

Изменчивость элементного состава листьев *Nitraria schoberi* L. и *N. sibirica* Pall. в связи с эдафическими условиями произрастания

И. Г. БОЯРСКИХ¹, С. А. ХУДЯЕВ², М. А. ТОМОШЕВИЧ¹, А. А. ЭРСТ¹, С. Д. ВУ³, Е. В. БАНАЕВ¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: arysa9@mail.ru

²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
630099, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 8/2

³Ключевая лаборатория улучшения травостоя и агроэкосистем пастбищ,
Экологический колледж, Университет Ланьчжоу
Ланьчжоу, 730000, Китай

Статья поступила 15.03.2024

После доработки 25.03.2024

Принята к печати 30.03.2024

АННОТАЦИЯ

Изучена изменчивость содержания макро- и микроэлементов в почве и листьях двух видов рода *Nitraria* L. в различных местообитаниях Сибири. Получены новые данные о варьировании содержания K, Na, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Li, Sr, Cd в листьях растений *N. schoberi* L. и *N. sibirica* Pall. Установлено, что уровень засоления местообитаний *N. sibirica* (до 3,23 %) может превышать засоление почв *N. schoberi* (до 0,5 %) более чем в 6 раз. Почвы местообитаний *N. schoberi* характеризуются более низким содержанием карбонатов (1–3,8 %) и физической глины (2–19 %) по сравнению с почвами местообитаний *N. sibirica* – 1,2–18,2 и 9–40 % соответственно. Увеличение содержания физической глины в почве положительно влияло на накопление в листьях растений Mg, Cu ($p \leq 0,01$) и Mn ($p \leq 0,001$). Степень засоления почв положительно связана с накоплением в листьях растений Ca, Zn, Sr ($p \leq 0,01$), Mg ($p \leq 0,05$) и Cd ($p \leq 0,001$). Увеличение в почве подвижного Na положительно коррелировало с концентрацией в листьях Ca, Cu ($p \leq 0,01$) и Zn ($p \leq 0,001$). В листьях *N. sibirica* концентрация K, Ca, Mg, Fe, Sr, Mn, Zn и Cu была в 1,5–3 раза выше, чем в листьях *N. schoberi*. Оба вида способны накапливать очень высокие концентрации Na (*N. schoberi* до 83,8 г/кг, *N. sibirica* до 77,2 г/кг). В листьях растений *N. schoberi* имматурного возрастного состояния содержалось K и Na в 7 раз, а Mg и Ca в 3–5 раз больше, чем в листьях взрослых генеративных растений. Исследование будет способствовать пониманию механизмов адаптации видов *Nitraria* к условиям засоления.

Ключевые слова: Nitrariaceae, галофиты, засоленность почв, элементный состав, коэффициент биогеохимической подвижности.

ВВЕДЕНИЕ

Галофиты – разнообразная группа растений с высокой солеустойчивостью. Благодаря толерантности к засоленности и низкой доступности питательных веществ эти растения перспективны для развития сельского хозяйства в экстремальных средах и могут быть использованы для восстановления засоленных почв и фиторемедиации [Agudelo et al., 2021]. Для управления адаптациями ценных культурных галофитов необходимо понимание механизмов формирования солеустойчивости, включающих осмотическую регулировку, суккулентность, транспорт и поглощение ионов, антиоксидантные системы, поддержание окислительно-восстановительного и энергетического статуса, а также включение и (или) выведение солей [Lokhande, Suprasanna, 2012].

Известно, что минеральный состав растений обусловлен как почвенно-геохимическими условиями произрастания, так и особенностями минерального обмена, характерными для различных таксонов [Broadley et al., 2004; Watanabe et al., 2007]. Между засоленностью и поглощением элементов минерального питания растениями имеются сложные взаимосвязи, показанные в ряде работ при изучении влияния соляного стресса на поглощение макро- и микроэлементов в лабораторных исследованиях [Eom et al., 2007; Lotfi et al., 2009]. Установлено как увеличение, так и уменьшение концентраций макро- и микроэлементов в растениях либо отсутствие влияния соляного стресса на уровень их накопления [Bekmirzaev et al., 2021].

В силу своих физиологических особенностей галофиты являются растениями-концентриаторами и способны накапливать в тканях значительное количество легкорастворимых солей [Прокопьев, 2001], что позволяет рассматривать их в качестве перспективных видов растений для фиторемедиации [Ahmadi et al., 2022]. Контроль содержания микроэлементов в растениях необходим также в связи с тем, что многие галофиты представляют собой источник биологически активных веществ, и могут быть ценным пищевым и лекарственным сырьем [Agudelo et al., 2021].

Род *Nitraria* L. (Nitrariaceae) насчитывает 11 видов кустарниковых эвгалофитов, распространенных в степных и пустынных районах Малой, Центральной и Средней Азии,

Юго-Восточной Европы, Северной Африки, Австралии на различных типах засоленных почв, часто по берегам горько-соленых водоемов [Li et al., 2012; Yang et al., 2012; Banaev et al., 2023a, b]. Для степных и полупустынных районов, где произрастают виды *Nitraria*, характерны сульфатные и содовые ландшафты с аномальным содержанием в почвах Cu, Zn, B, Mo, Mn, Co, F, Li [Тайсаев, 1994].

Nitraria является перспективной мелиоративной, а также плодовой и лекарственной культурой [Khan, Qaiser, 2006; Banaev et al., 2014]. В настоящее время наиболее активно исследования видов *Nitraria* ведутся в странах, где остро стоит проблема засоления и опустынивания, – Австралии, Алжире, Египте, Израиле, Кувейте, Китае. В последние годы интерес к этому роду значительно вырос, в том числе с выявлением цитотоксического действия листовых экстрактов [Boubaker et al., 2015] и их противовирусной активности, в частности в отношении вирусов гриппа A подтипов H5N1 и H3N2 [Zhelezniachenko et al., 2018; Kurskaya et al., 2022]. Ранее была показана перспективность использования в лекарственных целях *N. sibirica* Pall. и *N. schoberi* L., выявлены эколого-географические и таксономические особенности состава и содержания фенольных соединений в листьях растений [Banaev et al., 2015; Воронкова и др., 2017], установлены некоторые закономерности размещения этих видов в зависимости от уровня засоления местообитаний [Khudyayev, Banaev, 2012].

Цель данной работы – выявление эколого-биохимических особенностей *N. schoberi* и *N. sibirica* в различных местообитаниях Сибири на основе анализа изменчивости элементного состава в системе “почва – растения”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование изменчивости содержания макро- и микроэлементов в почве и листьях растений в трех природных популяциях *N. schoberi* и в девяти – *N. sibirica* проводилось в 2010–2014 гг. в Сибири в пределах Кулундинской равнины, Приобского плато и межгорных котловин Алтай-Саянской складчатой области (Чуйской, Минусинской, Туррано-Уюкской, Улугхемской и Убсу-Нурской) (табл. 1).

Т а б л и ц а 1
Исследуемые образцы *N. schoberi* и *N. sibirica*

Образец	Местообитание	Координаты
<i>N. schoberi</i>		
Kulunda	Россия, Алтайский край, Славгородский р-н, оз. Кулундинское	N 52°52'56.88" E 79°43'00.90"
Malinovoe	Россия, Алтайский край, Михайловский р-н, на берегу оз. Малиновое	N 51°41'23.28" E 79°45'19.50"
Bagan	Россия, Новосибирская обл., Баганский р-н, юго-западнее с. Грушевка, терраса оз. Б. Баган	N 53°53'54.54" E 77°08'33.60"
<i>N. sibirica</i>		
Balansor	Россия, Алтайский край, Угловский р-н, берег оз. Балансор	N 51°16'46.20" E 80°36'28.80"
Gornyak	Россия, Алтайский край, Локтевский р-н, окр. с. Горняк	N 51°01'16.32" E 81°17'41.04"
Rubtsovsk	Россия, Алтайский край, городской округ Рубцовск, окр. г. Рубцовска	N 51°31'58.44" E 81°09'34.56"
Hadyn	Россия, Республика Тыва, Тандинский кожуун, северный берег оз. Хадын	N 51°21'48.84" E 94°30'00.00"
Turan	Россия, Республика Тыва, Пий-Хемский кожуун, окр. с. Туран, берег оз. Белое	N 52°08'51.48" E 93°45'02.58"
Ulug-Kol	Россия, Республика Хакасия, Усть-Абаканский р-н, на берегу оз. Улуг-коль	N 53°48'13.62" E 90°39'25.14"
Shara-Nur	Россия, Республика Тыва, Тес-Хемский кожуун, берег оз. Шара-Нур	N 50°13'58.32" E 94°33'25.32"
Tobeler	Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Тобелер	N 49°54'30.30" E 88°48'54.84"
Kosh-Agach	Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, в 13 км от с. Кош-Агач, на берегу озера в долине р. Чуя	N 50° 0'41.94" E 88°38'36.60"

Химические элементы (K, Na, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Li, Sr, Cd) в системе “почва – растение” изучались методом сопряженного отбора и анализа почвенных и растительных образцов (листья). Средняя проба составлялась из 10 растений в каждой популяции. Из зоны минерального питания (0–30 см) этих растений проводился отбор почвенных образцов и формировалась средняя составная проба для определения элементного химического и солевого состава. Листья с растений отбирали в генеративном возрастном состоянии (g), преимущественно на стадии созревания плодов. В популяции *N. schoberi*_Bagan для сравнительного анализа дополнительно отобраны пробы с растений виргинильного возрастного состояния (v), а также с взрослых растений, находящихся в угнетенном состоянии

(gs). В популяции *N. schoberi*_Malinovoe взяты пробы с двух участков (Malinovoe_1, Malinovoe_2) с разной степенью засоления. Также в популяции *N. sibirica*_Balansor взяты пробы по профилю озерной котловины: на берегу озера – Balansor_1, в средней части склона – Balansor_2, и в верхней части склона – Balansor_3. Листья в популяции *N. sibirica*_Balansor собраны с генеративных растений в фазе бутонизации.

