

## Биохимическая обусловленность дифференциации галофитов по типу регуляции солевого обмена в условиях Приэльтонья

О. А. РОЗЕНЦВЕТ<sup>1</sup>, В. Н. НЕСТЕРОВ<sup>1</sup>, Е. С. БОГДАНОВА<sup>1</sup>, Г. Н. ТАБАЛЕНКОВА<sup>2</sup>, И. Г. ЗАХОЖИЙ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН  
445004, Тольятти, ул. Комзина, 10  
E-mail: nesvik1@mail.ru

<sup>2</sup> Институт биологии Коми научного центра УрО РАН  
167982, Сыктывкар, ГПС-2 ул. Коммунистическая, 28

Статья поступила 16.07.2015

Принята к печати 21.08.2015

### АННОТАЦИЯ

Исследован элементный состав, содержание пигментов, белков, липидов, свободных аминокислот и антиоксидантов пяти видов дикорастущих галофитов в условиях Приэльтонья. Растения различались по систематическому положению (сем. Chenopodiaceae, Plumbaginaceae, Asteraceae), типу регуляции солевого обмена (эу-, крино-гликогалофиты), жизненной форме (однолетние травы, полукустарнички), отношению к водному режиму (мезоксерофиты, ксеромезофиты). Обнаружено уменьшение содержания ионов К, Na, Са в ряду *Suaeda linifolia* > *Salicornia perennans* > *Halocnemum strobilaceum* > *Limonium gmelinii* > *Artemisia santonica*, но противоположная закономерность в содержании С. Увеличение общего содержания С в ряду глико-, крино- и эугалофитов сопровождается повышенным содержанием суммарных и мембранных липидов, суммарных и мембранных белков, а также пигментов. Галофиты значительно различались по уровню компонентов антиоксидантной системы – содержанию эндогенных пролина, растворимого белка, ПОЛ и уровню общей активности СОД. Классическим анализом установлено, что в целом дифференциация исследуемых видов галофитов по типу регуляции солевого обмена обусловлена биохимическими параметрами.

**Ключевые слова:** адаптация, аминокислоты, белки, галофиты, засоленные почвы, липиды, пигменты.

Растения, способные осуществлять жизненный цикл на почвах с высоким содержанием солей, получили название “галофиты” [Генкель, 1982; Lokhande, Suprasanna, 2012]. Несмотря на это общее название, отражающее отношение к одному экологическому фактору, они представляют гетерогенную

группу растений, к которым относятся представители разных таксонов, жизненных форм, экологических типов, флор [Шамсутдинов и др., 2001]. По способности накапливать соли в надземной части, галофиты разделяют на “соленакапливающие” – эугалофиты, “солевыделяющие” – криногалофиты, “солене-

проницаемые” – гликогалофиты [Генкель, 1982]. Различают также облигатные и факультативные галофиты.

Разные типы стратегий по отношению к накоплению солей отразились на строении растительного организма галофитов. Например, суккулентность является характерной для эугалофитов, в то время как гликогалофиты характеризуются ксерофитной структурой листа. Криногалофиты обладают выделительной функцией при помощи специализированных солевых желез (salt glands) [Dajic, 2006; Воронкова и др., 2008]. Эугалофиты, как правило, характеризуются крупными размерами фотосинтетических клеток, а крино- и гликогалофиты имеют значительно меньшие клетки хлоренхимы [Jennings, 1968].

Адаптация галофитов к засолению сформировалась в процессе филогенеза и затрагивает разные уровни организации: молекулярный, клеточный, организменный, популяционный, фитоценотический [Glenn, Brown, 1999; Flowers, Colmer, 2008; Munns, 2008]. В настоящее время общепризнано, что помимо прямого токсического действия, засоление вызывает у растений осмотический стресс, обусловленный резким падением водного потенциала корнеобитаемой среды, а также эндогенный окислительный стресс, что приводит к изменению конформации и денатурации структурных и ферментативных белков [Строганов, 1962; Smirnoff, 1998]. Противостояние осмотическому стрессу осуществляется за счет аккумуляции растениями совместимых органических и неорганических осмолитов, важнейшей особенностью которых является их нетоксичность для структурных и функциональных белков и нуклеиновых кислот [Nare et al., 1998; Франко, Мелоф, 2000]. Механизмы, регулирующие транспорт ионов из среды в клетку, нейтрализуют токсический эффект. Поступающие при засолении в клетку ионы выводятся из цитозоля при помощи ионных насосов [Cheeseman, Wiskens, 1986]. Этот тип приспособлений связан с защитными барьерными функциями мембран. Барьерная функция каждой мембраны зависит от ее проницаемости, определяемой ее структурой. Липидам отводится ведущая роль в регулировании текучести мембран – одного из главных условий обес-

печения функционирования белков, включая белки транспортных систем [Sui et al., 2010].

Антиоксидантные системы галофитов включают в себя широкий спектр низкомолекулярных соединений. Установлена причинно-следственная связь между высокой активностью антиоксидантных ферментов со степенью защиты от окислительных нарушений, вызванных засолением субстрата [Ksourî et al., 2010]. Универсальными компонентами, позволяющими стабилизировать осмотический потенциал растений, противостоять дефициту воды и токсическому действию избытка ионов, являются некоторые аминокислоты (АК) [Matysik et al., 2002].

Биохимическая адаптация, в отличие от специализированных приспособлений на физиологическом, морфологическом и других уровнях, определяет качественное и количественное своеобразие метаболических функций, необходимое для функциональной активности макромолекул и использования энергии [Хочачка, Сомеро, 1988].

