

СТРАТЕГИИ ВЫЖИВАНИЯ РАСТЕНИЙ В ЗОНЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ СОЛЕОТВАЛОВ Г.СОЛИКАМСКА

Боталова К.И., Еремченко О.З., Шестаков И.Е.

ФГБОУ ВПО "Пермский государственный национальный исследовательский университет", Пермь, Россия (614990, Пермь, ул. Букирева, 15), e-mail: botalova.ksyu@list.ru

Возле солеотвалов сформировалась солеустойчивая растительность с участием адвентивных видов и представителей местной флоры. Изучение процессов накопления свободных ионов Na^+ , K^+ и Cl^- , а также низкомолекулярных соединений (пролин, моносахара, сахароза, аскорбиновая кислота) показало, что растения используют разные стратегии выживания. В солеустойчивости триостренника приморского имеют значение механизмы избирательного накопления свободных ионов Na^+ и Cl^- в листьях, K^+ – в подземных органах, а также концентрация пролина, аскорбиновой кислоты и моносахаров. Подорожник средний аккумулирует моносахара и ограничивает поступление Na^+ . Мать-и-мачеха обыкновенная концентрирует свободные ионы K^+ и моносахара в корневищах по сравнению с листьями, а также в ней развиты процессы, препятствующие поступлению токсичных ионов Na^+ и Cl^- в надземные органы.

Ключевые слова: солеотвалы, адаптация, накопление ионов, низкомолекулярные соединения.

THE PLANTS'S SURVIVAL STRATEGIES IN SALT DUMPS ZONE CONDITIONS OF SOLIKAMSK

Botalova K.I., Eremchenko O.Z., Shestakov I.E.

Perm State University, Perm, Russia (614990, Perm, street Bukireva, 15), e-mail: botalova.ksyu@list.ru

The salt-resistant vegetation with adventitious and local flora species was formed near salt dumps. Studying of processes of accumulation of free ions of Na^+ , K^+ and Cl^- , and also the low-molecular compounds (proline, monosugar, sucrose, ascorbic acid) was shown that plants use different strategy of a survival. Mechanisms of selective accumulation of free ions of Na^+ and Cl^- in leaves, K^+ - in underground bodies, and also concentration of proline, ascorbic acid and monosugars are matter for salt tolerance of the *Triglochin maritima*. The *Plantago media* accumulates monosugar and limits absorption of Na^+ . The *Tussilago farfara* concentrates free ions of K^+ and monosugar in rhizomes in comparison with leaves, and also it is developed processes which prevent to absorption of toxic ions of Na^+ and Cl^- in elevated bodies.

Keywords: salt dump, adaptation, accumulation of ions, low-molecular compounds.

В природных условиях растения постоянно или периодически испытывают на себе действие разных неблагоприятных факторов внешней среды, в том числе абиотических (низкие и высокие температуры, засуха, засоление и др.). Возрастающее антропогенное воздействие на природную среду и техногенное загрязнение приводит к негативным последствиям, таким как увеличение площади засоленных территорий, загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами, нефтепродуктами и др. [6].

Одной из универсальных защитных реакций растений в ответ на действие абиотических факторов является аккумуляция низкомолекулярных соединений (нетоксичных и не вызывающих изменений в метаболизме веществ), обладающих осморегуляторным и стресс-протекторным эффектом [9]. Эти защитные соединения характеризуются полифункциональностью; к ним относят растворимые углеводы, аскорбиновую кислоту, свободные аминокислоты (в частности, пролин) и др. [5; 7]. Особое значение они имеют при

действию стрессоров, вызывающих обезвоживание растительных клеток – засуха, засоление корневой среды. В настоящее время действие засоления проявляется в нехарактерных природных условиях, когда в окружающую среду под влиянием антропогенной деятельности в обилии поступают легкорастворимые минеральные вещества. Токсическое действие солей испытывают растения, не имеющие генетически детерминированных механизмов солеустойчивости.

В таежно-лесной зоне Пермского края спецификой калийного производства солей является накопление значительного количества отходов, представленных в основном хлоридами натрия, калия и магния. Возле солеотвалов развито засоление почвогрунтов и природных вод; произошла смена растительных сообществ на более устойчивые. Местная флора прошла отбор на эффективность неспецифических механизмов, позволяющих выживать при техногенном засолении. В составе растительности появились адвентивные солеустойчивые виды [4].

