

Состав жирных кислот липидов в листьях галофитов при адаптации к засоленной почве на примере растений Приэльтона

В. Н. НЕСТЕРОВ

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003, Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: nesvik1@mail.ru

Статья поступила 03.05.2024

После доработки 07.05.2024

Принята к печати 13.05.2024

Аннотация

В работе обобщены результаты многолетних полевых исследований 22 видов галофитных растений Приэльтона, относящихся к четырем семействам и 14 родам. Растения были классифицированы по экологической (соленакапливающие эугалофиты, солевыделяющие криногалофиты, солеисключающие гликогалофиты) и генетической (C3-тип и C4-тип фотосинтеза) системе. Показаны условия абиотической среды (уровень засоления и влажности почвы), при которой произрастили различные группы галофитных растений. Проведен анализ состава жирных кислот (ЖК) липидов в листьях галофитов. Сделано заключение, что модуляция липидов галофитов, связанная с изменением ЖК состава в зависимости от засоленности и увлажненности почвы, является одним из механизмов солеустойчивости растений на клеточном уровне организации.

Ключевые слова: NaCl, галофиты, адаптация, засоленные почвы, липиды, жирные кислоты.

ВВЕДЕНИЕ

Расширение площади засоленных почв на планете связано как с глобальным изменением климата, так и с антропогенным воздействием на экосистемы, что создает угрозы для природной среды и национальных экономик [Panta, 2014; Hasanuzzman et al., 2019]. В южных регионах нашей страны засоленные земли достигают 30–40 % от площади сельскохозяйственных угодий [Шишов, Панкова, 2006]. Накопление солей в почве лимитирует рост и продуктивность растений [Flowers, Colmer, 2015]. Актуальной проблемой является поиск видов растений, способных произрастать в ус-

ловиях экстремального засоления, и определение механизмов их солеустойчивости [Yuan et al., 2019; Hasanuzzman et al., 2019].

Известно, что у галофитов в ходе эволюции выработались адаптации к содержанию солей в почве, которые реализуются как на уровне целого растения и растительной ткани, так и на клеточно-молекулярном уровне [Генкель, 1946; Иванова и др., 2009; Балников, 2012; Розенцвет и др., 2017]. Повышенное засоление среды стимулирует рост и развитие облигатных галофитов [Березина, Афанасьева, 2009]. Факультативные галофиты способны переносить высокое содержание соли в грун-

так, но лучше развиваются при ее низком содержании, а их корневая система, как правило, отличается соленепроницаемостью.

Показано, что видовое распределение галофитов соответствует убыванию степени засоленности почвы [Сухоруков, 2014], а структурные особенности галофитов (например, степень развития аэренихимы, эндодермы, наличие трихом и пр.) определяют их экологию в сообществе [Grigore et al., 2014]. Необходимо отметить, что многие механизмы адаптации растений на нижних уровнях иерархии живой материи: сообщество – организм – орган – ткань – клетка – субклетка, сопряжены с процессами, происходящими на биологических мембранах [Shabala et al., 2014; Dowhan et al., 2016].

Структурной основой практически всех клеточных мембран являются амфи菲尔льные липиды с полярной гидрофильной группой и неполярными гидрофобными ацильными цепями [Munns, Tester, 2008; Drin, 2014]. Живые организмы, в том числе и растения, способны к изменению степени ненасыщенности жирных кислот (ЖК) липидов, удлинению или укорочению их цепей в ответ на меняющиеся условия окружающей среды [Лось, 2014]. Изменение ненасыщенности ЖК, как правило, определяет уровень текучести мембран, а последний, в свою очередь, необходим для нормальной функциональной активности фотосинтетического аппарата [Los et al., 2013]. У большинства растений преобладающими ненасыщенными ЖК являются кислоты с 18 атомами углерода (C18) – олеиновая ЖК (C18:1), линолевая (C18:2), линоленовая (C18:3). Отмечено, что данные ЖК играют множество важных ролей и связаны с адаптивными ответами при воздействии на организм абиотических и биотических факторов среды [Reszczynska, Hanaka, 2020]. Например, ЖК C18-ряда помимо структурной функции и регуляции состояния мембран служат антиоксидантами, предшественниками биоактивных молекул (жасмоновая кислота) [He et al., 2020]. Длинноцепочечные ЖК ($C > 16$, 18 и более) накапливаются в растениях в ответ на водный, осмотический, инфекционный стресс. Так, воски, в состав которых входят длинноцепочечные ЖК, покрывают эпидерму растений и тем самым защищают ее от пересыхания [Жуков, 2018]. К чис-

