

УДК 581.5 + 58.009

## НАКОПЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ОСМОЛИТОВ РАСТЕНИЯМИ С РАЗНЫМИ МЕХАНИЗМАМИ АДАПТАЦИИ К ЗАСОЛЕНИЮ

Еремченко О. З., Чудинова Л. А., Кусакина М. Г., Шестаков И. Е.

ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет Минобрнауки России», Пермь, Россия (614990), ул. Букирева, 15), e-mail: eremch@psu.ru

У галофитов с разными механизмами солевого обмена, произрастающих на луговых солончаках лесостепного Зауралья, изучено накопление  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$ , сахарозы и пролина в листьях и подземных органах. Основную роль в приспособлении галофитов имеют активные механизмы солевого обмена, которые проявились в селективном поглощении  $\text{Cl}^-$  и  $\text{Na}^+$  из почвенного раствора, дифференцированном накоплении  $\text{Cl}^-$  и  $\text{Na}^+$  в листьях по сравнению с корнями, особенно у соленакапливающего *Salicornia europaea*. *Artemisia nitrosa* отличалась преимущественной аккумуляцией  $\text{Na}^+$  по сравнению с  $\text{Cl}^-$ , слабой дифференциацией органов по количеству ионов. Все растения, исключая *Limonium caspium*, характеризовались повышенным содержанием сахарозы в корнях по сравнению с листьями. В адаптации сорного вида *Saussurea amara* важны механизмы аккумуляции и локализации ионов солей и осмолпротекторная роль пролина.

Ключевые слова: засоление, галофиты, осморегуляция, накопление солей, осмолпротекторы.

## ACCUMULATION OF SOME OSMOLYTES PLANTS WITH DIFFERENT MECHANISM OF ADAPTATION TO SALINITY

Eremchenko O. Z., Chudinova L. A., Kusakina M. G., Shestakov I. E.

Perm State University, Perm, Russia (614990, street Bukireva, 15), e-mail: eremch@psu.ru

In halophytes with different mechanisms of salt metabolism, growing on solonchaks meadow steppe Zauralye studied the accumulation of  $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$ , sucrose and proline in leaves and underground parts. Major role in the adaptation of halophytes have active salt exchange mechanisms, which appeared in the selective absorption of  $\text{Cl}^-$  and  $\text{Na}^+$  from the soil solution, differential accumulation of  $\text{Cl}^-$  and  $\text{Na}^+$  in the leaves compared with roots, especially in solenakaplivayuschego *Salicornia europaea*. *Artemisia nitrosa* different preferential accumulation of  $\text{Na}^+$  compared to  $\text{Cl}^-$ , weak differentiation of the number of ions. All plants except *Limonium caspium*, characterized by a high content of sucrose in the roots compared to the leaves. In the adaptation of weed species *Saussurea amara* are important mechanisms for the accumulation and localization of salt ions and osmolprrotektornaya role of proline.

Keywords: salinity, halophyte, osmoregulation, salt accumulation, osmolprrotektory.

### Введение

Галофиты – растения с широким диапазоном галотолерантности представляют природную модель солеустойчивости растений. Мировой генофонд галофитов насчитывает 2500 видов, в том числе в Российской Федерации – 512 видов [6]. Генетические ресурсы галофитов России пока еще слабо изучены.

В основе солеустойчивости галофитов находятся эффективные механизмы солевого обмена. Из засоленного субстрата ионы быстро проникают через корневую систему во все органы растения и накапливаются в его клетках. Предельная концентрация ионов в клетках зависит от свойств цитоплазмы и уровня засоления среды. Среди галофитов выделяют соленакапливающие, солелокализирующие, солевывделяющие и соленепроницаемые группы растений. Адаптация к избытку солей шла по линии развития субклеточных, биохимических и молекулярных механизмов солеустойчивости [3]. У солелокализирующих галофитов имеются вздутые водоносные волоски на обратной стороне листьев, в которых концентрируется

избыток солей. У солевывделяющих галофитов избыток солей выделяется секреторной системой (специальные железки). Соленепроницаемые галофиты обладают эффективной барьерной и селективной функцией корня. В клетках корня предположительно существует выброс поглощенных ионов обратно в апопласт [2], ресорбция  $\text{Na}^+$  клетками корня из ксилемы [1].