Адаптацию к техногенному засолению изучили у трех видов растений, произрастающих на территории солеотвала СКРУ–2, введенного в эксплуатацию в г. Соликамске в 1974 г. К представителям местной флоры относятся подорожник средний (*Plantago media* L.) и мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara* L.); адвентивный вид представлен триостренником приморским (*Triglochin maritima* L.). Естественные места произрастания триостренника – приморские и сырые луга, болота, солончаки, берега солоноватых водоёмов.

В водной вытяжке из листьев и подземных органов растений измерили содержание свободных ионов Na^+ и K^+ методом пламенной фотометрии, Cl^- - меркурометрическим методом, пролин – по Bates et al, аскорбиновую кислоту – по методу Пета в модификации Прокошева, сахара – по Бертрану. В почвогрунтах определили pH и содержание водорастворимых ионов. Математическая обработка данных проведена методами математической статистики, регрессионного и дисперсионного анализов.

Триостренник произрастал на почвогрунтах с высоким уровнем засоления, сульфатно-натриевым составом солей и щелочной реакцией. В местах обитания подорожника и мать-и-мачехи почвогрунты имели минимальное засоление при смешанном составе солей и нейтральной реакции почвенного раствора.

Как показали результаты исследований, виды отличались по способности аккумулировать свободные ионы Na^+ , K^+ и Cl^- в листьях (рис. 1) и подземных органах (рис. 2). Наибольший уровень содержания свободных ионов Na^+ и Cl^- в листьях триостренника, что связано с его способностью как галофита поддерживать градиент водного потенциала между корневой системой и надземными органами. Засоляющие ионы накапливаются в

вакуолях клеток листьев галофитов до более высоких концентраций, чем в вакуолях клеток корней [1]. Уровень содержания ионов натрия намного ниже в листьях у мать-и-мачехи и минимальный – у подорожника. Особую роль в ограничении поступления этих ионов в надземные органы у гликофитов, возможно, играет селективное извлечение ионов из ксилемного сока паренхимой [10].

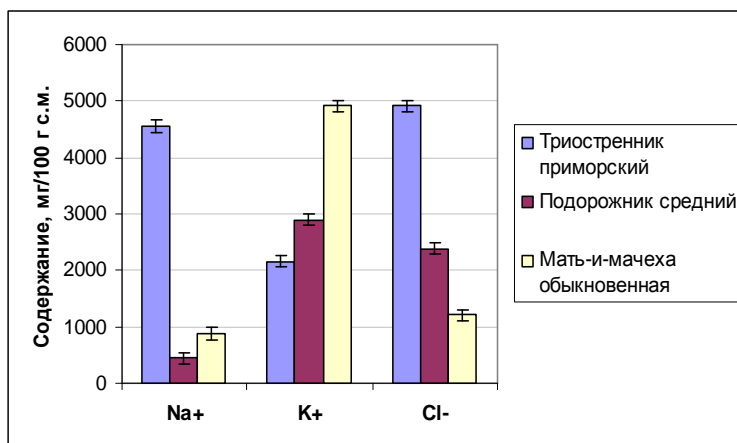


Рис. 1. Содержание свободных ионов Na^+ , K^+ , Cl^- в листьях растений из зоны солеотвала

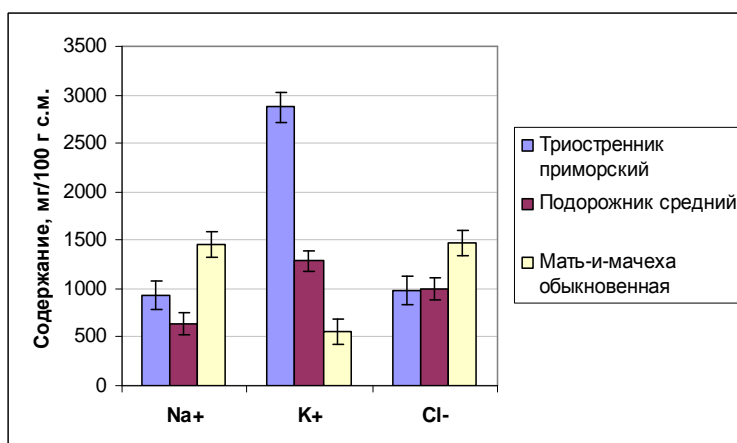


Рис. 2. Содержание свободных ионов Na^+ , K^+ , Cl^- в подземных органах растений из зоны солеотвала

У подорожника уровень накопления Cl^- в листьях практически в 2 раза выше, чем у мать-и-мачехи. Содержание свободных ионов хлора у всех растений достоверно выше, чем Na^+ ; это может быть связано с тем, что Cl^- обладают большей подвижностью в почвенном растворе и меньшей токсичностью для растений по сравнению с Na^+ [2].