Почвы диагностировали стандартными методами [Классификация..., 2004]. В водной вытяжке из почв (соотношение почва – дистиллированная вода 1 : 5) определяли концентрацию катионов (K, Na, Ca, Mg) и анионов (HCO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^-). Катионы определяли методом атомной абсорбции на атомно-абсорбционном спектрометре “Квант-2МТ” (Россия), ионы

HCO_3^- – методом титрования при помощи раствора H_2SO_4 концентрацией 0,02 моль/дм³, ионы Cl^- – аргентометрическим методом по Мору (титрование иона Cl^- в водной вытяжке раствором AgNO_3 концентрацией 0,02 моль/дм³). Ионы SO_4^{2-} определяли весовым методом после их осаждения из водной вытяжки 10%-м раствором BaCl_2 . Содержание CaCO_3 определяли на кальциметре КМ-04 (Россия) после обработки почвы раствором HCl (1 : 3). pH водной суспензии (соотношение почва – дистиллированная вода 1 : 2,5) определяли потенциометрическим методом на pH-метре/иономере ИТАН (Россия) комбинированным стеклянным электродом ЭСК-10601 (Россия). Количество частиц размером менее 0,01 мм (физическая глина) определяли пипеточным методом [ГОСТ 12536-2014, 2019]. Содержание органического вещества определяли фотометрическим методом, который основан на окислении органического вещества почв раствором $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ в H_2SO_4 и последующем определении содержания трехвалентного Cr, эквивалентного содержанию органического вещества в почве, на спектрофотометре ПЭ-5400УФ (Россия) при длине волны 590 нм.

Подвижные формы элементов из почв извлекали буферным раствором $\text{CH}_3\text{COONH}_4$ с pH 4,8 (соотношение почва – буфер 1 : 10), а их концентрацию определяли на атомно-абсорбционном спектрометре “Квант-2мт” (Россия). Содержание химических элементов (K, Na, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Li, Sr, Cd, Pb) в листьях селитрянки определяли атомно-абсорбционным методом после предварительного засоления растений в муфельной печи SNOL 8,2/1100 (Россия) при температуре 525 °C и последующего получения зольного раствора обработкой образованной золы смесью концентрированной HNO_3 и 30 % H_2O_2 .

Интенсивность биологического поглощения элементов листьями растений оценивали по значениям коэффициента биогеохимической подвижности (B_x), рассчитываемого как отношение содержания элемента в сухом веществе растений к концентрации подвижной формы элемента в почве [Перельман, 1999].

Корреляционный анализ выполнен по методу Пирсона. Для проверки статистически значимого различия содержания микро- и макроэлементов и достоверности корреляционной зависимости между содержанием ма-

кро- и микроэлементов в листьях растений и физико-химическими характеристиками почв использовали *t*-критерий Стьюдента [Glantz, 2012]. Статистический анализ полученных данных выполнен с применением пакетов прикладных программ Microsoft Excel 10 и Statistica 7.0. Данные указаны в виде средних значений и стандартных ошибок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для изученных местообитаний *N. schoberi* и *N. sibirica* характерна высокая неоднородность физических и химических свойств почв (рис. 1, табл. 2, 3). Почвы местообитаний *Nittraria* межгорных котловин Алтая-Саянской складчатой области отличаются от почв на участках Кулундинской равнины более тяжелым гранулометрическим составом и, соответственно, более высоким содержанием физической глины. Во всех изученных популяциях селитрянки почва была щелочной, значение pH изменялось от 7,6 (слабощелочная) до 9,8 (очень сильно щелочная). Сумма солей составила от 0,07 до 3,23 %. По типу засоления почвы хлоридные, сульфатно-хлоридные, хлоридно-сульфатные, сульфатные и содово-сульфатные. В местообитаниях *N. schoberi* и *N. sibirica* преобладали катионы Na и Ca, из анионов в популяциях *N. schoberi* доминировал Cl^- , а в популяциях *N. sibirica* – SO_4^{2-} . Диапазоны изменчивости этих показателей были очень высокими в местообитаниях обоих видов.

Почвы изученных местообитаний *N. schoberi* характеризуются более низким содержанием CaCO_3 (1,0–3,8 %) и физической глины (6–19 %) по сравнению с почвами местообитаний *N. sibirica* – 1,2–18,2 % и 15–40 % соответственно. При произрастании в одном местообитании в почвах под *N. schoberi* содержится меньше CaCO_3 (2,5 %) по сравнению с почвами под *N. sibirica* (3,6 %) (рис. 2).

Выявлены линейные зависимости между физическими свойствами почв и содержанием отдельных элементов минерального питания растений. С увеличением в почвах содержания физической глины увеличивается подвижный Na и Cu ($p \leq 0,01$), Ca и Mn ($p \leq 0,05$), а также Cd ($p \leq 0,001$). В почвах популяций *N. sibirica* (Kosh-Agach, Tobeler, Ulug-Kol, Hadyn, Shara-Nur) установлены вы-



Рис. 1. Местообитания исследуемых видов: а, б – популяция *N. schoberi*_Kulunda; в, г – популяция *N. schoberi*_Malinovoe; д – популяция *N. sibirica*_Tobeler; е – популяция *N. sibirica*_Rubtsovsk.
Фото Е. В. Банаева

сокие концентрации CaCO_3 , содержание которой влияло на увеличение подвижного Ca, Li, Sr и Ni ($p \leq 0,001$). Установлена высокая положительная связь суммы солей с содержанием в них водорастворимых Na, Ca, Mg, Cl^- и подвижной формы Na ($p \leq 0,001$). Например, в почве популяции *N. sibirica*_Tobeler отмечались самые высокие концентрации

подвижного Na (14,5 г/кг) и наибольшая для исследованных популяций селитрянки сумма солей – 3,23 %. Аналогичная ситуация в местообитаниях *N. schoberi* – при наибольшей сумме солей (0,5 %) на участке Malinovoe_1 наблюдалось наибольшее содержание в почве подвижного Na (2,3 г/кг). С увеличением водорастворимых катионов Na в почве увеличи-

Таблица 2
Физико-химические характеристики почв в популяциях *N. schoberi*

Физико-химическая характеристика почв	Единица измерения	Kulunda	Bagan	Malinovoe_1	Malinovoe_2
Тип почв	—	Солончак соровыи	Солончак соровыи	Солончак соровыи	Солончак корковый
Тип засоления	—	SO ₄ —Cl	SO ₄ —Cl	HCO ₃ —Cl	HCO ₃ —Cl
Гранулометрический состав	—	Песок	Песок	Песок	Супесь
pH водной суспензии	—	8,6	9,5	9,8	7,9
Физическая глина	%	6	8	10	19
CaCO ₃	%	1,0	3,8	3,8	1,4
Сумма солей	%	0,35	0,07	0,50	0,07
Содержание водорастворимых катионов и анионов	K	19	46	28	46
	Na	1100	100	1650	100
	Ca	77	15	48	13
	Mg	55 мг/кг	24	14	7
	HCO ₃	195	427	1208	439
	Cl	1257	71	1598	36
	SO ₄	763	29	427	96
Содержание подвижной формы элементов	Na	1,3	0,17	2,3	0,2
	Ca	2,3 г/кг	8,2	9,1	1,7
	Mg	0,4	0,8	0,66	0,16
Содержание подвижной формы элементов	K	32	129	143	360
	Fe	20	12,7	8	0,4
	Mn	18	46	42	12
	Zn	0,8	0,25	0,3	0,66
	Cu	0,16 мг/кг	0,058	0,42	0,2
	Cd	0	0	0,03	0,045
	Ni	0	0,15	0,6	0,5
	Li	0,2	0,9	0,8	0,2
	Sr	44	96	65	15

чивалось содержание водорастворимых форм Ca, Mg, Cl⁻, SO₄²⁻ и подвижных форм Mg и Cu ($p \leq 0,01$). Следует отметить высокую положительную взаимозависимость таких элементов, как Na, Mg, Ca, Cl⁻, SO₄²⁻.

Исследуемые виды характеризовались высоким диапазоном изменчивости содержания в листьях проанализированных макро- и микроэлементов (табл. 4). Из жизненно необходимых (эссенциальных) элементов наибольшую

вариабельность имели Fe (от 27 до 361 мг/кг) и Mn (от 9 до 264 мг/кг).

Установлены линейные положительные зависимости между содержанием подвижного и водорастворимого Na в почве и уровнем накопления Ca, Mg, Zn, Cu и Cd в листьях растений *N. schoberi* и *N. sibirica*. При увеличении засоления почв наблюдалось увеличение содержания в листьях Ca, Mg, Zn, Cd и Sr (табл. 5).

Таблица 3
Физико-химические характеристики почв в популяциях *N. sibirica*

Физико-химическая характеристика почв		Единица измерения	Rubtsovsk	Gornyak	Ulug-Kol	Turan	Hadyn	Shara-Nur	Kosh-Agach	Tobeler
Тип почв	—	Солончак луговой	Солонец корковый HCO ₃ -SO ₄	Солончак луговой Cl-SO ₄	Солонец мелкий HCO ₃ -SO ₄	Солончак луговой Cl-SO ₄	Солончак луговой Cl-SO ₄	Непочвенное Супесье	Солончак луговой Cl-SO ₄	Солончак луговой Cl-SO ₄
Тип засоления	—	Средний суглинок	Тяжелый суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок
Гранулометрический состав	—	Средний суглинок	Тяжелый суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок	Средний суглинок
pH водной суспензии	—	7,6	8,5	9,6	8,6	9,6	8,5	8,8	8,6	8,6
Физическая глина	%	31	43	40	35	36	15	35	34	34
CaCO ₃	%	1,2	1,6	12,5	5,3	11,5	18,2	9,7	11	11
Сумма солей	%	1,36	1,55	0,44	1,62	0,31	1,28	2,08	3,23	3,23
Биогенные элементы										
K	Кг	95	13	8	15	15	150	88	123	
Na	Кг	2101	2750	1380	3465	900	1890	3465	7375	
Ca	Мг/кг	1518	1540	24	1595	15	1820	2090	1485	
Mg	Мг/кг	264	313,5	8	270	10	205	280	402	
HCO ₃ ⁻	Мг/кг	305	183	915	238	903	220	238	659	
Cl	Мг/кг	632	1150	604	1505	383	1938	1878	4572	
SO ₄ ²⁻	Мг/кг	8784	9600	1430	9134	902	6557	12792	14400	
Na	г/кг	2,2	3,6	3,2	4,4	1,8	2,9	5,2	14,5	
Ca	г/кг	3,8	9,2	35,4	20,9	34,7	53,7	35,4	32,2	
Mg	г/кг	0,4	1,8	0,7	1,4	1,7	1,7	1,4	2,3	
K	Мг/кг	400	288	279	288	279	417	380	453	
Fe	Мг/кг	0,07	2,1	6,6	3,7	8,2	6,5	18	5	
Mn	Мг/кг	11	15	182	20	126	22	101	47	
Zn	Мг/кг	0,44	0,11	0,41	0,33	0,48	0,26	0,57	0,9	
Cu	Мг/кг	0,18	0,13	0,46	0,49	0,19	0	0,79	0,62	
Cd	Мг/кг	0,04	0,025	0,061	0,025	0,064	0	0,082	0,075	
Ni	Мг/кг	0,26	0,45	0,63	0,55	0,58	3,27	0,74	0	
Li	Мг/кг	0,4	1,7	2,5	2,1	2,9	5,1	2,5	2,0	
Sr	Мг/кг	22	54	99	64	262	726	113	110	



Рис. 2. Местообитание (Kulunda) с совместным произрастанием *N. sibirica* (а) и *N. schoberi* (б). Фото М. А. Томошевич

На почвах с высоким содержанием карбонатов значимо увеличивалось содержание Ca и Ni в растениях. Например, в листьях растений *N. sibirica*_Shara-Nur отмечался самый высокий уровень накопления Ca (19,9 г/кг) и Ni (8,2 мг/кг), при этом в почвах на этом участке установлены и самые высокие концентрации CaCO₃ (18,2 %). Состав физической глины в почвах положительно влияет на содержание в листьях растений селитрянки Mg, Cu

и Mn. На тяжелых суглинистых почвах в растениях *N. sibirica*_Gornyyak выявлен самый высокий уровень накопления Mg (11,6 г/кг), самые высокие концентрации в листьях Cu и Mn (32,8 и 264 мг/кг соответственно) установлены в популяции *N. sibirica*_Hadyn. Концентрация Zn в листьях растений значительно увеличивалась на сильно засоленных почвах с увеличением концентрации в почвах Na, Ca, Mg и суммы солей. На содержание Ni в листьях растений положительно влияло увеличение содержания подвижной формы Ca, Sr, Ni и Li в почвах. Содержание Cu в листьях селитрянки повышается при увеличении подвижной формы Na, Ca и Cu в почве.