Цель данной работы – исследование биохимической основы дифференциации галофитов с разным типом регуляции солевого обмена.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район Приэльтонья входит в состав Прикаспийской низменности. Климатические условия территории характеризуются резким недостатком влаги, сильной засушливостью, особенно в весенне-летний период. Растения в этих условиях в течение большей части вегетационного периода, кроме засоления, испытывают действия высокой инсоляции и температуры.

Объектами исследования выбраны *Salicornia perennans* Willd. (солерос солончаковый), *Suaeda linifolia* Pall. (сведа линейнолистная), *Halocnemum strobilaceum* Bieb. (сарсазан шишковатый), *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze (жермек Гмелина), *Artemisia santonica* L. (полынь сантонинная).

Для биохимических анализов использовали листья 15–20 растений, собранных на экспериментальных площадках размером 20 × 20 м в пределах одного фитоценоза. Из объединенной биомассы листьев составляли три неза-

висимых биологических пробы (2–4 г сырой массы). Особенности отбора растений, анализа почвы на содержание солей приведены в работе О. А. Розенцвет с соавт. [2013]. Экстракцию и анализ липидов, водорастворимых и мембранносвязанных белков (ВБ, МБ) в растительном материале проводили методами, описанными ранее [Rozentsvet et al., 2014]. Суммарное содержание липидов (СЛ) рассчитывали как сумму проанализированных отдельно нейтральных липидов (НЛ), глико- (ГЛ) и фосфолипидов (ФЛ). Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях растений определяли по содержанию тиобарбитуро-активных соединений после реакции с тиобарбитуровой кислотой, используя спектрофотометр “ПромЭкоЛаб ПЭ-3000 УФ” (Россия).

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

Содержание ионов определяли в сухом, размолотом материале, после минерализации проб [Методические указания..., 2005] с применением метода оптической эмиссионной спектроскопии с индуктивно связанной плазмой на приборе “SPECTRO CIROS-CCD”.

Барьерные свойства мембран оценивали по степени выхода (утечки) электролитов [Холодова и др., 2005]. Из листьев получали 6–10 высечек. Для удаления остатков клеток, поврежденных при вырезании высечек, и внеклеточного (апопластного) содержимого тканей проводили промывку образцов в течение 15 мин в 10 мл дистиллированной воды при встряхивании. Далее высушенные с поверхности образцы быстро переносили в чистые флаконы с 10 мл дистиллированной воды при температуре 20 °С и выдерживали 30 мин. Содержание электролитов в этом растворе характеризовало размер мембранной утечки. Оставшиеся в тканях электролиты экстрагировали новой порцией воды при кипячении в течение 5 мин с последующей экстракцией при встряхивании не менее 1 ч. Электропроводность растворов измеряли с помощью кондуктометра РWT (HI 98308) “HANNA Instruments” (Германия). Размер мембранной утечки оценивали как процент от суммы внутриклеточных электролитов, вышедших из клеток после удаления внеклеточного содержимого и экстрагированных кипячением.

Содержание пигментов определяли в ацетоновой вытяжке (90 %) на спектрофотометре “ПромЭкоЛаб ПЭ-3000 УФ” (Россия) при  $\lambda$  662, 645 и 470 нм. Для экстракции использовали 0,2–0,5 г сырой массы листьев. Расчет концентрации хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, доли хлорофиллов в светособирающем комплексе производили по методу Н. К. Lichenthaler [1987].

Активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли согласно рекомендациям, описанным в работе [Beauchamp, Fridovich, 1971].

Свободные аминокислоты определяли в лиофильно высушенном материале после извлечения их 70%-ным этанолом на анализаторе “ААА-400” (Чехия) в системе литиевых буферов.

Анализ каждого компонента проводили трижды в каждой биологической пробе. Данные в таблицах и рисунках представлены как средние арифметические со стандартной ошибкой.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованы биохимические свойства пяти видов дикорастущих галофитов, характеризующие водный и осмотический статус, состояние мембран и антиокислительной защиты клетки. Растения различались по систематическому положению, жизненной форме, отношению к водному режиму и типу регуляции солевого обмена. Так, эугалофиты *S. perennans* и *S. linifolia* (сем. Chenopodiaceae) являются однолетними травянистыми мезоксерофитами, а *H. strobilaceum* – полукустарничком ксеромезофитом. Крionoгалофит *L. gmelinii* (сем. Plumbaginaceae) – травянистый многолетник ксеромезофит, а гликогалофит *A. santonica* (сем. Asteraceae) – полукустарничек ксеромезофит.

Условия произрастания исследованных видов галофитов в бассейне оз. Эльтон различались в основном по содержанию и составу солей, содержанию влаги в почве. Анализ эдафических факторов показал, что сообщества с участием эугалофитов *S. perennans* и *H. strobilaceum*, сформировались на почвах с более сильным засолением (2,0 и 4,2 %), чем крionoгалофит *L. gmelinii* и гликогалофит *A. santonica* (1,6 %) (табл. 1). Однако *H. strobilaceum*,

Т а б л и ц а 1

## Физико-химические характеристики почвы в местах произрастания растений

Вид	Характеристика		
	влаж- ность, %	pH	соленость, % (сух. ост.)
<i>S. perennans</i>	27,0	8,6	2,0
<i>H. strobilaceum</i>	7,0	8,6	4,2
<i>S. linifolia</i>	23,0	8,7	1,7
<i>L. gmelinii</i>	24,6	8,8	1,6
<i>A. santonica</i>	24,6	8,7	1,6

в отличие от остальных исследованных видов, произрастал на более сухой почве – с влажностью всего 7,0 %. Кислотность почвенной вытяжки варьировала от 8,6 до 8,8, что характерно для засоленных почв, в которых Na, Ca, K и Mg вытесняют ионы H.