лу наиболее распространенных насыщенных ЖК относится пальмитиновая (C16:0) и стеариновая (C18:0). Насыщенные ЖК наименее химически активны в сравнении с ненасыщенными. Во многих случаях изменение степени ненасыщенности ЖК определяет характер физиологических процессов, и эта область исследований до конца не ясна. Например, при замене пальмитиновой ЖК на линоленовую ЖК в фосфатидилглицероле хлоропластов и при последующем действии света высокой интенсивности происходит ингибирование фотосинтеза [Jimbo et al., 2020].

Несмотря на то что в целом участие ЖК в клеточных ответах на действие света, температуры, засоления хорошо изучены [de Carvalho, Caramujo, 2018; He et al., 2020], однако многие аспекты биохимической адаптации посредством ЖК у галофитов с разными стратегиями солеустойчивости практически не известны. Кроме того, прикладным моментом данных исследований является поиск новых видов, создание новых сортов культурных растений или способов регуляции фотосинтеза как для повышения урожайности, так и для продуцирования специфических химических соединений [Лось, 2014]. Поэтому исследования ЖК состава растений до сих пор являются актуальными.

Цель данной работы – изучить особенности жирнокислотного состава различных групп галофитов при адаптации к засоленным почвам на примере растений Приэльтона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования наземных галофитов флоры бассейна оз. Эльтон проводили с 2010 по 2020 г. В этот период отобрано свыше 2000 проб растений и 150 проб почвы на различные виды анализов.

Объектами исследований были 22 вида галофитов: № 1 *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., № 2 *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., № 3 *Salicornia perennans* Willd., № 4 *Climacoptera crassa* (M. Bieb.) Botsch., № 5 *Anabasis aphylla* L., № 6 *Ceratocarpus arenarius* L., № 7 *Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq., № 8 *Suaeda linifolia* Pall., № 9 *Suaeda salsa* (L.) Pall., № 10 *Suaeda physophora* Pall., № 11 *Halimione verrucifera* (M. Bieb.) Aellen, № 12 *Atriplex cana* C. A. Mey., № 13 *Bassia prostrata*

(L.) Beck, № 14 *Sedobassia sedoides* (Pall.) Freitag & G. Kadereit, № 15 *Limonium caspium* (Willd.) Gams, № 16 *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, № 17 *Tamarix ramosissima* Ledeb., № 18 *Artemisia santonica* L., № 19 *Artemisia lercheana* Weber ex Stechm., № 20 *Artemisia pauciflora* Weber, № 21 *Artemisia dracunculus* L., № 22 *Artemisia taurica* Willd. (рис. 1).

Галофиты собирали в дельте рек Чернавка (№ 4-1, 49°12' с. ш., 44°40' в. д.), Ланцуг (№ 4-2, 49°12' с. ш., 46°38' в. д.), Хара (№ 4-3, 49°12' с. ш., 46°39' в. д.), Солянка (№ 4-4, 49°10' с. ш., 46°35' в. д.) и Большая Смарогда (№ 4-5, 49°07' с. ш., 46°50' в. д.) на экспериментальных площадках (10×10 или 20×20 м), на которых произрастали исследуемые виды.

Для биохимических анализов использовали листья 15–20 растений одного вида. Среднюю часть листьев или побегов (в случае с *Salicornia perennans* и др.) одного вида, собранных с одной площадки, измельчали, из обединенной биомассы составляли три биологические пробы (2–4 г сырой массы) и использовали непосредственно для анализов или заморажи-

вали в жидкому азоте (-196°C). Одновременно отбирали пробы почвы на глубине 10–20 см для определения влаги и содержания легкорастворимых солей в почве [Аринушкина, 1970].