Физиологически важные соотношения содержания макро- и микроэлементов в листьях исследуемых видов селитрянки, связанные с транспортом элементов минерального питания в органах растений K/Na и K/Ca, а также с ферментосинтезом Cu/Zn, имели очень высокий уровень варьирования (табл. 6). Соотношения Ca/Mg и Ca/Na более стабильны, в листьях обоих видов соотношение Ca/Na в пределах 0,12–0,33, Ca/Mg – 1,15–2,34.

Таблица 4
Содержание золы, макро- и микроэлементов в листьях *N. schoberi* и *N. sibirica*

Популяция	Зола, %	K	Na	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	Cd	Ni	Li	Sr
		г/кг	мг/кг										
<i>N. schoberi</i>													
Kulunda	32	15,8	83,8	12,2	6,5	44	22	16	4,1	0,3	1,4	3,6	69
Malinovoe_1	24	12,6	64,6	7,7	4,3	41	52	14	19,4	0,2	1,9	3,3	21
Malinovoe_2	22	6,4	65,8	8,5	5,1	30	66	6	11	0,2	1,5	4,36	45
Bagan	14	13,5	28,7	8,3	5,3	56	9	13	4	0,23	0,44	1,18	37
<i>N. sibirica</i>													
Rubtsovsk	31	9,6	77,2	15,2	6,7	52	130	27	9,6	0,6	1,6	2,9	37
Balansor	25	17	50,4	8,2	6,3	197	89	12	7,1	1,31	1,0	4,1	49
Gornyyak	23	5,5	51,6	13,4	11,6	30	100	7	9,9	0,4	0,9	3,3	72
Ulug-Kol	22	13,3	53,8	13,3	8,4	27	77	9	16,6	0,27	1,52	1,9	63
Turan	29	15,7	65,4	15,3	7,1	141	116	23	28,4	0,4	1,6	2,1	86
Hadyn	34	12,7	70,0	14,8	10,6	361	264	15	32,8	0,1	2,4	4,7	82
Shara-Nur	30	30,4	60,9	19,9	8,5	89	52	19	2,5	0,3	8,2	2,7	98
Kosh-Agach	23	14,8	46,6	12,6	7,9	47	64	19	11,6	0,2	0,8	2,2	51
Tobeler	27	12,5	62,6	13,1	7,1	114	114	28	22,8	0,9	1,3	4,0	33

Таблица 5

Корреляция между физико-химическими характеристиками почв и содержанием макро- и микроэлементов в листьях растений *Nitraria*

Почва	K	Na	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	Cd	Ni	Li	Sr	
Органическое вещество	0,16	0,28	0,24	-0,05	-0,11	0,32	0,59**	0,34	0,08	0,15	0,34	-0,18	
CaCO ₃	0,41	0,16	0,54*	0,38	0,09	0,34	0,21	0,31	-0,13	0,70***	0,11	-0,02	
Физическая глина	-0,29	0,29	0,44*	0,59**	-0,05	0,67***	0,13	0,61**	-0,04	-0,01	0,31	-0,04	
pH водной суспензии	-0,21	-0,27	-0,32	-0,14	-0,09	-0,02	-0,35*	0,09	-0,38*	0,03	-0,27	-0,23	
HCO ₃	-0,18	0,30	-0,21	-0,11	-0,10	0,38	-0,12	0,58**	-0,35	0,06	0,32	-0,39	
Cl	0,12	-0,11	0,45*	0,38	0,30	-0,09	0,42	0,02	0,89***	-0,01	0,17	0,78***	
SO ₄	0,08	-0,01	0,60**	0,50*	0,18	0,14	0,48*	0,13	0,67***	0,01	0,14	0,50*	
Сумма солей	0,23	0,21	0,51**	0,40*	0,28	0,26	0,53**	0,25	0,81***	-0,01	0,20	0,46**	
Водорастворимая форма	K	0,5***	0,05	0,29	-0,03	0,05	-0,07	0,37*	-0,08	0,25	0,25	0,11	0,16
	Na	0,08	0,32	0,60***	0,37*	0,04	0,28	0,68***	0,52**	0,35*	0,07	0,11	0,31
	Ca	0,31	0,06	0,61***	0,43*	0,32	0,08	0,48**	0,12	0,74***	0,05	0,01	0,74***
	Mg	0,21	0,02	0,55***	0,41*	0,26	0,03	0,50**	0,11	0,76***	-0,08	0,01	0,86***
Подвижная форма	K	0,39*	0,09	0,38*	0,08	-0,06	0,09	0,43*	0,33	0,09	0,12	0,02	0,19
	Na	0,04	0,31	0,44*	0,28	0,03	0,33	0,57***	0,51**	0,32	0,08	0,20	0,08
	Ca	0,43*	0,19	0,59***	0,39*	0,15	0,35*	0,37*	0,39*	0,16	0,59***	0,06	0,20
	Mg	0,19	0,01	0,56***	0,50**	0,27	0,23	0,47**	0,28	0,62***	0,09	0,07	0,74***
	Fe	0,10	-0,10	-0,27	-0,31	-0,26	-0,14	-0,31	-0,32	-0,48**	-0,10	-0,06	-0,27
	Mn	-0,06	0,01	0,02	0,05	-0,12	0,25	-0,20	0,26	-0,38*	-0,02	-0,02	-0,15
	Zn	-0,35*	-0,01	-0,16	-0,29	-0,28	-0,06	0,12	0,14	-0,20	0,03	0,29	-0,15
	Cu	-0,18	0,12	0,03	-0,07	-0,25	0,16	0,27	0,54**	-0,15	-0,08	0,16	-0,25
	Ni	-0,13	0,17	-0,05	0,21	0,04	0,42*	-0,11	0,32	0,13	-0,19	0,35*	-0,08
	Li	0,27	0,05	0,33	0,06	-0,08	0,04	0,03	-0,05	-0,21	0,93***	0,08	-0,02
	Sr	0,54**	0,08	0,59***	0,35*	0,15	0,27	0,23	0,28	0,05	0,62***	-0,01	0,28

Приимечание. Жирным шрифтом выделены корреляции Пирсона, значимые при $p \leq 0,001$ (**), $p \leq 0,01$ (**) и $p \leq 0,05$ (*).

Анализ интенсивности поглощения макро- и микроэлементов *N. schoberi* и *N. sibirica* показал, что для всех проанализированных элементов $Bx > 1$ (рис. 3, а). Оба вида очень интенсивно поглощают макроэлементы K и Na, причем у *N. sibirica* коэффициент накопления в 3 и 5 раз соответственно ниже, чем у *N. schoberi*. Из микроэлементов наиболее интенсивно видами поглощаются Fe, Cu и Zn. Для листьев *N. schoberi* коэффициент на-

копления Fe, Cu и Zn ниже, чем для *N. sibirica*, в 6, 2 и 1,5 раза соответственно.

По содержанию основных элементов минерального питания в листьях растений выявлены существенные межвидовые различия (рис. 3, б, в, г). В листьях *N. sibirica* концентрация K, Mg, Zn была в 1,3–1,5 раза, Ca, Fe, Mn, Cu в 1,8–1,9 раза, а Sr в 2,5 раза выше, чем в листьях *N. schoberi*. При этом оба вида способны накапливать в листьях

Т а б л и ц а 6
Соотношения макро- и микроэлементов в листьях *N. schoberi* и *N. sibirica*

Популяция	K/Na	Ca/Na	K/Ca	Cu/Zn	Fe/Mn	Ca/Mg	Ca/(Na + K)
<i>N. schoberi</i>							
Kulunda	0,19	0,15	1,30	0,26	2,0	1,88	0,12
Malinovoe_1	0,19	0,12	1,64	1,38	0,8	1,80	0,10
Malinovoe_2	0,10	0,13	0,75	2,03	0,5	1,68	0,12
Bagan	0,47	0,29	1,63	0,30	6,4	1,54	0,11
<i>N. sibirica</i>							
Rubtsovsk	0,12	0,20	0,63	0,36	0,40	2,28	0,20
Tobelner	0,20	0,21	0,95	0,82	1,00	1,86	0,18
Ulug-Kol	0,25	0,25	1,00	1,94	0,35	1,59	0,12
Turan	0,24	0,23	1,02	1,23	1,21	2,16	0,23
Hadyn	0,18	0,21	0,86	2,15	1,37	1,40	0,20
Shara-Nur	0,50	0,33	1,53	0,13	1,72	2,34	0,19
Kosh-Agach	0,32	0,27	1,18	0,61	0,74	1,60	0,18
Gornjak	0,11	0,26	0,41	1,38	0,30	1,15	0,22
Balansor	0,34	0,16	2,08	0,60	2,22	1,30	0,21