Главными условиями выживания любого растения при действии засоления является противостояние дефициту воды и токсическому действию избытка ионов. Оводненность листьев исследуемых галофитов, несмотря на сильное засоление почвы, оставалась в пределах 73–91 %. Причем у однолетних травянистых эугалофитов содержание влаги в надземной части составляло 89–91 %, а у многолетних эу-, крино- и гликогалофитов – 73–76 % (рис. 1).

Данные элементного состава показали, что содержание Na в листьях эугалофитов оказалось в 3 и более раза выше, чем у крино- и гликогалофитов (табл. 2). То есть нако-

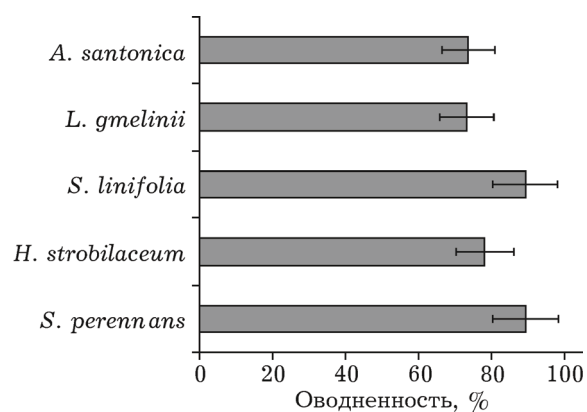


Рис. 1. Оводненность листьев галофитов в условиях Приэльтонья

пительная способность растений по отношению к ионам Na соответствовала типу накопления солей. Содержание K и Ca было существенно ниже по сравнению с Na. При этом содержание K оказалось практически одинаковым в листьях всех исследуемых видов, а количество Ca варьировало от 2,4 до 12,0 мг/г возд.-сух. массы. Особенно низкое содержание ионов Ca отмечено у *H. strobilaceum*.

Суммарное содержание ионов K, Na, Ca уменьшалось в ряду *S. linifolia* > *S. perennans* > *H. strobilaceum* > *L. gmelinii* > *A. santonica*. Ионы Na и K могут использоваться клеткой как неорганические осмолиты для поддержания внутриклеточного осмотического гомеостаза. В этом отношении очевидна большая осмолярность у соленакпливающих видов галофитов. Ионы Ca благодаря своим физико-химическим свойствам способны образовывать функционально активные комплексы в составе структурных образований клеток. В частности, ионы Ca образуют комплексы с ФЛ в липидном слое нефотосинтезирующих мембран [Строганов, 1962].

В содержании C в расчете на сухую массу отмечена противоположная закономерность в сравнении с ионами металлов – меньшее содержание у эугалофитов однолетников (*S. perennans* и *S. linifolia* – 223 и 224 мг) и большее у многолетников (*H. strobilaceum*, *L. gmelinii* и *A. santonica*). Выявлена отрицательная корреляция между накоплением Na и содержанием C в исследуемых видах галофитов ( $r = -0,88$ ). Концентрация N в листьях, как и C, зависела от жизненной формы растений с большим содержанием у многолетников *H. strobilaceum*, *L. gmelinii* и *A. santonica*. Повышенное содержание N в листьях растений иногда связывают с наличием фермента фотосинтеза рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилазы при сравнении растений с C<sub>3</sub> и C<sub>4</sub>-типом фотосинтеза, содержание которого составляет около 75 % органического азота листьев [Evans, 1989]. Однако все исследуемые растения относятся к растениям с C<sub>3</sub>-типом фотосинтеза, что дает основания полагать, что различия в содержании N связаны с видовыми особенностями. В научной литературе отмечено, что более информативным является отношение C/N [Иванов, 2001]. В нашем исследовании данный показа-

Элементный состав листьев галофитов, мг/г сухой массы

Вид	Ca	K	Na	N	C	C/N
<i>S. perennans</i>	8,2 ± 2,5	11,0 ± 4,0	140,0 ± 60,0	22,0 ± 4,0	223,0 ± 7,0	10
<i>H. strobilaceum</i>	2,4 ± 0,70	16,0 ± 6,0	120,0 ± 50,0	31,0 ± 2,1	301,0 ± 10,0	10
<i>S. linifolia</i>	9,8 ± 2,9	19,0 ± 8,0	150,0 ± 60,0	14,5 ± 2,6	224,0 ± 7,0	15
<i>L. gmelinii</i>	12,0 ± 4,0	15,0 ± 6,0	37,0 ± 15,0	27,1 ± 1,8	345,0 ± 11,0	13
<i>A. santonica</i>	7,3 ± 2,2	11,0 ± 4,0	40,0 ± 16,0	28,4 ± 1,9	436,0 ± 14,0	15

тель варьировал от 10 до 15 и не был связан с различиями в типе регуляции солевого обмена или в жизненной форме растений.