Содержание ионов Na^+ определяли в сухом материале после минерализации проб с применением атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе МГА-915 (“Люмэкс”, Россия).

Экстракцию липидов проводили как описано ранее [Нестеров и др., 2013]. Жирные кислоты анализировали в виде их метиловых эфиров, получаемых кипячением в 5%-м растворе HCl в метаноле в течение 1 ч. Полученные эфиры очищали препаративной ТСХ и анализировали на газовом хроматографе “Кристалл 5000.2” (“Хроматэк”, Россия) с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0,25 мм (“Restek”, США) в изотермическом режиме. Температура колонки 180°C , испарителя и детектора – 260°C . Скорость тока газа-носителя (гелий) 2 мл/мин. Идентификацию метиловых эфиров ЖК проводили по времени удерживания с использованием стандарта 37 Comp. FAME Mix (Supelco, США).

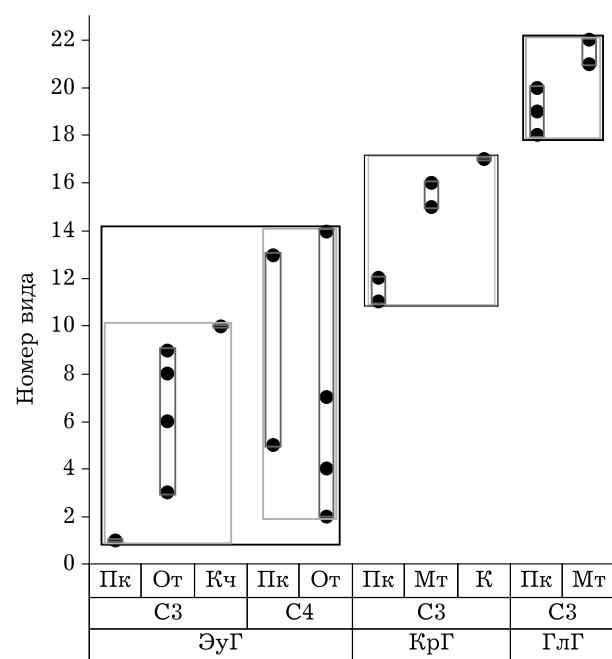


Рис. 1. Классификация исследованных видов галофитов из бассейна оз. Эльтон. ЭуГ – соленакапливающие растения, или эугалофиты; КрГ – солевыделяющие растения или криногалофиты; ГлГ – соленепроницаемые растения или гликогалофиты; С3 – С3-тип фотосинтеза; С4 – С4-тип фотосинтеза; От – однолетняя трава, Мт – многолетник травянистый; Пк – полукустарничек; К – кустарник.

Таблица 1

Некоторые физико-химические характеристики почвы в прикорневой зоне галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза

Группа галофитов	Содержание солей в почве, мг/г сух. м. почвы	Влага в почве, %
Эугалофиты (C3)	25 (7–80)*	20 (4–38)
Эугалофиты (C4)	6 (1–14)	15 (2–30)
Криногалофиты (C3)	23 (6–33)	22 (8–29)
Гликогалофиты (C3)	8 (4–16)	14 (7–27)

*Показаны средние (а также минимальные и максимальные) значения.

Данные приведены в виде средних, минимальных и максимальных значений для экологических групп видов. Расчеты выполняли с использованием программ Past 3, Statistica 8.0 for Windows, Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В данной работе проведено исследование ЖК-состава липидов листьев галофитов Приэльтона, классифицированных двумя способами [Генкель, 1946, Березина, Афанасьева, 2009; Иванищев, 2017]: 1) экологическая классификация – выделение групп видов растений по стратегии солеустойчивости/соленакопления; 2) генетическая классификация – ранжирование растений по типу фотосинтеза (C3- и C4-растения) (см. рис. 1). Внутри каждой группы растения разделяются по жизненной форме, однако в каждой присутствовали представители как трав, так и кустарниковых форм.