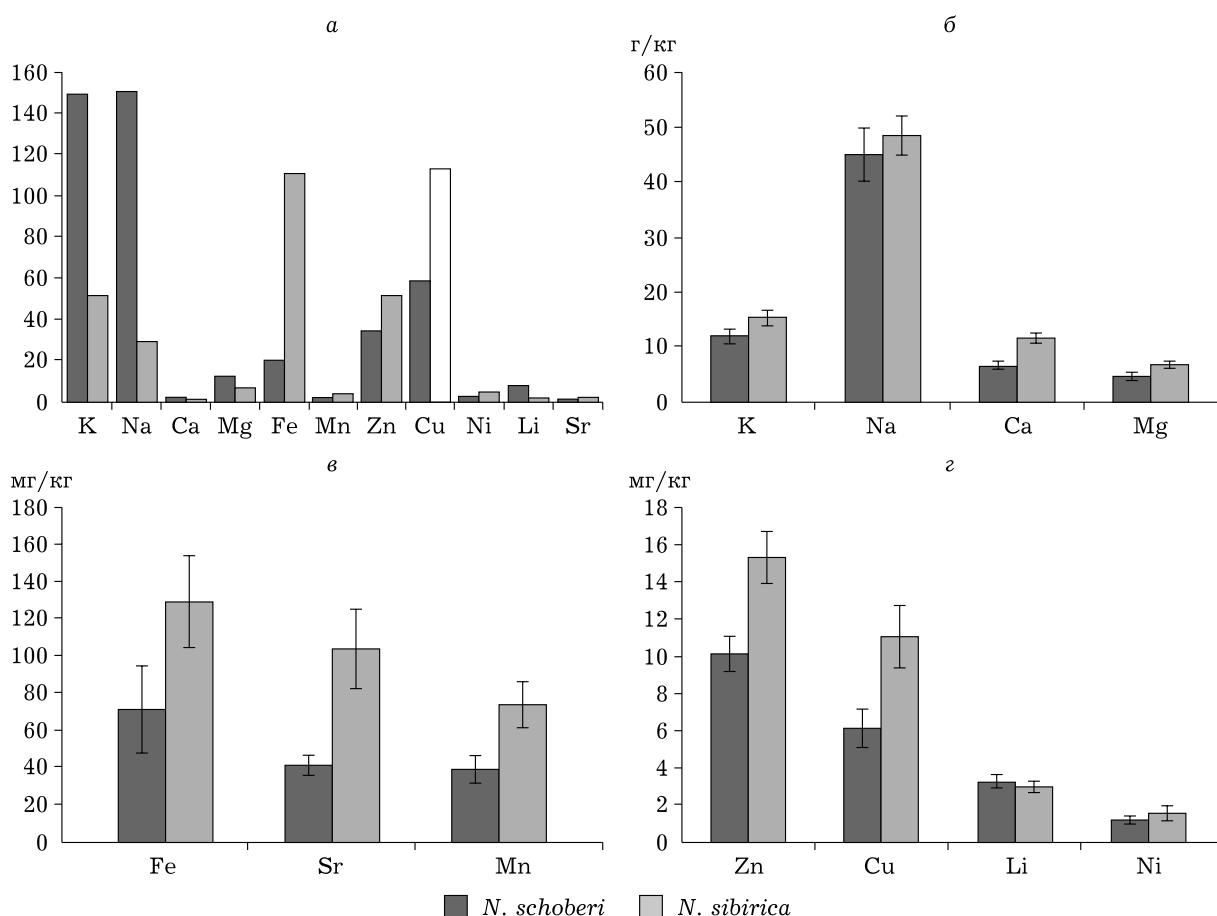


Рис. 3. Коэффициент биогеохимической подвижности (а) и содержание макро- и микроэлементов (б, в, г) в листьях *N. schoberi* и *N. sibirica*

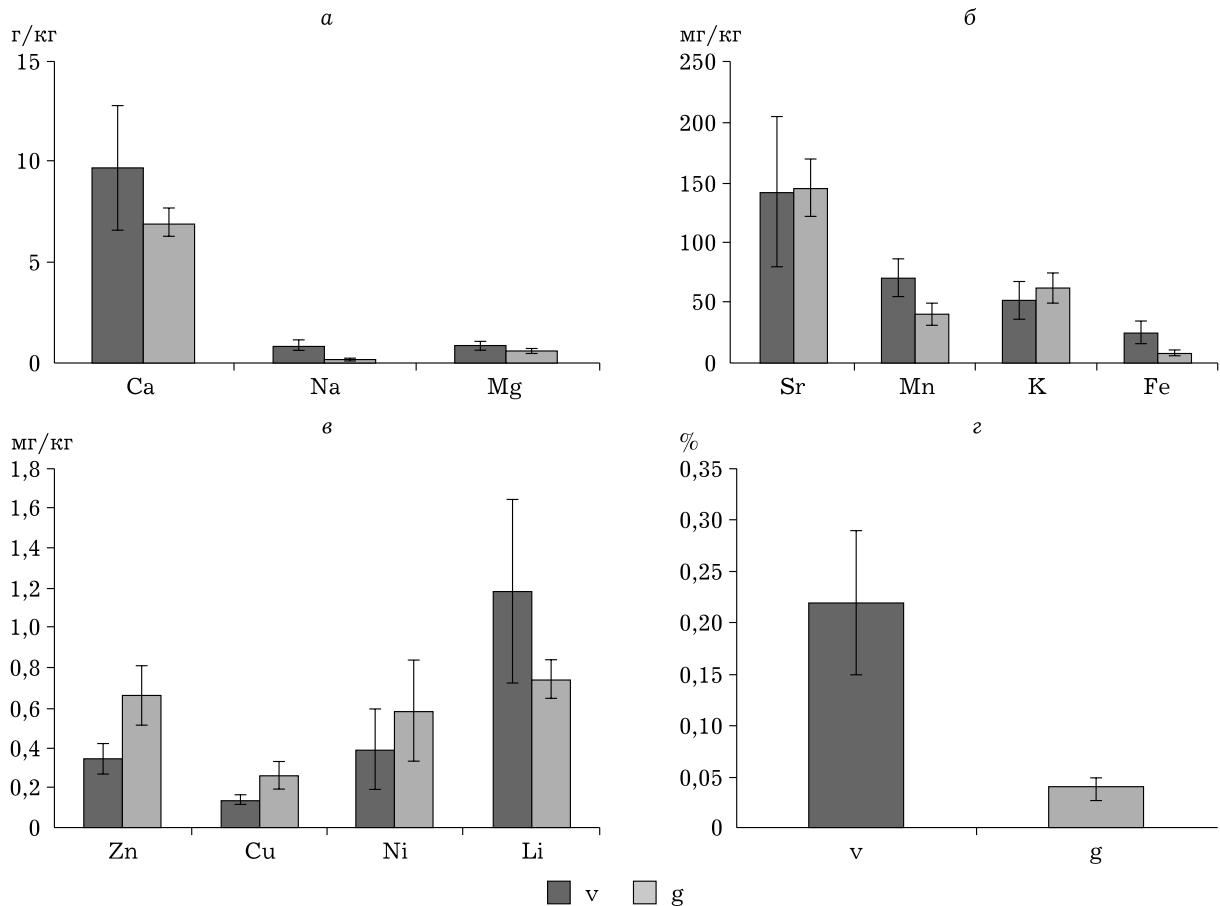


Рис. 4. Среднее содержание в почве подвижной формы макро- и микроэлементов (а, б, в) и суммы солей (г) под виргинильными (в) и генеративными (г) растениями *N. schoberi* (популяция Bagan)

сходные (очень высокие) концентрации Na (*N. schoberi* – до 83,8 г/кг, *N. sibirica* – до 77,2 г/кг) (см. табл. 4).

В популяции *N. schoberi*_Bagan выявлено, что молодые растения встречаются ближе к урезу воды на почвах с более высоким засолением (сумма солей в 5,5 раза выше) и более высоким содержанием Na, Fe и Mn (в 7,5; 2,9 и 1,7 раза соответственно) по сравнению с местообитаниями взрослых растений (рис. 4). Растения виргинильного возрастного состояния накапливали в листьях K и Na в 7 раз, а Mg и Ca в 3–5 раз больше, чем взрослые генеративные растения (рис. 5). Анализ взрослых растений, находящихся в угнетенном состоянии, показал значительное увеличение содержания Mg и Na (в 8 и 10 раз соответственно) в листьях этих растений, а также снижение величины соотношений K/Na, Ca/Mg и Ca/Na (в 2, 3 и 4 раза соответственно) по сравнению со здоровыми

растениями. По всей видимости, нарушение баланса между этими макроэлементами приводило к угнетению растений.

В популяции *N. sibirica*_Balansor самый высокий уровень засоленности отмечался на берегу озера (Balansor_1) и в средней части склона (Balansor_2) (табл. 7). На берегу озера более высоким было содержание в почве подвижной формы Fe и Mn (рис. 6). При удалении от озера по мере снижения засоленности почвы и уменьшения содержания подвижной формы Na, Ca, Mg, Zn, Sr, Li и Cd в почве прослеживается тенденция уменьшения концентраций этих элементов (до 1,5 раза) и увеличения содержания K, Fe и Mn в листьях растений *N. sibirica* (рис. 7, а, б, в). Также при увеличении засоления почвы наблюдается уменьшение величины физиологически важных соотношений Fe/Mn, Cu/Zn, K/Ca, K/Na в 1,6–2,4 раза в листьях растений *N. sibirica* (рис. 7, г).