Ответы клетки на воздействия стрессовых абиотических факторов связывают с процессами ПОЛ. Анализ содержания малонового диальдегида (МДА), конечного продукта ПОЛ, показал, что в листьях *L. gmelinii* и *A. santonica* процессы ПОЛ протекают в 2 и более раза интенсивнее, чем у *S. perennans*, *S. linifolia* и *H. strobilaceum* (рис. 2, а).

Следует отметить высокую ( $r = -0,99$  при  $p = 0,01$ ) отрицательную корреляцию между содержанием в растениях Na и ПОЛ. Выход электролитов из клеток листьев эугалофитов оказался на 35–40 % выше, чем у крино- и гликогалофитов (см. рис. 2, б). В целом мембранные системы исследуемых галофитов об-

ладают высокой устойчивостью к повреждающему действию солей – степень повреждения мембран не превышала 15 % (см. рис. 2, б). Установлено, что содержание C в листьях галофитов коррелировало ( $r = -0,9$  при  $p = 0,04$ ) с мембранной проницаемостью клеток. Так, для видов *L. gmelinii* и *A. santonica* отмечена низкая проницаемость мембран и более высокое количество C на фоне низкого содержания Na. Мы предположили, что более высокое содержание C в листьях *L. gmelinii* и *A. santonica* связано с интенсивностью синтеза и накопления органического вещества, включая структурные компоненты мембран. Это предположение подтвердилось анализом состава липидов и белков (табл. 3).

Содержание СЛ в листьях галофитов можно описать рядом убывания: *A. santonica* >

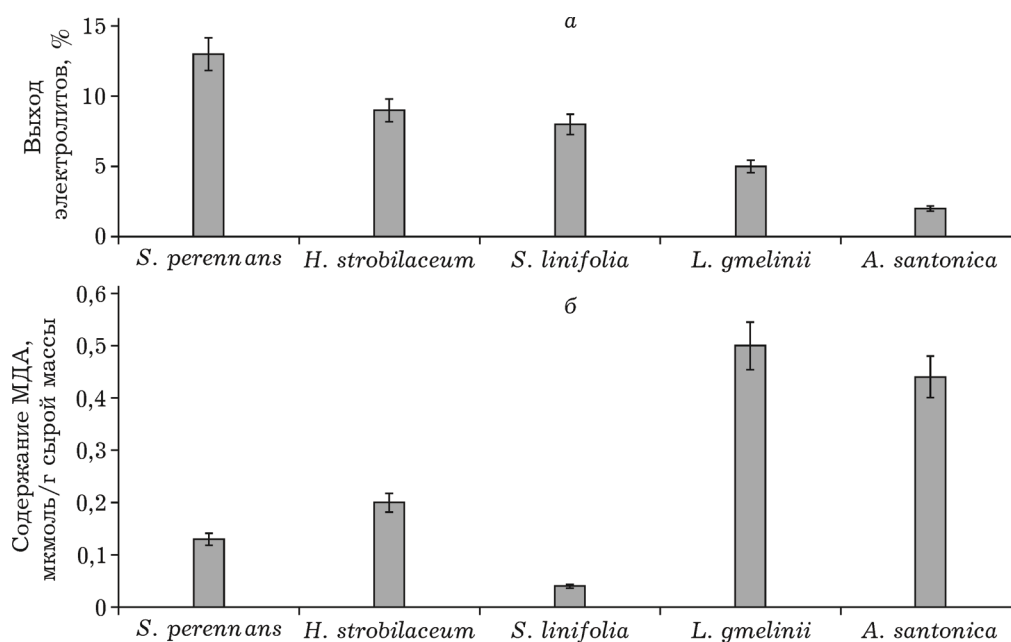


Рис. 2. Выход электролитов из клеток (а) и содержание МДА (б) в листьях галофитов в условиях Приэльтонья



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

Показатель	<i>S. perennans</i>	<i>H. strobilaceum</i>	<i>S. linifolia</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
ГЛ	0,5 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,2	2,8 ± 0,1	5,1 ± 0,1
ФЛ	0,5 ± 0,1	2,0 ± 0,4	0,9	2,2 ± 0,1	2,2 ± 0,1
НЛ	0,7 ± 0,1	1,5 ± 0	0,9	0,9 ± 0,1	7,1 ± 0,1
СЛ	1,7 ± 0,2	4,8 ± 1,0	3,0 ± 0,6	5,9 ± 1,0	14,4 ± 2,0
ГЛ/ФЛ	1,0	0,6	1,3	1,3	1,4
МБ	2,5 ± 0,2	3,8 ± 0,3	2,0 ± 0,2	3,0 ± 0,2	12,0 ± 0,8
ВБ	4,4 ± 0,4	11,7 ± 0,6	10,0 ± 0,7	12,2 ± 0,8	23,5 ± 4,5
ВБ/МБ	1,8	3,1	5,0	4,1	4,6
МБ/МЛ	2,5	1,1	0,9	0,5	1,6

П р и м е ч а н и е. ВБ – водорастворимые белки, ГЛ – гликолипиды, МБ – мембраносвязанные белки, СЛ – суммарные липиды, ФЛ – фосфолипиды, НЛ – нейтральные липиды.

> *L. gmelinii* > *H. strobilaceum* > *S. linifolia* > > *S. perennans*, соответственно от 14,4 до 1,7 мг/г сырой массы. В такой же последовательности менялось суммарное содержание мембранных ГЛ и ФЛ. Для крино- и гликогалофитов характерно преобладание ГЛ, образующих фотосинтезирующие мембраны, что является типичным для большинства высших растений гликофитов. Для истинных галофитов *S. perennans*, *S. linifolia* и *H. strobilaceum* установлено большее, либо равное содержание ФЛ – компонентов внехлоропластных мембран и ГЛ. Кроме того, в листьях *A. santonica* и *L. gmelinii* обнаружено большее количество запасных НЛ.