Растения понижают водный потенциал путем аккумуляции в клетках неорганических ионов и (или) совместимых осмолитов (аминокислоты, четвертичные ионы, сахароспирты, углеводы) [4, 5]. При отсутствии у растений эволюционно сложившихся механизма солеустойчивости, их адаптация идет за счет эффективного механизма засухоустойчивости, важным критерием которого (как и солеустойчивости), служит способность к осморегуляции, стабильность водного и осмотического потенциалов содержимого растительных клеток [7, 8, 9, 10].

### **Цель исследований**

Пониженные равнины лесостепного Зауралья заняты черноземно-луговыми в разной степени засоленными почвами, солонцами и солончаками. На юге Челябинской области расположен заказник «Троицкий» площадью 1220 га; около 50 % его территории занимают в разной степени засоленные почвы. Луговые солончаки приурочены к болотным и озерным поясам и находятся под воздействием соленых грунтовых вод (уровень до метра и менее).

Цель исследований – изучить избирательное накопление минеральных ( $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$ ) и органических (сахароза, пролин) осмолитов в органах растений, произрастающих на луговом солончаке.

### **Материалы и методы исследований**

Объектами исследований были растения, отличающиеся механизмами регуляции солевого обмена, в том числе, соленакапливающий галофит *Salicornia europaea* L. – солерос европейский, солевывделяющий галофит *Limonium caspium* (Willd.) Gams – кермек каспийский, соленепроницаемый галофит *Artemisia nitrosa* Web. ex Stechm. – полынь селитряная и *Saussurea amara* (L.) DC. – соссюрея горькая, которая характеризуется высокой экологической пластичностью, активно заселяет нарушенные фитоценозы. Популяции всех изучаемых видов встречались в одних местах произрастания.

Растительные пробы в 10-кратной повторности были взяты в фазу вегетации – начало цветения. В водной вытяжке из листьев и корней (корневищ) установили содержание ионов  $\text{Na}^+$  методом пламенной фотометрии и  $\text{Cl}^-$  – меркулометрическим методом. Количество пролина определили по методу Bates, сахарозы – по Бертрану. В почвах изучили содержание водорастворимых ионов по общепринятым методам.

## Результаты исследований и их обсуждение

Сумма солей в слое 0-30 см лугового солончака составила 1,5–1,8 %, химизм хлоридно-сульфатный натриевый, Количество водорастворимого  $\text{Na}^+$  – около 16 мг-экв/100 г почвы,  $\text{Cl}^-$  – 3–4 мг-экв/100 г, ионы  $\text{SO}_4^{2-}$  варьировали в большем интервале – 17–24 мг-экв/100 г.

Растения заметно отличались по количеству ионов  $\text{Cl}^-$  в листьях (табл. 1). Аккумуляция  $\text{Cl}^-$  особенно велика у солероса – более 14 г на 100 г сухой массы. У кермека содержание  $\text{Cl}^-$  относительно невысокое. Полынь, по-видимому, обладает барьерными механизмами, препятствующими накоплению ионов хлора. Сорный вид сосюрея горькая значительно аккумулировал  $\text{Cl}^-$ .

Солерос отличался резкой дифференциацией органов по количеству  $\text{Cl}^-$  с преимущественным накоплением в листьях. У полыни и кермека имелось незначительное превышение содержания иона в листьях над его количеством в корнях. Сосюрея накапливала в листьях в 2 раза больше  $\text{Cl}^-$ , чем в корнях, создавая вверх направленный градиент водного потенциала.

Таблица 1

Среднее содержание  $\text{Cl}^-$  в органах растений, мг/100 г с.м.