Так, C3-ЭуГ произрастили на наиболее засоленных почвах в сравнении с C3-КрГ и C3-ГлГ. Вместе с тем, например, *S. perennans* встречался только на сильно увлажненных почвах (до 38 % от сухой массы (сух. м.) почвы), а *H. strobilaceum* мог произрастать как на увлажненных почвах, так и на засушливых (4 % от сух. м. почвы) и при более высоком уровне засоления (80 мг/г сух. м. почвы) (табл. 1). C3-КрГ в основном встречались на почвах с засолением от 1 % от сух. м., а диапазон увлажнения был уже, чем у C3-ЭуГ. C3-ГлГ произрастили в условиях засоления почв не более 2 % от сух. м. почвы. При этом верхняя граница почвенной влаги была ниже, чем у C3-ЭуГ и C3-КрГ. В то же время виды C4-ЭуГ в целом произрастили на менее засо-

ленных (в 4,2 раза) и увлажненных (в 1,3 раза) почвах, чем C3-ЭуГ.

Оценка аккумулирующей способности растений с C3-типом фотосинтеза показала, что содержание Na^+ в листьях ЭуГ (137 мг/г воздушно-сухой массы (в.-сух. м.) в среднем было в 3,8 раза выше, чем у КрГ и ГлГ (рис. 2). Растения с C4-типом фотосинтеза занимали промежуточное положение между ЭуГ и КрГ с C3-типом фотосинтеза. Получается, что при высоком уровне засоления почвы – в среднем 23–25 мг/г сух. м., произрастили группы C3-ЭуГ и C3-КрГ. Однако в первом случае растения аккумулировали в листьях Na^+ до уровня в 137 мг/г в.-сух. м.,

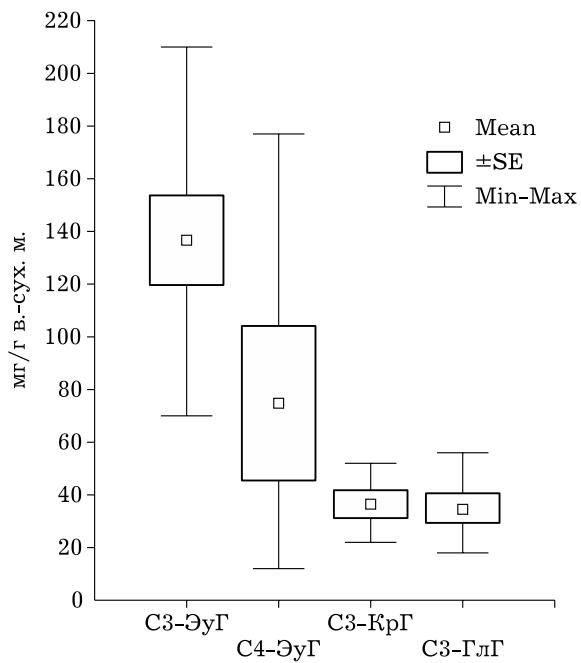


Рис. 2. Содержание Na^+ в листьях галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза

а во втором – благодаря железам, растения избавлялись от избыточных солей, и их аккумулирующая способность была на уровне 36 мг/г в.-сух. м. В отношении С4-ЭуГ и С3-ГлГ установлено, что они произрастали в основном при содержании легкорастворимых солей в 6–8 мг/г сух. м. почвы. Однако С4-ЭуГ аккумулировали в листьях Na^+ в количестве 75 мг/г в.-сух. м., а С3-ГлГ, известные своей соленепроницаемостью корневой системы, накапливали Na^+ в количестве 35 мг/г в.-сух. м.

Следовательно, реальная накопительная способность растений по отношению к ионам Na^+ в целом соответствовала стратегиям солеустойчивости/соленакопления.

Состав ЖК липидов, определяющих физическое состояние клеточных мембран, отличался наличием преимущественно кислот с длиной цепи 16–18 атомов углерода (более 85 % от суммы ЖК) (табл. 2). В количественном отношении основной насыщенной ЖК была С16:0 – доля ее в листьях С3-ЭуГ составила 24–28 % от суммы ЖК, у С3-КрГ – 20–23 %, а у С3-ГлГ – всего 15–18 %. В листьях С4-ЭуГ доля С16:0 была ниже в сравнении с С3-ЭуГ – 17–24 %. По средним значениям выделялась группа С3-ЭуГ с содержанием С16:0 в 25 % от суммы ЖК.