В накоплении калия проявилась видоспецифичность; так, в листьях наибольшее содержание K^+ у мать-и-мачехи. По-видимому, это растение отличается высокой селективностью и активностью калиевых каналов мембран; избирательная концентрация калия в листьях по сравнению с корневищами обеспечивает необходимый градиент водного потенциала при засолении. Концентрация ионов калия на несколько порядков превышает концентрацию ионов натрия в цитоплазме клеток растений, что необходимо для нормального протекания физиологических процессов [6]. Подорожник также концентрирует

в листьях существенно больше K^+ , чем Na^+ . Наименьший уровень ионов калия в листьях характерен для галофита триостренника, известно, что галофиты выдерживают низкую обеспеченность питательными элементами. Однако в подземных органах триостренника количество калия наибольшее из всех растений, возможно, именно этот ион участвует в создании осмотического градиента, необходимого для поглощения воды из сильнозасоленной корневой среды.

При анализе содержания низкомолекулярных соединений было выявлено, что адаптация исследуемых видов обеспечивается разными соединениями (табл. 1). Так, наибольший уровень содержания пролина, как в листьях, так и в подземных органах, характерен для галофита триостренника; возможно, этот вид относится к особой группе пролин-аккумулирующих видов. Значение пролина в солеустойчивости триостренника доказывает прямая зависимость между накоплением свободных ионов Cl^- и пролином в листьях (рис. 3). Эта аминокислота в настоящее время рассматривается не только как осмопротектор, но и как соединение, которое защищает белково-липидные комплексы, в том числе за счет обезвреживания гидроксильных радикалов и других активных форм кислорода, повреждающих биомембраны [5]. Для мать-и-мачехи характерно заметное накопление пролина в корневищах по сравнению с листьями.

Таблица 1

Содержание низкомолекулярных протекторов в сухой массе растений

Вид	Орган	Пролин, мг/100 г	Моносахара, %	Сахароза, %	Аскорбиновая кислота, мг %
Триостренник приморский	Листья	2118 ± 199	1,6 ± 0,2	0,4 ± 0,04	87,9 ± 6,4
	Подземные органы	847 ± 242	0,5 ± 0,1	0,6 ± 0,1	52,7 ± 4,6
Подорожник средний	Листья	25 ± 6	2,7 ± 0,2	0,5 ± 0,03	52,8 ± 3,9
	Подземные органы	21 ± 1	3,4 ± 0,4	0,8 ± 0,3	58,2 ± 3,1
Мать-и- мачеха обыкновенная	Листья	60 ± 7	0,3 ± 0,03	0,4 ± 0,1	45,1 ± 1,4
	Подземные органы	119 ± 13	0,6 ± 0,08	0,7 ± 0,2	43,2 ± 3,6