Анализ содержания белков показал, что растения *A. santonica*, в сравнении с остальными исследуемыми видами, содержат значительно больше МБ и ВБ. В меньшем коли-

честве белки обнаружены в растениях *L. gmelinii* и *H. strobilaceum*. Минимальные количества МБ и ВБ отмечены в листьях видов *S. perennans* и *S. linifolia*. Тем самым, эугалофиты, за исключением *H. strobilaceum*, содержат в листьях меньшее количество ВБ и МБ, чем крино- и гликогалофиты.

Более детальное исследование состава индивидуальных МБ показало, что у гликофита *A. santonica* и криногалофита *L. gmelinii* относительно низкое содержание фосфатидилэтаноламина (ФЭ) (не более 6 %) и высокое фосфатидилглицерола (ФГ) (более 20 %) в сравнении с эугалофитами (9–12 и 10–16 % от суммы ФЛ соответственно) (рис. 3).

ФГ – единственный из фосфорсодержащих липидов, который локализован в тилакоидных мембранах [Andrews, Mudd, 1985]. Известно, что в условиях окислительного

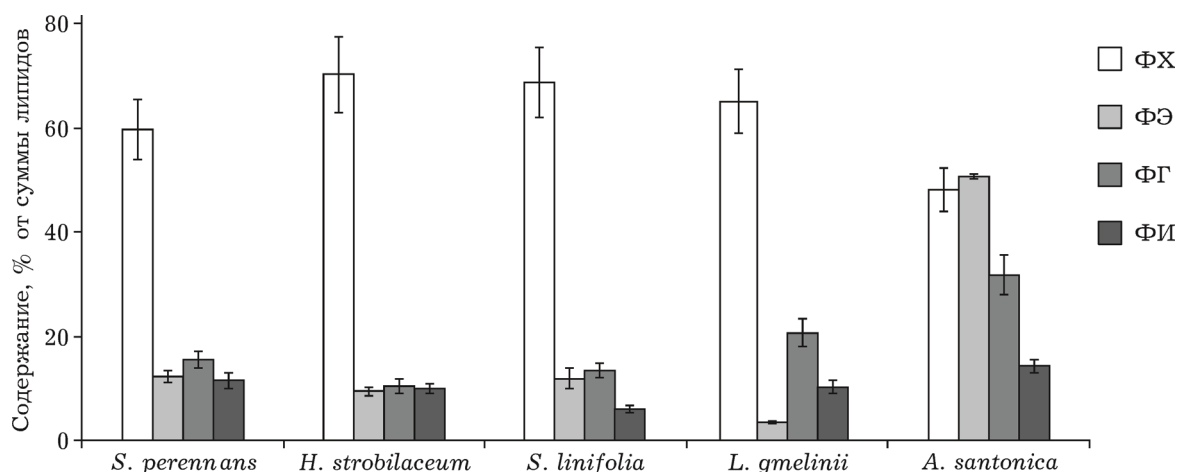


Рис. 3. Содержание индивидуальных фосфолипидов в листьях галофитов в условиях Приэльтонья

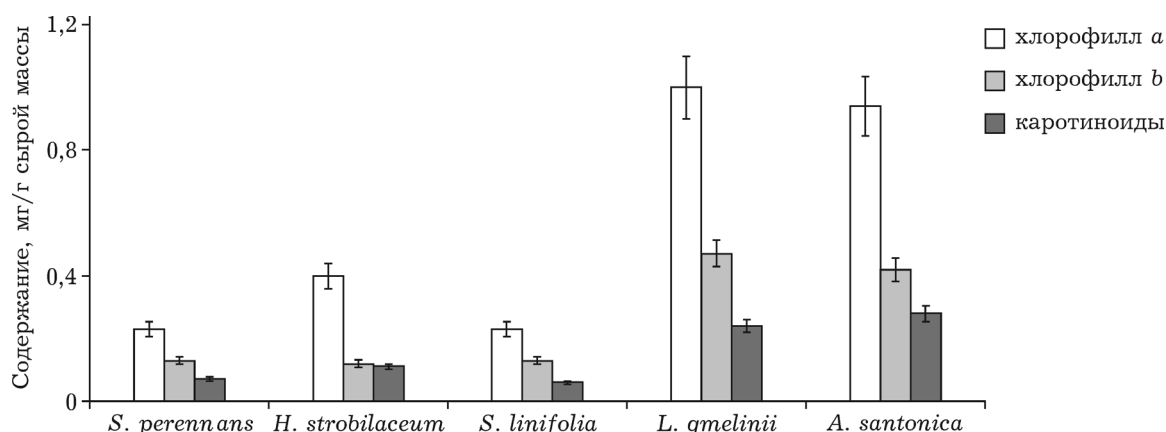


Рис. 4. Содержание пигментов в клетках листьев галофитов в условиях Приэльтонья

стресса синтез ФГ может возрастать [Wallis, Browse, 2002]. Более высокое содержания ФГ может рассматриваться как адаптивная реакция липидной компоненты крино- и гликогалофитов, направленная на стабилизацию фотосинтетического аппарата. Так, именно у *L. gmelinii* и *A. santonica*, в сравнении с эугалофитами, при высоком содержании ФГ наблюдали и большие значения ПОЛ. Кроме того, согласно современным представлениям, ФГ является необходимым липидом для структурной организации реакционных центров и антенных комплексов фотосистем [Yu, Benning, 2003]. Анализ пигментного фонда, неразрывно связанного с фотосинтезирующими мембранами, показал, что содержание зеленых и желтых пигментов в 2 и более раза выше в листьях крино- и гликогалофитов в сравнении с эугалофитами (рис. 4). Соответственно, более высокое содержание ФГ отмечено у растений, имеющих более высокий уровень пигментов.