Среди основных ненасыщенных ЖК идентифицированы С18:1, С18:2 и С18:3. Доля С18:1 у С3-ЭуГ и С4-ЭуГ составила 7–24 % от суммы ЖК, у С3-КрГ – 6–12 %, у С3-ГлГ – 6–8 %. В среднем наибольшее содержание С18:1 отмечено для С4-ЭуГ – 16 % от суммы ЖК. Доля С18:2 у С3-ЭуГ была на уровне 13–25 % от суммы ЖК, у С4-ЭуГ – 9–25 %, у С3-КрГ – 14–24 %, у С3-ГлГ – 18–26 %. По средним значениям выделялась группа С3-ГлГ – 22 % от суммы ЖК. Доля С18:3 у С3-ЭуГ составила 25–41 % от суммы ЖК, у С4-ЭуГ – 25–54 %, у С3-КрГ – 32–54 %, у С3-ГлГ – 39–46 %. По средним показателям максимум содержания был установлен у двух групп – С3-КрГ и С3-ГлГ – 42 % от суммы ЖК.

Из особенностей ЖК состава выделенных групп галофитов установлено, что отношение С18:1/С18:3 у растений с С3-типом фотосинтеза возрастает в ряду ГлГ (0,17) → КрГ (0,24) → ЭуГ (0,38) (рис. 3, а). Однако С4-ЭуГ обладали еще большим значением данного отношения – 0,43.

Доля ненасыщенных ЖК (ННЖК) была максимальной у С4-ЭуГ, С3-КрГ, С3-ГлГ и составила от 69 до 72 % от суммы ЖК (рис. 3, б). При этом у С3-ЭуГ в среднем относительное содержание ННЖК было ниже на

Таблица 2
Состав ЖК липидов дикорастущих галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза, % от суммы ЖК

ЖК	С3-ЭуГ	С4-ЭуГ	С3-КрГ	С3-ГлГ
C14:0	2 (1–5)*	3 (1–6)	2 (1–4)	4 (2–4)
C16:0	25 (24–28)	21 (17–24)	21 (20–23)	16 (15–18)
C17:0	1 (0–1)	–	–	–
C16:1	2 (1–3)	2 (1–3)	2 (1–2)	1 (0–2)
C18:0	3 (3–4)	3 (2–4)	2 (2–3)	2 (2–4)
C18:1	12 (7–24)	16 (8–24)	10 (6–12)	7 (6–8)
C18:2	17 (13–25)	14 (9–25)	17 (14–24)	22 (18–26)
C18:3	32 (25–41)	37 (25–54)	42 (32–54)	42 (39–46)
C20:0	2 (0–2)	1 (0–2)	1 (0–2)	1 (0–3)
C22:0	2 (0–8)	1 (0–2)	1 (1–2)	2 (1–2)
C22:1	0 (0–1)	1 (0–1)	0 (0–1)	0 (0–1)
C24:0	2 (1–2)	1 (0–3)	1 (0–1)	2 (0–3)

* Показаны средние (а также минимальные и максимальные) значения.

Рис. 3. Отношение C18:1/C18:3 (а), доля ННЖК (б) и МЖК (в) в составе ЖК липидов из листьев дикорастущих галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза

8 %, чем у остальных групп растений. В среднем, доля моноеновых ЖК (МЖК) достигла максимума у С4-ЭуГ – 18 % от суммы ЖК (рис. 3, в). Если анализировать только растения с С3-типом фотосинтеза, то здесь можно выделить ряд убывания: ЭуГ (14) → КрГ (12) → ГлГ (8).