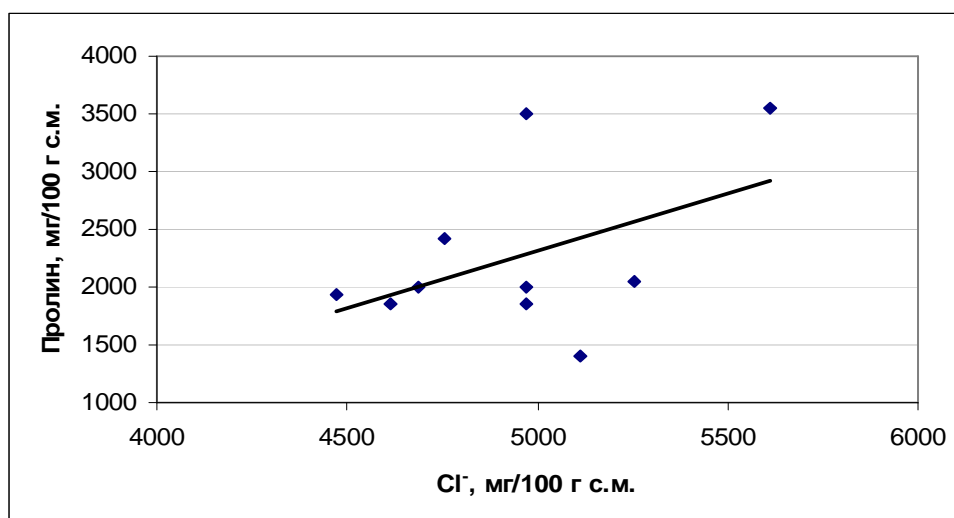


Рис. 3. Зависимость между содержанием свободных ионов хлора (x) и пролином (y) в листьях триостренника приморского:
 $y = -3328 + 1,13 * x$; $R = 0,73$; $R^2 = 0,53$; $F = 6,9$; $p = 0,0008$

Обоснована способность сахаров повышать стабильность биомембран путем формирования слабых связей с кислородными атомами фосфатов и фосфолипидов, продемонстрировано их антиденатурационное влияние на белки, а также практически все растворимые углеводы могут проявлять антиоксидантные эффекты [3]. В содержании сахарозы не выявлено достоверных различий у разных видов и органов растений, произрастающих в зоне солеотвала. Подорожник отличился наибольшим количеством моносахаров, как в листьях, так и в корнях (табл. 1), по-видимому, эти соединения имеют значение для выживания в условиях техногенного засоления. Адаптивное значение моносахаров подтверждает прямая зависимость между содержанием Na^+ и моносахаров в листьях подорожника (рис. 4).

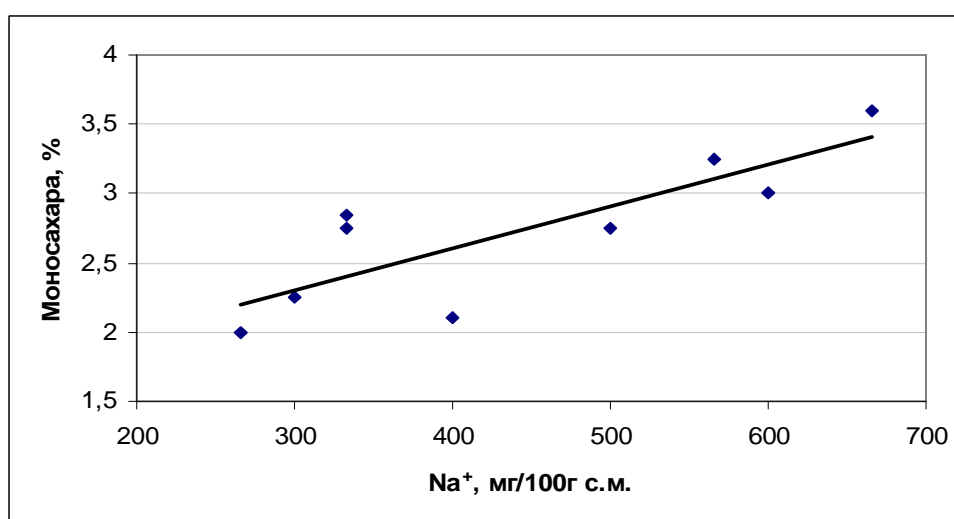


Рис. 4. Зависимость между содержанием свободных ионов натрия (x) и моносахаров (y) в листьях подорожника среднего:
 $y = 1,41 + 0,003 * x$; $R = 0,82$; $R^2 = 0,67$; $F = 14,4$; $p = 0,00003$

У мать-и-мачехи отмечено накопление моносахаров в корневищах по сравнению с листьями; получена регрессионная зависимость между содержанием засоряющих ионов Cl^- и моносахаров (рис. 5).