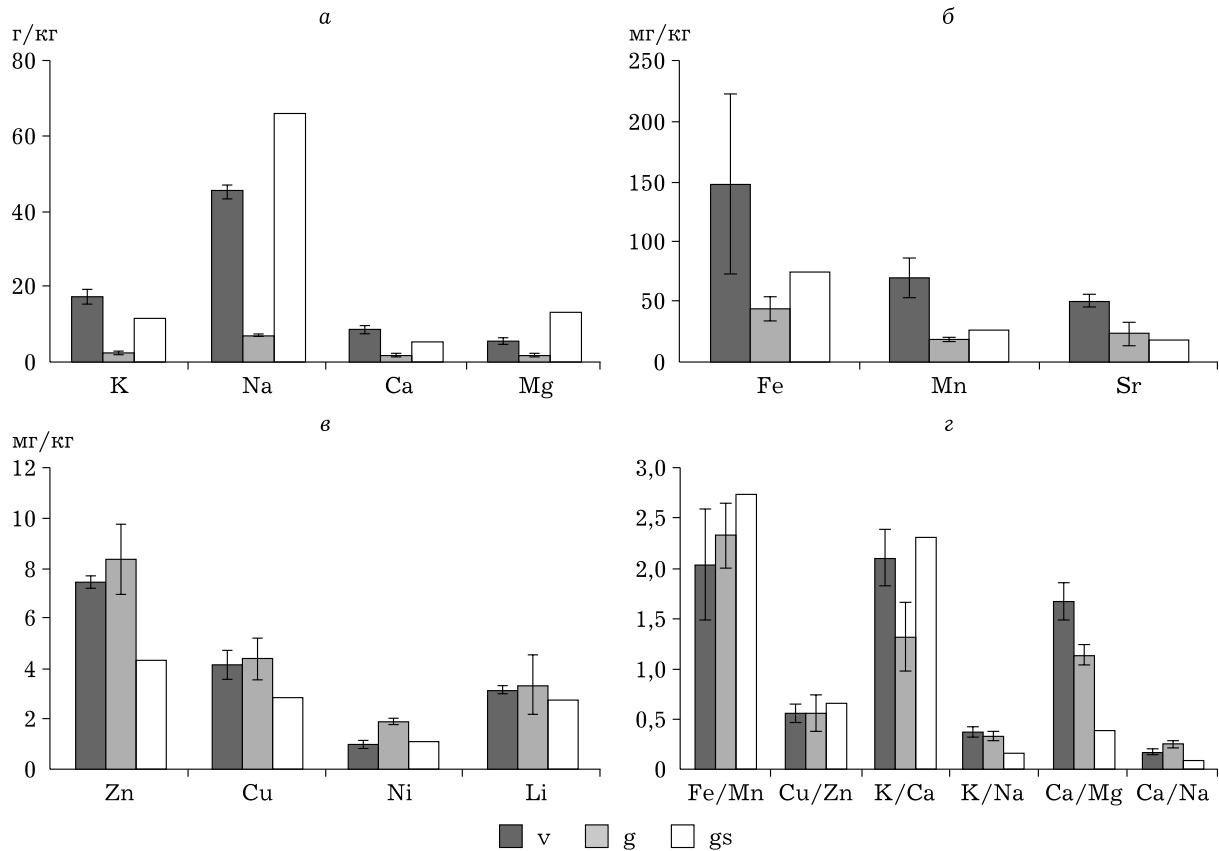


Рис. 5. Среднее содержание макро- и микроэлементов (а, б, в) и их соотношения (г) в листьях виргинильных (v), генеративных (g) и угнетенных генеративных (gs) растений в популяции *N. schoberi*_Bagan

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ почв в местообитаниях видов рода *Nitraria* показал, что *N. schoberi* чаще встречается на более легких грунтах

с меньшей засоленностью по сравнению с почвами в местах произрастания *N. sibirica*, что согласуется с данными, приведенными в работе М. П. Петрова [1964]. По результатам иссле-

Таблица 7
Физико-химические характеристики почв в популяции *N. sibirica*_Balansor

Физико-химическая характеристика почв	Balansor 1	Balansor 2	Balansor 3
Тип почв	Солончак соровий	Солончак соровий	Солончак луговой
CaCO ₃ , %	5,4	2,3	4,4
Физическая глина, %	21	9	19
Гранулометрический состав	Легкий суглинок	Песок	Супесь
pH водной суспензии	8,6	8,6	8,5
HCO ₃ , мг/кг	146	128	183
Cl, мг/кг	6433	4697	1562
SO ₄ , мг/кг	11376	10128	8899
Сумма солей, %	2,50	2,10	1,51
Тип засоления	Cl-SO ₄	Cl-SO ₄	SO ₄

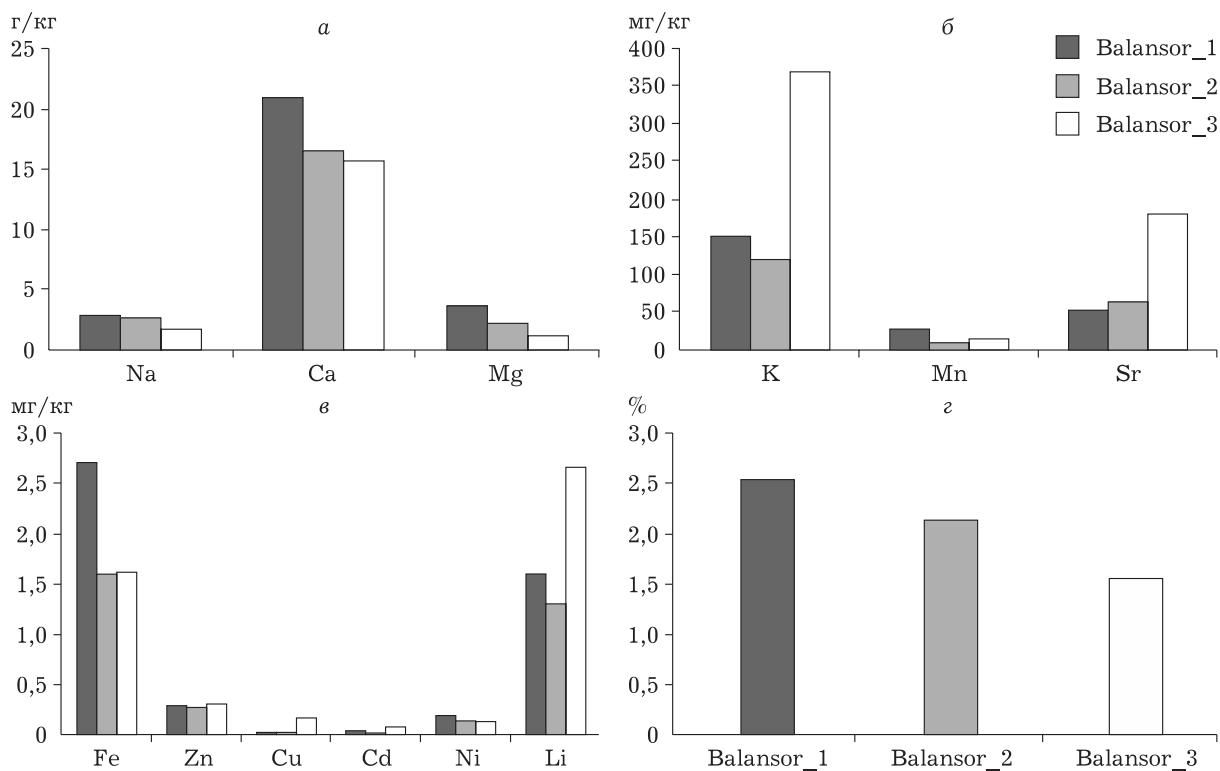


Рис. 6. Содержание подвижной формы макро- и микроэлементов (а, б, в) и суммы солей (з) в почве в популяции *N. sibirica*_Balansor

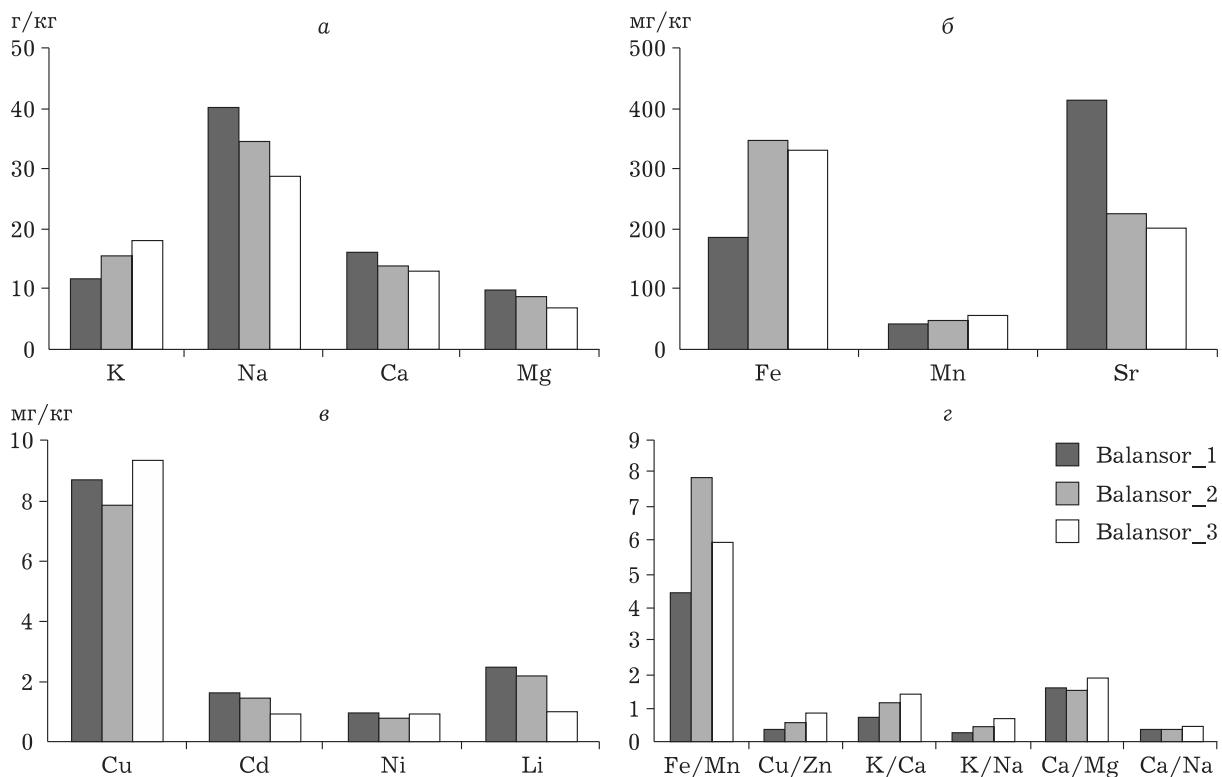


Рис. 7. Содержание макро- и микроэлементов (а, б, в) и их соотношения (з) в листьях растений в популяции *N. sibirica*_Balansor

дований в Средней Азии и Казахстане автор характеризует *N. schoberi* как псаммофитный галофит, произрастающий на слегка засоленных песках, тогда как *N. sibirica* чаще встречается на луговых солончаках. И. А. Крупенников [1944] указывает, что в Наурзумском заповеднике (Казахстан) *N. schoberi* встречается на почвах различного механического состава, в том числе с высоким содержанием карбонатов. Однако предпочитает более легкие почвы, достигая наилучшего развития на заиленных, засоленных песках. Автор отмечает, что селитрянка, как и другие галофиты, является кальциефилом и базифилом. В работе А. Mojiru, A. Jalalian [2011] показано, что увеличение процентного содержания Na, HCO₃ и физической глины в почве в местообитаниях *N. schoberi* (провинция Исфахан, Иран) отрицательно влияло на физиологические параметры растений, в то время как увеличение CaCO₃ – положительно. При этом процентное содержание гипса (CaSO₄) не оказалось существенного влияния на физиологические показатели растений.