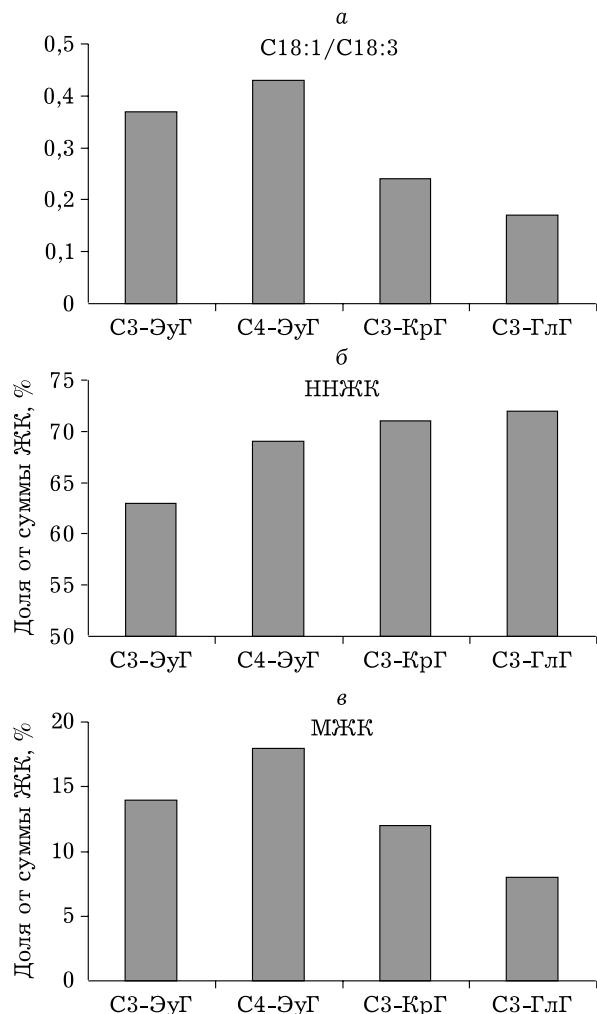
Далее, с помощью дискриминантного анализа, в котором использовались минимальные, средние и максимальные значения идентифицированных ЖК для каждой из выделенных групп галофитов, установлено, что первая дискриминантная функция (Root 1) достоверна ($\chi^2 = 53,3$; $p = 0,0001$). В основном она разделяет выделенные группы растений по ЖК C16:0 (рис. 4). Ее вклад в дискриминацию составляет по сравнению с остальными ЖК 38 %. На рисунке видно, что в большей мере первая дискриминантная функция связана с разделением растений с С3-типом фотосинтеза по экологической классификации (овал со сплошной линией). Вторая дискриминантная функция (Root 2) также является достоверной ($\chi^2 = 25,1$, $p = 0,001$). Разделение групп растений здесь в основном уже связано с типом фотосинтеза (овал с пунктирной линией) и в меньшей степени различия касаются ЭуГ и КрГ + ГлГ. Установлено, что на дискриминацию здесь влияют в основном ЖК C18:1 и C18:2, вклад которых составил 35 и 25 % соответственно.

Таким образом, в данном исследовании удалось показать, какие именно особенности ЖК состава галофитов в первую очередь определяют их экологические, а также генетические различия.

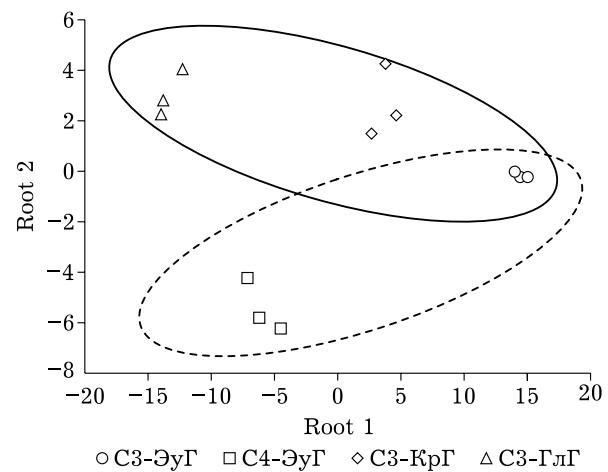
ОБСУЖДЕНИЕ

Как показано выше, реальная накопительная способность растений по отношению

Рис. 4. Распределение данных, соответствующих минимальным, средним и максимальным значениям ЖК липидов (C16:0, C18:0, C18:1, C18:2, C18:3, C22:0, C24:0 и др.) для галофитов, ранжированных по стратегии солеустойчивости/соленакопления и типу фотосинтеза, в пространстве первой (Root 1) и второй (Root 2) дискриминантных функций