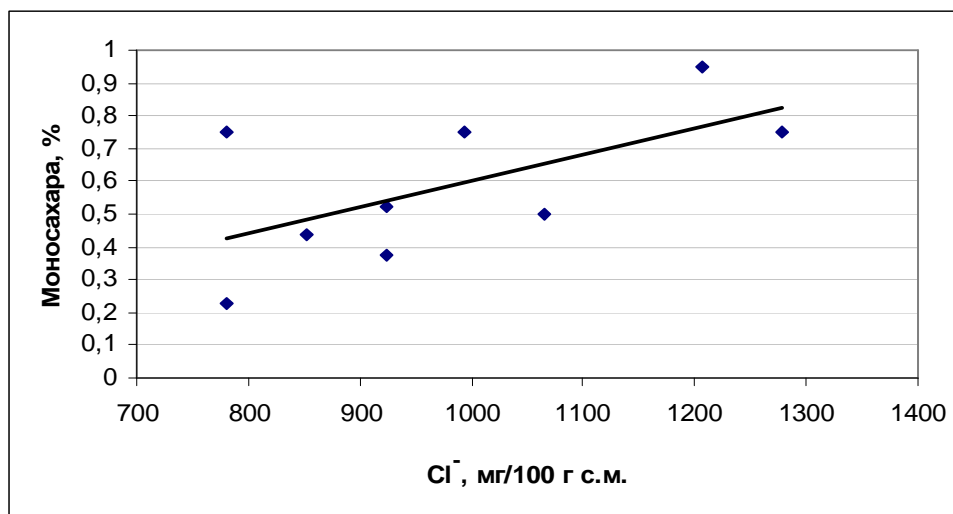


Рис. 5. Зависимость между содержанием Cl^- (x) и моносахаров (y) в подземных органах мать-и-мачехи: $y = 0,19 + 0,17 \cdot x$; $R = 0,72$; $R^2 = 0,52$; $F = 10,7$; $p = 0,00001$

Известна роль аскорбиновой кислоты в механизмах антиоксидантной защиты растений; она может непосредственно реагировать с супероксидным анион-радикалом, синглетным кислородом и гидроксильными радикалами. Особое значение аскорбиновая кислота имеет в энергетических процессах растений, где аскорбат выступает в качестве донора электронов в фотосинтетических реакциях и участвует в процессах фосфолирования [8]. У триостренника приморского, произрастающего на сильнозасоленных почвогрунтах, установлено повышенное количество аскорбиновой кислоты в листьях.

Выводы

1. В условиях техногенного засоления растения используют разные стратегии выживания, что показывает дифференцированное накопление свободных ионов и низкомолекулярных соединений в листьях и подземных органах.
2. В солеустойчивости триостренника приморского имеют значение механизмы избирательного накопления ионов Na^+ и Cl^- в листьях, а K^+ – в подземных органах. Высокая концентрация пролина в органах триостренника, повышенное количество аскорбиновой кислоты и моносахаров в листьях отражает значение этих соединений в адаптационных процессах.
3. Для выживания подорожника среднего в условиях техногенного засоления имеет значение аккумуляция моносахаров и механизмы, ограничивающие поступление ионов Na^+ .

4. Мать-и-мачеха обыкновенная концентрирует свободные ионы K^+ и моносахара в корневищах по сравнению с листьями, а также в ней развиты процессы, препятствующие поступлению токсичных ионов Na^+ и Cl^- в надземные органы.

Список литературы

1. Балнокин Ю.В., Мясоедов Н.А., Шамсутдинов З.Ш., Шамсутдинов Н.З. Роль Na^+ и K^+ в поддержании оводненности тканей органов галофитов Сем. *Cenopodiaceae* разных экологических групп // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, вып. 6. – С. 882–890.
2. Бойко Л.А. Солевой обмен растений, 1981. Пермь. 80 с.
3. Дерябин А.Н., Синькевич М.С., Дубинина И.М., Бураханова Е.А., Трунова Т.И. Влияние сахаров на развитие окислительного стресса, вызванного гипертермией (на примере растений картофеля экспрессирующих ген инвертазы дрожжей) // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 1. – С. 39–46.
4. Еремченко О.З., Четина О.А., Кусакина М.Г., Шестаков И.Е. Техногенные поверхностные образования зоны солеотвалов и адаптация к ним растений. – Пермь, 2013. – 148 с.
5. Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 321–336.
6. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессов. – Киев: Основа, 2010. – 205 с.
7. Мусиенко Н.Н., Тернавский А.И. Корневое питание растений. – Киев.: Высш. шк, 1989. – 203 с.
8. Чупахина Г.Н. Система аскорбиновой кислоты. – Калининград: Изд-во Калининградского ун-та, 1997. – 120 с
9. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растения к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа : Гилем, 2001. – 56 с.
10. Waisel Y. Biology of halophytes, New York; London: Acad. pres., 1972. – 154 p.

Рецензенты:

Боронникова С.В., д.б.н., профессор, заведующая кафедрой ботаники и генетики растений, ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», г. Пермь;

Наумов В.А., д.г.-м.н., доцент, директор Естественнонаучного института при Пермском государственном национальном исследовательском университете, г. Пермь.