Вид	Листья	Корни/корневища	НСР <sub>05</sub> *	Соотношение $\text{Cl}^-$ в листьях и корнях
Солерос европейский	14291	882	430	21
Сосюрея горькая	3334	1394	745	2
Кермек каспийский	1431	1244	105	1
Полынь селитряная	936	661	95	1
НСР <sub>05</sub>	148	87		

Примечание. Здесь и далее: НСР<sub>05</sub> – наименьшая существенная разность между содержанием в растениях; НСР<sub>05</sub>\* – наименьшая существенная разность между содержанием в листьях и корнях

Максимальным накоплением  $\text{Na}^+$  в листьях отличался соленакапливающий солерос (табл. 2). Достоверных различий по количеству  $\text{Na}^+$  в листьях остальных растений не установлено. В корнях также наибольшее количество  $\text{Na}^+$  у солероса, у полыни иона – в 2 раза меньше. Относительно низкое содержание  $\text{Na}^+$  (менее 1 г сухой массы) у сосюреи и кермека.

Все растения характеризовались большей аккумуляцией  $\text{Na}^+$  в листьях по сравнению с корнями. У солероса, сведы и кермека  $\text{Na}^+$  в листьях в 3 раза больше, чем в корнях.

Количество ионов  $\text{Cl}^-$  в почве в несколько раз ниже, чем водорастворимого  $\text{Na}^+$ . Произрастая на этом фоне, солерос, сосюрея и кермек отличались селективным накоплением в листьях  $\text{Cl}^-$ , по сравнению с количеством  $\text{Na}^+$ . Полынь отличалась повышенной аккумуляцией  $\text{Na}^+$ . В корнях у полыни и солероса  $\text{Na}^+$  больше, чем  $\text{Cl}^-$ , а у

кермека и сосюреи, напротив, больше Cl<sup>-</sup>.

Таблица 2

Среднее содержание Na<sup>+</sup> в органах растений, мг/100 г с.м.

Вид	Листья	Корни/ корневища	НСР <sub>05</sub> *	Соотношение Na <sup>+</sup> в листьях и корнях
Солерос европейский	8418	3217	668	3
Соссюрея горькая	1877	677	395	3
Кермек каспийский	1493	662	561	3
Полынь селитряная	1765	1551	108	1
НСР <sub>05</sub>	287	193		

Таким образом, исследуемые растения обладают эффективными механизмами транспорта ионов Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup>, регуляцией уровня их накопления в органах. Градиенты концентрации ионов между органами растений определяют движение воды из почвенного раствора в корни, а затем в ассимилирующие органы растений. Дифференциация тканей, клеток и органов по уровню накопления и локализации засоляющих ионов свидетельствует об активном транспорте ионов переносчиками против концентрационных градиентов [1, 2].

Широко распространенными и универсальными осмолитами, оказывающими также протекторный эффект, являются простые сахара, накапливающиеся при действии на растения засоления, засухи и других факторов [5]. Исследуемые растения не отличались по количеству сахарозы в листьях (табл. 3). Однако у солероса и полыни в корнях отмечено накопление сахарозы. У кермека в корневище имелось наименьшее количество сахарозы. Все растения, за исключением кермека, характеризовались повышенной концентрацией сахарозы в корнях по сравнению с листьями. Вероятно, при участии сахарозы создается низкий водный потенциал, необходимый для поглощения воды из сильноминерализованных почвенных растворов.

Свободный пролин при стрессе обладает полифункциональным эффектом, который проявляется не только в осморегуляторной, но также и в антиоксидантной, энергетической и других функциях, обеспечивающих поддержание клеточного гомеостаза [4]. У настоящих галофитов, произрастающих на солончаке, количество пролина в листьях было низким, однако в несколько раз больше его содержание в листьях сосюреи (табл. 4). Аналогичная картина прослежена и в корнях исследуемых растений. По-видимому, в адаптации сорного вида к засолению важна осмопротекторная роль пролина.

Таблица 3

Среднее содержание сахарозы в органах растений, % с.м.

Вид	Листья	Корни/корневища	НСР <sub>05</sub> *	Соотношение сахарозы в листьях и корнях
Солерос европейский	1,78	3,32	0,99	0,5
Соссюрея горькая	1,41	1,66	0,19	0,8

Кермек каспийский	1,89	0,40	1,48	5
Полынь селитряная	1,66	3,00	0,52	0,5
НСР <sub>05</sub>	0,36	0,45		

У всех растений содержится больше пролина в листьях, чем в корнях. У полыни на фоне наименьшего количества  $\text{Cl}^-$  и  $\text{Na}^+$  в листьях количество пролина в несколько раз выше по сравнению с корнями. Водный потенциал клеток листьев полыни, по-видимому, создается осмотически активными метаболитами.