к ионам Na^+ в целом соответствовала стратегиям солеустойчивости/соленакопления. При этом С3-КрГ и С3-ГлГ избавляются от избытка солей или не пропускают их в вегетативные органы, а С4-ЭуГ хотя и накапливают их



в листьях, однако не “заходят” (за исключением *S. acuminata*) на почвы с засолением выше 1–1,5 %, в отличие от C3-ЭуГ. Последние занимают самые минерализованные участки (2 % солей и больше), а также аккумулируют больше Na^+ в листьях (137 мг/г в.-сух. м.), в отличие от остальных групп галофитов. Кроме того, различия заключались и в доступности для растений почвенной влаги. Естественно, что такая дифференциация условий и аккумулирующей способности растений должна была отразиться и на биохимических особенностях их фотосинтетических органов.

Пластиды синтезируют насыщенные углеродные цепи ЖК длиной до 18 атомов углерода. Также в них происходит модификация ЖК с образованием от одной до трех связей (C18:1– C18:3) [Лось, 2014]. По-видимому, биосинтез ЖК претерпевает изменения по мере “прдвижения” растений по градиенту засоленности почвы. Подобные выводы были сделаны в работе А. Ивановой с соавт. [Ivanova et al., 2006]. Показано, что отношение C18:2/C18:3 уменьшается при снижении резистентности галофитных растений к засолению среды. Вероятно, такие изменения в составе ЖК липидов связаны или с нарушением биосинтеза ЖК при проникновении NaCl в клетку, или данные модификации являются одним из механизмов адаптации растительной клетки. Считается, что при уменьшении доли ненасыщенных ЖК, особенно C18:3, снижается проницаемость клеточных мембран. Однако их проницаемость у ЭуГ и КрГ выше, чем у ГлГ [Розенцвет и др., 2016], а у C4-растений выше, чем у C3 (данные не приводятся). С модуляциями липидов растений может быть связана и необычная мезоструктура листа C3-ЭуГ. Так, их клетки, как правило, гипертрофированные, с большим количеством хлоропластов. А сами пластиды в 2 раза крупнее, чем у C3-ГлГ [Rozentsvet et al., 2018]. Известно, что синтез ЖК является основным фактором, определяющим размер клетки у бактерий [Willis, Huang, 2017]. Воздействуя на синтез ЖК у бактерий, можно либо затормозить рост размеров их клеток, или, наоборот, стимулировать. Есть данные, что увеличение диаметра эритроцитов как раз наблюдалось при добавлении в среду ЖК C16:0 [Zavodnik et al., 1997]. Вероятно, что еще только предстоит полностью установить кар-

тину влияния биосинтеза ЖК на морфологию растительных клеток.

C4-ЭуГ несмотря на то, что, по сути, являются соленакапливающими растениями, произрастают в основном (за исключением *S. acuminata*) при меньшем уровне засоления и увлажнения почвы. В этом они были схожи с C3-ГлГ, которые также произрастают в более засушливых, но и менее засоленных условиях, чем C3-ЭуГ и C3-КрГ. Однако ЖК состав липидов C4-растений отмечен высокой долей моноеновых кислот, особенно C18:1, в сравнении с C3-растениями. Ранее на мутантах *Arabidopsis thaliana*, которые были дефицитны по активности хлоропластной n -б десатуразы, показано, что они накапливали высокие уровни ЖК C16:1 и C18:1 [Hugly et al., 1989]. Измененный липидный состав мутантов повлиял на ультраструктуру хлоропластов, содержание хлорофиллов и белков в тилакоидных мембранных, скорость транспорта электронов. Однако положительным эффектом таких биохимических изменений, связанных с мутацией, была высокая термостабильность фотосинтетических мембран у модифицированных форм *A. thaliana*. Подобные изменения ЖК состава у растений с C4-типом фотосинтеза в сравнении с C3-типом могут свидетельствовать о большей термостабильности мембран и, как следствие, засухоустойчивости данной группы растений.