В Сибири растения *N. schoberi* и *N. sibirica* встречаются на различных типах почв, различного гранулометрического состава и степени засоления. *N. sibirica* может расти на почвах с более высоким уровнем изменчивости содержания Na по сравнению с *N. schoberi*. Возможно, это связано с приуроченностью изученных популяций *N. sibirica* к почвам с повышенным содержанием CaCO₃. Как известно, на карбонатных почвах снижается токсичное действие на растения высоких концентраций Na [Орлов, 1992; Jafari et al., 2006]. В почвенном растворе может происходить вытеснение из почвенного поглощающего комплекса катионов Na и замена их на Ca. На этой реакции основан метод гипсования солонцов предложенный К. К. Гедройцем [1955].

Экспериментально ранее установлено, что повышение концентрации NaCl в почвенном растворе влияет на увеличение в почве содержания Ca и снижение Fe [Bekmirzaev et al., 2021]. На карбонатных почвах высокое содержание CaCO₃ связано положительными линейными зависимостями с характерными для этих пород элементами Ca, Li, Sr. Также с этими почвами часто связан Ni, который в значительном количестве накапливается в листьях растений. Сходные зависимости были

установлены нами в почвах природных местообитаний селитрянки.

В настоящее время мало сведений об изменениях элементного состава растений в природных популяциях видов рода *Nitraria*, особенно в связи с содержанием элементов в почве. G. I. Amanova et al. [2023] исследовали содержание элементов в почве местообитаний *N. schoberi* в Южном Приаралье (Узбекистан), а также в различных органах этого вида (корнях, листьях, плодах и семенах). В растениях *N. schoberi* выявлено более 30 элементов, в том числе радиоактивных и редкоземельных. Большое количество исследований сосредоточено на экспериментальном изучении изменений содержания макро- и микроэлементов в органах растений при солевом стрессе. В большинстве этих исследований рассматривались только один или несколько элементов, например, Na, K, Fe [Chen et al., 2005; Nazar et al., 2011; Yousfi et al., 2007]. Выявлено увеличение содержания Na и Cl в корнях, стеблях и листьях различных видов растений, в том числе *N. sibirica* и *N. tangutorum* Bobr., с увеличением концентрации засоления [Sheng et al., 2012]. Установлено, что в зависимости от толерантности к уровню засоления те или иные таксоны демонстрировали различную реакцию на увеличение концентрации солей в почве. При увеличении засоленности почвы отмечалось повышение уровня накопления K и Ca и сохранение соотношения Na/K в органах растений наиболее толерантных видов, в частности *Solidago cutleri* Fernald [Eom et al., 2007] и *Portulaca oleracea* L. [Bekmirzaev et al., 2021]. При повышении концентрации солей наиболее устойчивые сорта *Jugland regia* L. также накапливали K и Ca [Lotfi et al., 2009]. Изучение механизмов солеустойчивости различных генотипов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. показало, что у растений этого вида, содержащих ген *AtHKT1;1*, содержание K, P, S и Mn увеличивалось больше, чем в других генотипах, при солевом стрессе, а концентрация Na существенно снижалась [Hill et al., 2013].

Полученные нами данные по изменчивости минерального состава листьев растений *N. schoberi* и *N. sibirica* в зависимости от почвенных условий не всегда согласуются с лабораторными исследованиями влияния уровня засоления на изменение содержания макро-

и микроэлементов в листьях галофитов. Считается, что солевой стресс не только ограничивает усвоение макроэлементов, но и влияет на поглощение микроэлементов, в частности, их содержание значительно снижается при увеличении концентрации солей Na [Shabala et al., 2010; Kirmizi, Bell, 2012; Kopittke, 2012]. В лабораторном эксперименте при солевом стрессе для *N. sibirica* установлено снижение содержания Ca, Cu, Fe, Mg и K и увеличение концентрации Na в корнях, стеблях и листьях. Накопление Na и снижение содержания других элементов вызывали осмотический стресс и влияли на обмен веществ [Li et al., 2017]. По нашим наблюдениям, на участках с более высоким суммарным содержанием солей в почве увеличивался уровень накопления в листьях растений Ca, Mg, Zn, Cd и Sr. Увеличение в почве содержания подвижного Na положительно коррелировало с концентрацией в листьях Ca, Zn и Cu. Возможно, в природных условиях существуют взаимодействия между элементами в почве, снижающие токсичное действие солей, в частности, уже отмеченное выше взаимовлияние Na – Ca.

Соотношение элементов является более информативным для физиологии растительного организма по сравнению с их количественным содержанием. Ключевой особенностью устойчивости растений к солевому стрессу является соотношение K/Na [Tester, Davenport, 2003; Shabala, Cuin, 2008]. Механизм поддержания K/Na гомеостаза в органах *N. sibirica* при обработке NaCl показан в работе X. Tang et al. [2018a]. Установлено, что у проростков *N. sibirica* при солевом стрессе (увеличении концентрации NaCl в субстрате) значительно увеличивается содержание Na в корнях, стеблях и листьях, причем в листьях до трех раз выше, чем в корнях. Считается, что высокая солеустойчивость галофитов, в том числе *N. sibirica*, обусловлена транспортировкой Na в вакуоли для предотвращения его вредного воздействия [Huanyong et al., 2017; Ma et al., 2023].

У проростков *N. sibirica* соотношение K/Na в органах растений снижалось в эксперименте при увеличении концентрации NaCl, при концентрации 400 mmol/L NaCl составляло в листьях менее 1 [Tang et al., 2018b]. Нами получены неоднозначные данные по связи степени засоления почв и соотношения K/Na в ли-

стях растений селитрянки. Тенденция к снижению соотношения K/Na прослеживалась лишь в некоторых засоленных местообитаниях *N. sibirica*, например, *N. sibirica_Gornjak*, *N. sibirica_Rubtsovsk* ($K/Na = 0,11\text{--}0,12$). При этом анализ этого показателя на профиле засоления в популяции *N. sibirica_Balansor* указывает на его зависимость от степени засоления.

Приспособление к избытку солей отражается у растений на морфологическом, физиологическом и анатомическом уровне [Boughaleb et al., 2009; Zhang et al., 2013]. Селитрянку считают “рекордсменом” по солеустойчивости среди древесных растений, поскольку она может выдерживать высокое содержание в верхних горизонтах почвы Cl, SO₄, Na и суммы солей [Крупенников, 1944; Кременской, 1953]. Г. И. Амановой с соавт. [2023] выявлено высокое содержание в органах *N. schoberi* Ca, Cl, K, Na. При этом в корнях растений содержание Ca, K, Na было заметно ниже, чем в почве, тогда как содержание K, Na и Cl в листьях значительно (в 2, 5, >10 раз соответственно) превышало их содержание в почве. Нами также установлено существенное накопление K и Na в листьях *N. schoberi* и *N. sibirica*.

По данным И. А. Крупенникова [1944], *N. schoberi* в течение сезона значительно накапливает в листьях Cl. При этом вне зависимости от концентрации сульфатов и хлоридов в почве местообитаний содержание солей и соотношение ионов SO₄ и Cl в листьях растений *N. schoberi* близко. Следовательно, селитрянка обладает известной для галофитов способностью регулировать соотношение ионов. Наши данные подтверждают этот вывод. Например, содержание Na в почве местообитаний *N. schoberi* и *N. sibirica* может отличаться на порядки, в то время как содержание этого элемента в листьях селитрянки отличается обычно не более чем в 1,5 раза (50–80 г/кг). И. А. Крупенников относит *N. schoberi* к хлоридным галофитам, указывая, что соотношение Ca/(Na + K) в листьях *N. schoberi* составляет 0,11 и всегда ниже, чем в почве. По нашим данным, Ca/(Na + K) в листьях *N. schoberi* также в среднем составляет 0,11, а у *N. sibirica* несколько выше – 0,19.

По соотношению содержания K/Ca в растении определяют тип минерального обмена: оксалатный – K/Ca > 10; кальциотрофный – K/Ca ≤ 1; калиевый – K/Ca > 1 [Horak, Kinzel,

1971]. В большинстве изученных местообитаний селитрянки в различных по уровню засоления почвенных условиях соотношение K/Ca в листьях растений изменялось в пределах от 1,0 до 3,4, что позволяет отнести виды *N. sibirica* и *N. schoberi* к растениям с калиевым типом минерального обмена. В отдельных популяциях изученных видов соотношение K/Ca было меньше 1 (*N. schoberi_Malinovoe_2*, *N. sibirica_Gornjak*, *N. sibirica_Rubtsovsk*, *N. sibirica_Hadyn*). Почвы этих местообитаний характеризовались более тяжелым гранулометрическим составом, содержание физической глины значимо ($p \leq 0,01$) коррелировало с величиной соотношения K/Ca в листьях растений, что указывает на возможное нарушение минерального питания растений в этих эдактических условиях.

Необходимым условием для нормального развития растений является соотношение Fe/Mn = 1,5–2,5 [Kabata-Pendias, 2011]. По нашим данным, низкой величиной Fe/Mn характеризовались растения в популяциях *N. sibirica_Rubtsovsk* (0,4), *N. sibirica_Ulug-Kol* (0,35) и *N. sibirica_Gornjak* (0,3), а также в популяции *N. schoberi_Malinovoe* (0,5), что говорит о нарушении поступления Fe в листья. Наиболее высокой величиной Fe/Mn отличались растения в популяции *N. schoberi_Bagan* (6,4). Высокие концентрации Fe могут оказывать токсичное воздействие на растения.

Соотношение содержаний Cu и Zn определяет степень пропорциональности в обеспечении этими физиологически важными элементами процессов ферментосинтеза и более жестко контролируется биологическими и физико-химическими механизмами поглощения и концентрации элементов [Аржанова, Елпатьевский, 1990; Битюцкий, 2020]. Как правило, у высших растений величина Cu/Zn отличается относительно постоянной величиной и, по нашим данным, у разных видов изменялась в пределах 0,1–0,5, причем крайние значения характерны для участков в зонах геохимических аномалий [Боярских, Сиромля, 2022]. Установлены также корреляционные зависимости между соотношением Cu/Zn и антиоксидантной активностью экстрактов [Hodžić et al., 2013]. В листьях селитрянки соотношение Cu/Zn отличалось высокой вариабельностью – 0,26–2,0 (*N. schoberi*) и 0,13–2,15 (*N. sibirica*). Значительное увеличение соотношения Cu/Zn

происходило за счет более интенсивного накопления растениями Cu в популяциях *N. schoberi_Malinovoe* (1,4–2,0), *N. sibirica_Hadyn* (2,15) и *N. sibirica_Ulug-Kol* (1,9).

Считается, что для нормального развития растений соотношение Ca/Mg в них должно быть не ниже 1,9. Низкое соотношение Ca/Mg можно рассматривать как лимитирующий фактор [Erschbamer, 1991]. В наших исследованиях лишь в трех популяциях *N. sibirica* это соотношение в листьях растений было выше 1,9, в остальных популяциях – либо близко к этому значению, либо ниже.