Следовательно, увеличение общей концентрации С в ряду глико-, крино- и эугалофитов сопровождается увеличенным содержанием суммарных и мембранных липидов, суммарных и мембранных белков, а также пигментов ( $r = 0,87$  при  $p < 0,05$ ). То есть очевидна дифференциация галофитов по параметрам, характеризующим структуру мембран и фотосинтез.

Следует отметить, что многие из адаптивных особенностей, которые приводят к устойчивости растений к засолению, являются индуцибельными. Например, отдельные компоненты ВБ отвечают за защиту от окис-

лительного стресса [Орлова и др., 2007]. Так, тилакоид – связанная СОД – считается ответственной за нейтрализацию фотогенерируемых супероксидных радикалов в непосредственной близости от фотосистемы II. Полученные данные об активности СОД показывают, что большая активность проявляется у глико- и криногалофитов в сравнении с эугалофитами (рис. 5). Увеличение активности СОД коррелировало с увеличением содержания МДА, что подтверждает компенсаторную роль водорастворимых белков в ответ на активацию процессов ПОЛ, характерную для крино- и гликогалофитов.

Аналогичные данные получены для *Crithmum maritimum* – повышение активности СОД параллельно с увеличением интенсивности ПОЛ при нарастании воздействия NaCl [Ksouri et al., 2010].

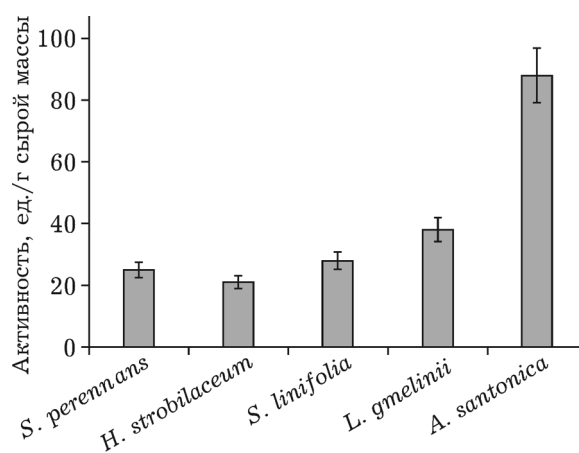


Рис. 5. Активность СОД в листьях галофитов в условиях Приэльтонья

Содержание свободных аминокислот в листьях галофитов, мкг/г сухой массы

Аминокислота	<i>S. perennans</i>	<i>H. strobilaceum</i>	<i>S. linifolia</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>A. santonica</i>
Аспарагиновая	45 (3,0)	14 (1,6)	6 (0,7)	0	82 (1,7)
*Пролин	271 (18,1)	155 (17,3)	270 (32,2)	147 (12,1)	3941 (81,7)
Глицин	19 (1,3)	23 (2,6)	8 (1,0)	46 (3,8)	21 (0,4)
*Аланин	376 (25,2)	225 (25,1)	139 (16,6)	377 (30,9)	214 (4,4)
Валин	78 (5,2)	72 (8,0)	99 (11,8)	81 (6,6)	174 (3,6)
Цистатионин	151 (10,1)	76 (8,5)	6 (0,7)	35 (2,9)	56 (1,2)
Изолейцин	0	0	27 (3,2)	0	0
Лейцин	53 (3,5)	63 (7,0)	17 (2,0)	32 (2,7)	19 (0,4)
Тирозин	33 (2,2)	39 (4,3)	26 (3,1)	39 (3,2)	9 (0,2)
*Фенилаланин	56 (3,7)	51 (5,7)	21 (2,5)	35 (2,9)	27 (0,6)
В-аланин	39 (2,6)	0	0	39 (3,2)	0
*γ-аминобутировая	189 (12,6)	50 (5,5)	172 (20,5)	310 (25,4)	47 (1,0)
Орнитин	19 (1,3)	6 (0,7)	16 (1,9)	9 (0,7)	6 (0,2)
Лизин	25 (1,7)	47 (5,2)	12 (1,4)	20 (1,6)	21 (0,4)
Гистидин	19 (1,3)	32 (3,6)	8 (1,0)	23 (1,9)	30 (0,6)
1-метилгистидин	17 (1,1)	0	0	0	0
3-метилгистидин	0	0	3 (0,4)	0	0
Аргинин	106 (7,1)	45 (4,9)	8 (1,0)	26 (2,1)	175 (3,6)
ΣСАК	892 (59,6)	481 (53,6)	602 (71,8)	869 (71,3)	4229 (87,7)
ΣАК	1496 (100)	898 (100)	838 (100)	1219 (100)	4822 (100)

П р и м е ч а н и е. \* – стрессовые аминокислоты, ΣСАК – сумма стрессовых аминокислот, ΣАК – сумма аминокислот, в скобках – % от суммы аминокислот.

