot. Rev. 64, 176–199.
- Veselov, A.P., Kurganova, L.N., Lihachev, A.V., Sushkova, U.A., 2002. Vozmozhnoe regul'yatornoe vliyanie perekisnogo okisleniya lipidov na aktivnost  $\text{H}^+$ -ATFazyi plazmalemmyi v usloviyakh stressa. Fiziologiya Rasteniy 49, 385–389 (in Russian).
- Veselov, D.S., Markova, I.V., Kudoyarova, G.R., 2007. Reaktsiya rasteniy na zasolenie i formirovanie soleustoychivosti. Uspеhi Sovremennoy Biologii 127, 482–493 (in Russian).
- Zaharin, A.A., Panichkin, L.A., 2009. Fenomen solerezistentnosti glikofitov. Fiziologiya Rasteniy 56, 107–116 (in Russian).

Надійшла до редколегії 02.03.2015