Исследованные виды рода *Nitraria*, как и другие галофиты, являются растениями-концентраторами – коэффициент биогеохимической подвижности (Вх) выше единицы. Анализ Вх показал различную интенсивность накопления листьями определенных макро- и микроэлементов видами *Nitraria*, что подтверждает установленную ранее избирательность поглощения растениями отдельных химических элементов из почвы, генетически заложенную для разных видов [Доброльский, 2009]. Для изученных видов *Nitraria* самые высокие значения Вх характерны для макро- K и Na и микроэлементов Fe, Zn и Cu. Растения *N. schoberi* более интенсивно накапливают K, Na, Ca, Mg и Li, при этом Вх эссенциальных микроэлементов Fe, Mn, Zn и Cu у этого вида значительно ниже по сравнению с *N. sibirica*. Ранее X. Ma et al. [2023] показали, что повышенная способность к удержанию K и усвоению Fe растениями *N. sibirica* имеет решающее значение для поддержания клеточного гомеостаза и синтеза хлорофилла соответственно.

Известно, что определенные концентрации микроэлементов в растениях могут вызывать токсические реакции у животных [Критерии..., 1992]. Согласно биогеохимическим критериям, максимально допустимый уровень содержания в укосах растений и растительных кормах составляет, мг/кг воздушно-сухой массы: Ni – 5, Cu – 20, Zn и Fe – 100. В популяции *N. sibirica_Shara-Nur* наблюдалось превышение в листьях растений этого показателя по Ni (8,2 мг/кг), в популяциях *N. sibirica_Tobeler*, *N. sibirica_Turan* и *N. sibirica_Hadyn* – по Cu (23, 28 и 33 мг/кг соответственно), в популяциях *N. sibirica_Tobeler*, *N. sibirica_Turan*, *N. sibirica_Bala-*

nsor и *N. sibirica*_Hadyn – значительное (более чем в 3 раза) по Fe (114, 141, 197 и 361 мг/кг, соответственно). Эти результаты необходимо принимать во внимание при сборе и использовании растительного сырья для приготовления галеновых препаратов, поскольку в настои и отвары переходит около 50 % микроэлементов, содержащихся в растениях [Гравель и др., 2012; Сиромля, 2014].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный почвенный и элементный анализ популяций *N. schoberi* и *N. sibirica* позволил выявить специфичность местообитаний этих видов в Сибири. *N. sibirica* произрастает на более засоленных и более тяжелых по гранулометрическому составу (как правило, суглинки) почвах, с большим содержанием карбонатов и физической глины. *N. schoberi* обычно встречается на легких почвах – песках, супесях. Во всех популяциях селитрянки рН почвы щелочной – от 7,6 (слабощелочная) до 9,8 (очень сильно щелочная). Сумма солей составила от 0,07 до 3,23 %. Тип засоления почв был хлоридным, сульфатно-хлоридным, хлоридно-сульфатным, сульфатным и содово-сульфатным. Преобладающими катионами в местообитаниях *N. schoberi* и *N. sibirica* были Na и Ca, из анионов в популяциях *N. schoberi* преобладал Cl, а в популяциях *N. sibirica* – SO₄. Установлена высокая положительная связь суммы солей с содержанием в листьях растений селитрянки Ca, Zn, Sr, Mg и Cd. При этом в листьях *N. sibirica* концентрация K, Ca, Mg, Fe, Sr, Mn, Zn и Cu была в 1,5–3 раза выше, чем в листьях *N. schoberi*. Выявлено, что оба вида способны накапливать в листьях очень высокие концентрации Na, в среднем 50–80 г/кг, вне зависимости от содержания этого элемента в почве.

Исследованные виды рода *Nitraria*, как и другие галофиты, являются растениями-концентраторами – Вх выше единицы. Самые высокие значения Вх характерны для макроэлементов K и Na и микроэлементов Fe, Zn и Cu. Растения *N. schoberi* более интенсивно накапливают в листьях K, Na, Ca, Mg и Li. Вх эссенциальных микроэлементов Fe, Mn, Zn и Cu у этого вида значительно ниже по сравнению с *N. sibirica*.

Вклад авторов

Банаев Е. В. – концептуализация, администрирование проекта, ресурсы, а также написание-обзор и редактирование; Боярских И. Г. – методология, исследование, визуализация, формальный анализ и написание, подготовка оригинального проекта; Худяев С. А. – методология, исследование, формальный анализ; Томошевич М. А. – ресурсы, методология, исследование; Эрст А. А. – исследование, визуализация, формальный анализ. Wu S. D. – редактирование. Все авторы прочитали и одобрили окончательную рукопись.

Финансирование

Исследование выполнено в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, проект № АААА-А21-121011290027-6 (Новосибирск, Россия).

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аржанова П. В., Елпатьевский В. С. Геохимия ландшафтов и техногенез. М.: Наука, 1990. 196 с.
- Битюцкий Н. П. Микроэлементы высших растений. СПб.: СПбГУ, 2020. 368 с.
- Боярских И. Г., Сиромля Т. И. Особенности макро- и микроэлементного состава некоторых лекарственных растений Горного Алтая (Россия) в условиях геохимической аномалии // Раст. ресурсы. 2022. Т. 58, № 4. С. 1–12. <https://doi.org/10.31857/S0033994622040045>
- Воронкова М. С., Банаев Е. В., Томошевич М. А. Сравнительное изучение состава и содержания фенольных соединений листьев растений рода *Nitraria* (Nitrariaceae) // Химия раст. сырья. 2017. № 4. С. 107–116. <https://doi.org/10.14258/jcprmt.2017041909>.
- Гедрайц К. К. Солонцы, их происхождение, свойства и мелиорация // Избр. соч. М., 1955. Т. 3. С. 299–355.
- ГОСТ 12536-2014. Грунты. Методы лабораторного определения гранулометрического (зернового) и микротерагрегатного состава. М.: Стандартинформ, 2019.
- Гравель И. В., Шойхет Я. Н., Яковлев Г. П., Самылина И. А. Фармакогнозия. Экотоксиканты в лекарственном растительном сырье и фитопрепаратах. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. 304 с.
- Добровольский В. В. Биогеохимия мировой суши / Избр. тр. Т. 3. М., 2009. 440 с.
- Классификация и диагностика почв России. Смоленск, 2004. 342 с.
- Кременской А. А. Материалы к биологии селитрянки // Изв. АН ТССР. 1953. № 5. С. 86.
- Критерии оценки экологической обстановки территорий для выявления зон чрезвычайной экологической ситуации и зон экологического бедствия. М., 1992.

- Крупенников И. А. Солеустойчивость селитрянки (*Nitraria schoberi* L.) в природных условиях // Ботан. журн. 1944. № 2-3. С. 62–71.
- Орлов Д. С. Химия почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. 399 с.
- Перельман А. И., Касимов Н. С. Геохимия ландшафта. М., 1999. 610 с.
- Петров М. П. Хозяйственное значение селитрянок // Изв. АН ТССР. 1964. № 2. С. 41–45.
- Прокопьев Е. П. Экология растений. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 340 с.
- Сиромля Т. И. Содержание химических элементов в водном экстракте *Plantago major* L. при антропогенной нагрузке // Вопр. биол. медицины и фармацевт. химии. 2014. № 9. С. 65–66.
- Тайсаев Т. Т. Геохимия мерзлотных ландшафтов: авто-реф. дис. ... д-ра геогр. наук. Иркутск, 1994. 51 с.
- Agudelo A., Carvajal M., Martinez-Ballesta M. D. C. Halophytes of the Mediterranean basin-underutilized species with the potential to be nutritious crops in the scenario of the climate change // Foods. 2021. Vol. 10 (1). P. 119. <https://doi.org/10.3390/foods10010119>
- Ahmadi F., Mohammadkhani N., Servati M. Halophytes play important role in phytoremediation of salt-affect ed soils in the bed of Urmia Lake, Iran // Sci. Rep. 2022. Vol. 12. P. 12223. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16266-4>
- Amanova G. I., Abdirahimova S. S., Saitova A. Q., Zia vittinov J. F., Sherimbetov S. G. Comparative analysis of chemical elements contained in various organs of the Nitrebush (*Nitraria schoberi* L.) growing in the Aralkum Areas // Eur. Chem. Bull. 2023. Vol. 12 (S3). P. 4280–4290.
- Banaev E. V., Tomoshevich M. A., Erst A. A. The nuclear DNA content, ploidy, and chromosome numbers in some species of *Nitraria* and associations with pollen characteristics // Genet. Res. Crop Evol. 2023b. <https://doi.org/10.1007/s10722-023-01811-5>
- Banaev E. V., Tomoshevich M. A., Khozyaykina S. A., Erst A. A., Erst A. S. Integrative taxonomy of *Nitraria* (Nitrariaceae), description of the new enigmatic species and key to all currently known species // Plants. 2023a. Vol. 12 (3). P. 593. <https://doi.org/10.3390/plants12030593>
- Banaev E. V., Voronkova M. S., Vysochina G. I., Tomoshevich M. A. Population structure and differentiation of the Siberian representatives of the genus *Nitraria* L. (Nitrariaceae) based on the composition and content of phenolic compounds in leaves // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 6. P. 735–742.
- Banaev E. V., Vysochina G. I., Kukushkina T. A. Variability in the content of biologically active substances in the leaves of *Nitraria sibirica* Pall. (Nitrariaceae) // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7, N 1. P. 90–96.
- Bekmirzaev G., Ouddane B., Beltrao J., Khamidov M., Fujii Y., Sugiyama A. Effects of salinity on the macro- and micronutrient contents of a halophytic plant species (*Portulaca oleracea* L.) // Land. 2021. Vol. 10. P. 481. <https://doi.org/10.3390/land10050481>
- Boubaker J., Bzeouich I. M., Nasr N., Ghozlen H. B., Mustapha N., Ghedira K., Chekir-Ghedira L. Phytochemical capacity of *Nitraria retusa* leaves extracts inhibiting growth of melanoma cells and enhancing melanogenesis of B16F10 melanoma // BMC Complement Altern Med. 2015. Vol. 15. P. 300. <https://doi.org/10.1186/s12906-015-0743-z>
- Boughalleb F., Denden M., Tiba B. B. Anatomical changes induced by increasing NaCl salinity in three fodder shrubs, *Nitraria retusa*, *Atriplex halimus* and *Medicago arborea* // Acta Physiol. Plant. 2009. Vol. 31. P. 947–960. <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0310-7>
- Broadley M. R., Bowen H. C., Cotterill H. L., Ham mond J. P., Meacham M. C., Mead A., White P. J. Phylogenetic variation in the shoot mineral concentration of angiosperms // J. Exp. Bot. 2004. Vol. 55 (396). P. 321–336. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh002>
- Chen Z., Newman I., Zhou M., Mendham N., Zhang G., Shabala S. Screening plants for salt tolerance by measuring K⁺ flux: A case study for barley // Plant. Cell Environ. 2005. Vol. 28. P. 1230–1246.
- Eom S. H., Setter T. L., DiTommaso A., Weston L. A. Differential Growth Response to Salt Stress Among Selected Ornamentals // J. Plant Nut. 2007. Vol. 30 (7). P. 1109–1126. <https://doi.org/10.1080/01904160701394568>
- Erschbamer B. Das Jonenmilieu im durchwurzelten Oberboden und seine Auswirkungen auf die Verbreitung der beiden *Carex curvula* Unterarten, *Carex curvula* ssp. *curvula*, *Carex curvula* ssp. *rosae* in der Dolomiten, Italien // Flora. 1991. Bd 185, Ht 5. S. 345–355.
- Glantz S. A. Primer of biostatistics. 7th ed. N. Y.: McGraw-Hill, 2012. 320
- Hill C. B., Jha D., Bacic A., Tester M., Roessner U. Characterization of ion contents and metabolic responses to salt stress of different arabidopsis ATHKT1; 1 genotypes and their parental strains // Mol. Plant. 2013. Vol. 6. P. 350–368.
- Hodžić Z., Crnkić A., Kesić A., Saletović M. Zinc/copper ratio in the medicinal plants. 17th International Research/Expert Conference “Trends in the Development of Machinery and Associated Technology” TMT 2013, Istanbul, Turkey, 10–11 September 2013. P. 141–144. <https://doi.org/10.13140/2.1.1874.2726>
- Horak O., Kinzel H. Typen des Mineralstoffwechsel bei den hoheren Pflanzen // Osterr. Bot. Z. 1971. Vol. 119, N 4–5. P. 475–495.
- Huanyong Li., Tang X.-Q., Yang Xiu-Yan, Wu H.-W., Zhang H. Effects of NaCl stress on mineral element contents in *Nitraria sibirica* seedlings // Zhiwu Shengli Xuebao/Plant Phys. J. 2017. Vol. 53. P. 2125–2136. <https://doi.org/10.13592/j.cnki.pjj.2017.0212>
- Jafari M., Zare Chahouki M., Tavili A., Kohandel A. Soil-vegetation relationships in rangelands of Qom province // J. Res. Construct. Nat. Res. 2006. Vol. 73. P. 110–116 (in Persian).
- Kabata-Pendias A. Trace Elements in Soils and Plants. 4th ed. CRC Taylor and Francis Group, 2011. 505 p.
- Khan M. A., Qaiser M. Halophytes of Pakistan: distribution, ecology, and economic importance // Sabkha ecosystems: Vol II, The South and Central Asian countries / Eds.: Khan M. A., Barth H.-J., Kust G. C., Boer B. Dordrecht: Springer, 2006. P. 135–160.
- Khudyayev S. A., Banaev E. V. The soil and galogeochemical conditions of locations of the species of the *Nitraria* (Nitrariaceae) genus in the southern part of the Siberian region // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, N 6. C. 597–601.
- Kirmizi S., Bell R. W. Responses of barley to hypoxia and salinity during seed germination, nutrient uptake, and early plant growth in solution culture // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2012. Vol. 175. P. 630–640.