Учитывая, что одним из механизмов устойчивости галофитов является противостояние осмотическому стрессу, исследовано содержание свободных АК. Их количество зависело от вида растений: в листьях эугалофитов *H. strobilaceum*, *S. salsa*, *S. perennans* содержалось 0,9–1,5, у криногалофита *L. gmelinii* – 1,2, у гликогалофита *A. santonica* – 4,8 мг/г сух. массы (табл. 4).

Обнаружено четыре непротеиногенных кислоты: цистатионин, β-аланин, орнитин, γ-аминобутировая кислота. Участие непротеиногенных кислот в общем пуле свободных АК составляет у гликогалофита 2,4 %, у криногалофита – 32 %, эугалофитов – 15–27 %. Стрессовые АК, к которым относятся аланин, фенилаланин, γ-аминобутировая кислота и пролин [Hare et al., 1998; Франко, Мелоф, 2000], составляли в клетках эугалофитов 54–71 %, криногалофита – 71 %, гликогалофита – 88 % от суммы АК. В составе свободных АК гликогалофита *A. santonica* доминирует пролин (82 %), а у эугалофитов и криногалофита значительная часть “стрессовых”

АК представлена аланином и γ-аминобутировой кислотой. Кроме того, эу- и криногалофиты накапливали больше тирозина и фенилаланина – АК шикиматного пути, являющихся предшественниками многих фенольных соединений, обладающих антиоксидантными свойствами и участвующих в процессах лигнификации клеток.

В литературе имеется большое количество косвенных доказательств того, что пролин обладает антиоксидантными свойствами, которые связывают с его способностью стабилизировать структуры белков и мембран за счет образования гидрофильных оболочек, что, в свою очередь, препятствует инактивации белков гидроксильными радикалами и синглетным кислородом [Matysik et al., 2002]. Возможно, произрастание гликогалофита в условиях засоления индуцирует аккумуляцию пролина, поскольку накопление натрия и пролина положительно взаимосвязаны.

Следует отметить, что галофиты значительно различались по уровню компонентов антиоксидантной системы. Так, растения на



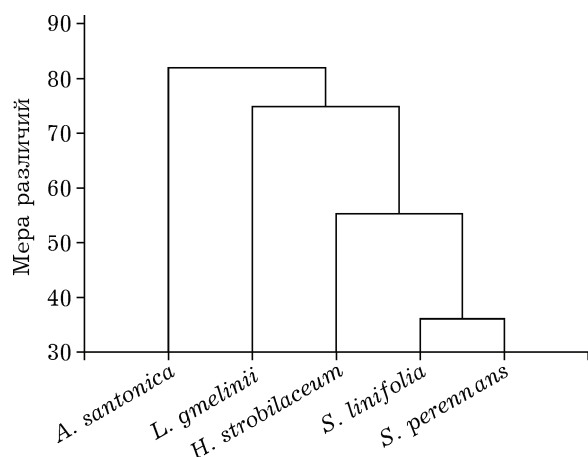


Рис. 6. Степень родства биохимических признаков галофитов в условиях Приэльтонья по данным кластерного анализа

порядок расходились по содержанию эндогенных пролина, растворимого белка, ПОЛ и уровню общей активности СОД. Это указывает на то, что вклад компонентов в антиоксидантную защиту неравнозначен и зависит от вида растения. Между некоторыми антиоксидантными реакциями существуют выраженные реципрокные отношения, которые наиболее четко заметны между уровнем пролина и выходом электролитов.

Анализируя биохимические характеристики исследуемых видов растений, установлена их дифференциация в соответствии с типом регуляции солевого обмена (рис. 6).

По содержанию липидов, белков, пигментов, АК и др. травянистые эугалофиты-однолетники *S. perennans* и *S. linifolia* объединены в один кластер и отличаются от эугалофита-многолетника *H. strobilaceum*. Однако данные виды расположены ближе друг к другу, чем к криногалофиту *L. gmelinii*. В свою очередь, вид *L. gmelinii* расположен особенно от эугалофитов и от гликогалофита *A. santonica*, который имеет наименьшее сходство с эугалофитами.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, биохимическая дифференциация исследуемых видов галофитов совпадает с типом регуляции солевого обмена, что означает активное и специфическое включение липидов, пигментов, белков клеток в механизмы адаптации эугалофитов, крино-