Таблица 4

Среднее содержание пролина в органах растений, % с.м.

Вид	Листья	Корни/корневища	НСР <sub>05</sub> <sup>*</sup>	Соотношение пролина в листьях и корнях
Солерос европейский	0,23	0,14	0,07	1,6
Соссюрея горькая	2,29	1,27	1,4	1,8
Кермек каспийский	0,34	0,26	0,10	1,3
Полынь селитряная	0,76	0,19	0,23	4,0
НСР <sub>05</sub>	0,37	0,20		

### Выводы

1. Основную роль в приспособлении галофитов с разными механизмами имеют активные механизмы солевого обмена, которые проявились в селективном поглощении  $\text{Cl}^-$  и  $\text{Na}^+$  из почвенного раствора, дифференцированном накоплении  $\text{Cl}^-$  и  $\text{Na}^+$  в листьях по сравнению с корнями, особенно у соленакапливающего солероса. Солерос европейский, кермек каспийский и соссюрея горькая отличались повышенным накоплением  $\text{Cl}^-$  по сравнению с  $\text{Na}^+$ . Полынь селитряная при наименьшем содержании ионов отличалась преимущественной аккумуляцией  $\text{Na}^+$  по сравнению с  $\text{Cl}^-$ , слабой дифференциацией органов по накоплению ионов.
2. У сорного вида соссюреи горькой прослежены достаточно эффективные механизмы аккумуляции и локализации ионов, выраженные не в меньшей степени, чем у настоящих галофитов.
3. У трех видов растений, исключая кермек каспийский, отмечена повышенная аккумуляция сахарозы в корнях, которая служит, по-видимому, для создания положительного градиента водного потенциала. В адаптации соссюреи горькой к условиям произрастания на луговом солончаке, вероятно, существенная роль принадлежит такому осмопротектору как пролин.

### Список литературы

1. Балнокин Ю. В., Котов А. А., Мясоедова Н. А., Хайлова Г. Ф. Участие дальнего транспорта  $\text{Na}^+$  в поддержании градиента водного потенциала в системе среда → корень → лист у галофита *Sueda altissima* // Физиология растений. – 2005. – Т. 52. – № 4. – С. 549–557.
2. Веселов Д. С., Маркова И. В., Кудоярова Г. Р. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127. – № 5. – С. 482–493.
3. Захарин А. А. Особенности водно-солевого обмена растений при солевом стрессе // Агрехимия. – 1990. – № 8. – С. 68–73.
4. Кузнецов Вл. В., Шевякова Н. И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. – 1999. – Т. 46. – № 2. – С. 321–336.
5. Франко О. Л., Мело Ф. Р. Осмопротекторы: ответ растений на осмотический стресс // Физиология растений. – 2000. – Т. 47. – № 1. – С. 152–159.
6. Шамсутдинов З. Ш., Савченко И. В., Шамсутдинов Н. З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. – М.: Эдель-М, 2000. – 399 с.
7. Geerts P., Buldgen A., Diallo T., Dieng A. Drought resistance by six Senegalese local strains of *Andropogon gayanus* var. *bisquamulatus* through osmoregulation // Trop. Grassl. – 1998. – № 4. – P. 235–242.
8. Hare P. D., Cress W. A., Van Staden J. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress // Plant, Cell and Environ. – 1998. – № 6. – P. 535–553.
9. Patakas A., Noitsakis B. Mechanisms involved in diurnal changes of osmotic potential in grapevines under drought conditions // Vitis: Viticulat. and Enol. Abstr. – 2000. – V. 39. – № 1–2. – P. 14.
10. Stelser R., Lauchli A. Salt- and flooding tolerance of *Puccinellia peisonis*. III. Distribution and localization of ions in the plant. – E.Pflansenphysiol., 1978. – Vol. 88. – № 5. – P. 437–448.

### Рецензенты:

Боронникова Светлана Витальевна, доктор биологических наук, заведующая кафедрой ботаники и генетики растений, Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь.

Колясникова Надежда Леонидовна, доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой ботаники, генетики, физиологии растений и микробиологии, Пермская государственная сельскохозяйственная академия, г. Пермь.