- Kopittke P. M. Interactions between Ca, Mg, Na and K: Alleviation of toxicity in saline solutions // Plant Soil. 2012. Vol. 352. P. 353–362.
- Kurskaya O., Prokopyeva E., Bi H., Sobolev I., Murashkina T., Shestopalov A., Wei L., Sharshov K. Anti-Influenza activity of medicinal material extracts from Qinghai-Tibet Plateau // Viruses. 2022. Vol. 14. P. 360. <https://doi.org/10.3390/v14020360>
- Li H., Tang X., Zhu J., Yang X., ZDe Zhang H. Novo transcriptome characterization, gene expression profiling and ionic responses of *Nitraria sibirica* Pall. under salt stress // Forests. 2017. Vol. 8. P. 211.
- Li Q. H., Wang S. X., Xu J., Ren W. J., Zhao Y. M. Comprehensive evaluation on salt tolerance of different desert shrubs in Ulan Buh desert regions // Pratacult. Sci. 2012. Vol. 29. P. 1132–1136.
- 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. New York: Springer, 2012. P. 29–56.
- Lotfi N., Vahdati K., Kholdebarin B., Hassani D., Amiri R. Mineral composition of some walnut cultivars (*Juglans regia* L.) for evaluation of ionome and ionomics under salt stress condition // Acta Horticulturae. 2009. Vol. 839. P. 293–300. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2009.839>
- Ma X., Ru D., Morales-Briones D. F., Mei F., Wu J., Liu J., Wu S. Genome sequence and salinity adaptation of the desert shrub *Nitraria sibirica* (Nitrariaceae, Sapindales) // DNA research: an international journal for rapid publication of reports on genes and genomes. 2023. Vol. 30 (3). dsad011. <https://doi.org/10.1093/dnarecs/dsad011>
- Mojiri A., Jalalian A. Relationship between growth of *Nitraria schoberi* and some soil properties // J. Animal & Plant Sci. 2011. Vol. 21 (2). P. 246–250.
- Nazar R., Iqbal N., Masood A., Syeed S., Khan N. A. Understanding the significance of sulfur in improving salinity tolerance in plants // Environ. Exp. Bot. 2011. Vol. 70. P. 80–87.
- Shabala S., Cuin T. A. Potassium transport and plant salt tolerance // Physiol. Plant. 2008. Vol. 133. P. 651–669.
- Shabala S., Cuin T. A., Pang J., Percy W., Chen Z., Conn S., Eing C., Wegner L. H. Xylem ionic relations and salinity tolerance in barley // Plant J. 2010. Vol. 61. P. 839–853.
- Sheng Y., Hua-xin Z., Tao L. Effect of Salt Stress on Osmotic Adjustment Substances in Plants // J. Forest Res. 2012. Vol. 25(3). P. 269–277.
- Tang X., Li J., Li H., Liu X., Wu H., Zhang H. Effect of NaCl Treatment on Growth and Ion Homeostasis of *Nitraria sibirica* Seedlings // Acta Bot. Boreali-Occidentalia Sinica. 2018a. Vol. 38 (3). P. 517–524.
- Tang X., Yang X., Li H., Zhang H. Maintenance of K⁺/Na⁺ balance in the roots of *Nitraria sibirica* Pall. in response to NaCl stress // Forests. 2018b. Vol. 9 (10). P. 601. <https://doi.org/10.3390/f9100601>
- Tester M., Davenport R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. P. 503–527.
- Watanabe T., Broadley M. R., Jansen S., White P. J., Tada J., Satake K., Takamatsu T., Tuah S. J., Osaki M. Evolutionary control of leaf element composition in plants // New Phytologist. 2007. Vol. 174. P. 516–523.
- Yang S., Zhang H.-X., Liu T. Effect of salt stress on osmotic adjustment substances in plants // For. Res. 2012. Vol. 25. P. 269–277.
- Yousfi S., Mahmoudi H., Abdelly C., Gharsalli M. Effect of salt on physiological responses of barley to iron deficiency // Plant Physiol. Biochem. 2007. Vol. 45. P. 309–314.
- Zhang G. L. Effects of iso-osmotic salt and water stresses on growth and ionic absorption and distribution in *Nitraria sibirica* seedlings // Agric. Res. Arid Areas. 2013. Vol. 31. P. 114–118.
- Zhelezniuchenko T., Banaev E., Asbagyan S., Voronkova M., Kukushkina T., Filippova E., Mazurkova N., Shishkina L., Novikova T. *Nitraria schoberi* L. hairy root culture as a source of compounds with antiviral activity against influenza virus subtypes A(H5N1) and A(H3N2) // Biotech. 2018. Vol. 8. P. 260. <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1280-5>

Variation of elemental composition of leaves in *Nitraria schoberi* L. and *N. sibirica* Pall. depending on edaphic growth conditions

I. G. BOYARSKIKH¹, S. A. KHUDYAEV², M. A. TOMOSHEVICH¹, A. A. ERST¹, S. D. WU³, E. V. BANAEV¹

¹*Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences
101, Zolotodolinskaya st., Novosibirsk, 630090, Russia
E-mail: arysa9@mail.ru,*

²*Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry,
Siberian Branch of Russian Academy of Sciences
8/2, Academika Lavrenteva ave., Novosibirsk, 630099, Russia*

³*State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-ecosystems,
College of Ecology, Lanzhou University,
Lanzhou, 730000, China*

A study was conducted about the variation of levels of macro- and microelements in the soil and leaves of two species of the genus *Nitraria* L. in various habitats in Siberia. New data were obtained on the concentration variations of K, Na, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Li, Sr, and Cd in leaves of *N. schoberi* L. and *N. sibirica* Pall. plants. It was found that the salinity of habitats of *N. sibirica* (up to 3.23 %) can exceed salinity of soils under *N. schoberi* (up to 0.5 %) by more than sixfold. Soils of *N. schoberi* habitats are characterized by lower contents of carbonates (1.0–3.8 %) and of physical clay (2–19 %) as compared to soils of *N. sibirica* habitats: 1.2–18.2 % and 9–40 %, respectively. An increase in the physical-clay content of soil positively correlated with the accumulation of Mg, Cu ($p \leq 0.01$), and Mn ($p \leq 0.001$) in the plant leaves. The degree of soil salinity was positively associated with the accumulation of Ca, Zn, Sr ($p \leq 0.01$), Mg ($p \leq 0.05$), and Cd ($p \leq 0.001$) in the plant leaves. An increase in concentration of mobile Na in soil positively correlated with concentrations of Ca, Cu ($p \leq 0.01$), and Zn ($p \leq 0.001$) in the leaves. In *N. sibirica* leaves, the concentration of K, Ca, Mg, Fe, Sr, Mn, Zn, and Cu was 1.5–3 times higher than that in *N. schoberi* leaves. Both species are capable of accumulating very high concentrations of Na (*N. schoberi*: up to 83.8 g/kg and *N. sibirica*: up to 77.2 g/kg). In the leaves of *N. schoberi* plants of immature age, K and Na levels were seven times higher than those in leaves of adult generative plants, whereas Mg and Ca levels were 3–5 times higher. This study should expand the understanding of mechanisms of *Nitraria* species' adaptation to high-salinity conditions.

Key words: *Nitrariaceae*, halophyte, soil salinity, elemental composition, biogeochemical mobility coefficient.