галофитов и гилкогалофитов к экстремальным условиям среды, в частности к высокому уровню засоления почвы.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 04-12-01110-а, 14-04-1018914-к.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Воронкова Н. М., Бурковская Е. В., Безделева Т. А., Бурундукова О. Л. Морфологические и биологические особенности растений в связи с адаптацией к условиям морских побережий // Экология. 2008. № 1. С. 3–9.
- Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Иванов Л. А. Морфологические и биохимические особенности бореальной зоны с разными типами адаптивных стратегий: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2001. 24 с.
- Методические указания по проведению разрушения органических веществ в природных, питьевых, сточных водах и пищевых продуктах на микроволновой системе "Минотавр-2". СПб.: Люмэкс, 2005. 20 с.
- Орлова Н. В., Кусакина М. Г., Сучкова Н. В. Зависимость содержания водорастворимых белков в органах галофитов от уровня засоления почвы // Вестн. Перм. ун-та. 2007. Вып. 5 (10). С. 31–34.
- Розенцвет О. А., Богданова Е. С., Нестеров В.Н. экологическая пластичность мембранных глицеролипидов дикорастущих галофитов в условиях Приэльтонья // Изв. Самарского н. ц. РАН. 2013. Т. 15, № 3 (1). С. 376–382.
- Строганов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы). М.: АН СССР, 1962. 336 с.
- Франко О., Мелоф Р. Осмопротекторы: ответ растений на осмотический стресс // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 1. С. 152–159.
- Холодова В. П., Волков К. С., Кузнецов Вл. В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 848–858.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.
- Шамсутдинов З. Ш., Савченко И. В., Шамсутдинов Н. З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М.: Эдель-М, 2001. 399 с.
- Andrews J., Mudd J. B. Phosphatidylglycerol synthesis in pea chloroplasts. Pathways and localization // Plant Physiol. 1985. Vol. 79. P. 259–265.
- Beauchamp C., Fridovich I. Superoxide Dismutase: Improved Assays and an Assay Applicable to Acrylamide Gels // Ann. Biochem. 1971. Vol. 44. P. 276–287.
- Cheeseman J. M., Wickens, L. K. Control of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> transport in *Spergularia marina*. I. Transpiration effects // Physiol. Plant. 1986. Vol. 67. P. 1–6.
- Dajic Z. Salt stress // Physiology and molecular biology of stress tolerance in plant / eds. K. V., Madhava Rao Raghavendra A. S., Janardhan R. K. Netherlands: Springer, 2006. P. 41–99.

- Evans J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants // *Oecologia*. 1989. Vol. 108. P. 197–206.
- Flowers T. J., Colmer T. D. Salinity tolerance in halophytes // *New Phytol.* 2008. Vol. 179. P. 945–963.
- Glenn E. P., Brown J. J. Salt tolerance and crop potential of halophytes // *Crit. Rev. Plant Sci.* 1999. Vol. 18. P. 227–255.
- Hare P. D., Cress W. A., van Staden J. Dissecting the roles of osmolytes accumulation during stress // *Plant Cell Environ.* 1998. Vol. 21. P. 535–553.
- Jennings H. Halophytes, succulence and sodium in plants – a unified theory // *New Phytol.* 1968. Vol. 67. P. 899–911.
- Ksouri R., Megdiche W., Koyro H-W., Abdelly C. Responses of Halophytes to Environmental Stresses with Special Emphasis to Salinity // *Advan. Bot. Res.* 2010. Vol. 83. P. 117–145.
- Lichtenthaller H. K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes // *Methods in enzymology*. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
- Lokhande V. H., Suprasanna P. Prospects of Halophytes in Understanding and Managing Abiotic Stress Tolerance // *Environmental adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change* / eds. P. Ahmad, M. N. V. Prasad. Springer science + Business Media, 2012. P. 29–56.
- Matysik J., Alia, Bhalu B., Mohanty P. Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants // *Curr. Sci.* 2002. Vol. 82. P. 525–532.
- Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2008. Vol. 59. P. 651–681.
- Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia // *Phytochemistry*. 2014. N 105. P. 37–42.
- Smirnoff N. Plant resistance to environmental stress // *Curr. Opin. Plant Biol.* 1998. Vol. 9. P. 214–219.
- Sui N., Li M., Li K., Song J., Wang B-S. Increase in unsaturated fatty acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhances protection of photosystem II under high salinity // *Photosynthetica*. 2010. Vol. 48. P. 623–629.
- Wallis J. G., Browse J. Mutants of Arabidopsis reveal many roles for membrane lipids // *Prog. Lipid Res.* 2002. Vol. 41. P. 254–278.
- Yu B., Benning C. Anionic lipids are required for chloroplast structure and function in Arabidopsis // *The Plant Journ.* 2003. Vol. 36. P. 762–770.

## Biochemical Conditionality of Halophytes' Differentiation by the Type of Regulation of Salt Metabolism in Prieltonye

O. A. ROZENTSVET<sup>1</sup>, V. N. NESTEROV<sup>1</sup>, E. S. BOGDANOVA<sup>1</sup>, G. N. TABALENKOVA<sup>2</sup>, I. G. ZAKHOZHIIY<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Institute of Ecology of the Volga River Basin, RAS  
445003, Togliatti, Komzina str., 10  
E-mail: olgarozen55@mail.ru*

<sup>2</sup> *Institute of Biology  
Komi Scientific Centre, UB RAS  
167982, Syktyvkar, GPS-2, Kommunisticheskaya str., 28*

The elemental composition, the content of pigments, proteins, lipids, free amino acids and antioxidants of 5 wild halophyte species in Prieltonye were investigated. Plants differed in systematic location (Chenopodiaceae, Plumbaginaceae, Asteraceae), the type of regulation of salt metabolism (eu-, cryno- and glycohalophytes), life form (annual grasses, shrubs), the water regime (mesoxerophytes, xeromesophytes). A decrease in the ion content of K, Na, Ca among *Suaeda linifolia* > *Salicornia perennans* > *Halocnemum strobilaceum* > *Limonium gmelinii* > *Artemisia santonica* was noted. The reversed pattern was observed for the content of C. The increase in the total content of C in glyco-, cryno- and euhalophytes was accompanied by increased content of total and membrane lipids, proteins and pigments. Halophytes varied considerably in terms of components of the antioxidant system – the content of endogenous proline, soluble protein, lipid peroxidation and the level of total SOD activity. Cluster analysis revealed that the differentiation of the studied halophyte species by the type of regulation of salt metabolism was mostly determined by biochemical parameters.

**Key words:** adaptation, amino acids, proteins, halophytes, saline soil, lipids, pigments.