Необходимо отметить, что галофиты являются неоднородной группой растений, но имеют характерные черты метаболизма, тесно связанные с произрастанием на засоленных почвах. Соответственно, в зависимости от засоленности грунтов меняется вклад каждой группы галофитов в общую биомассу видов в экосистеме, однако ключом, позволяющим отдельным видам доминировать в пределах ценоза, является специфические особенности метаболизма (или стратегии), тесно связанные, в том числе, с мембранный системой клеток растений. По полученным результатам уровень C16:0 возможно влияет на размеры клеток и пластид выделенных групп галофитов, произрастающих на разных по засолению почвах, а различия в относительном содержании C18:1 и C18:2, вероятно, в большей мере определяются типом фотосинтеза, который, в свою очередь, определяет способность растений экономно расходовать воду.

Таким образом, модуляция липидов листьев, связанная с изменением ЖК состава в зависимости от стратегии соленакопления и типа фотосинтеза галофитов, является одним из биохимических механизмов соле- и за- сухоустойчивости растений.

Благодарности

Автор выражает благодарность коллегам за совместно проведенные полевые и лабораторные исследования: д. б. н. О. А. Розенцвет, к. б. н. Е. С. Богдановой, к. б. н. Е. В. Шуйской, инженеру-исследователю Л. М. Тарановой, инженеру-исследователю Л. А. Кульдякиной, сотрудникам Природного парка Эльтонский и его директору В. Д. Гердту.

Вклад авторов

Формирование идеи статьи, обобщение и анализ данных, написание текста и создание рисунков и таблиц осуществлено В. Н. Нестеровым.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского научного центра РАН “Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна” № 1021060107217-0-1.6.19.

Соблюдение этических стандартов

Исследования на животных и людях не проводились. Объектами данной работы были вегетативные органы растений.

Конфликт интересов

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аринущкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 487 с.
- Балнокин Ю. В. Ионный гомеостаз и солеустойчивость растений // 70-е Тимирязевские чтения. М.: Наука, 2012. 97 с.
- Березина Н. А., Афанасьева Н. Б. Экология растений. М.: Академия, 2009. 400 с.
- Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Труды 5. М.: Изд-во АН СССР, 1946. 238 с.
- Жуков А. В. Влияние неблагоприятных условий среды на состав и содержание в растениях жирных кислот с очень длинной цепью // Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием и школой молодых ученых “Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям окружающей среды”. Иркутск: Изд-во ИГСО РАН, 2018. С. 332–335.
- Иванищев В. В. Эволюционные аспекты C₄-фотосинтеза // Изв. ТулГУ. Естественные науки. 2017. Вып. 3. С. 64–77.
- Иванова Т. В., Мясоедов Н. А., Пчёлкин В. П., Цыдендамбаев В. Д., Верещагин А. Г. Повышенное содержание жирных кислот с очень длинной цепью в липидах вегетативных органов галофитов // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 6. С. 871–878.
- Лось Д. А. Десатуразы жирных кислот. М.: Науч. мир, 2014. 372 с.
- Нестеров В. Н., Розенцвет О. А., Богданова Е. С. Влияние абиотических факторов на состав жирных кислот *Ulva intestinalis* // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 6, № 4. С. 587–594. [Nesterov V. N., Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S. The Influence of abiotic factors on the composition of fatty acids in *Ulva intestinalis* // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 4. P. 441–447].
- Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С., Табаленкова Г. Н., Захожий И. Г. Биохимическая обусловленность дифференциации галофитов по типу регуляции солевого обмена в условиях Приэльтона // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23, № 1. С. 117–126. [Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S., Tabalenkova G. N., Zakhozhyy I. G. Biochemical conditionality of halophytes differentiation by the type of regulation of salt metabolism in Prieltone // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 1. P. 98–106]
- Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. Структурные и физиологико-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 4. С. 251–265.
- Сухоруков А. П. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: Грифи К, 2014. 400 с.
- Шишов Л. Л., Панкова Е. И. Засоленные почвы России. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2006. 854 с.
- de Carvalho C. C. C. R., Caramujo M. J. The Various Roles of Fatty Acids // Molecules. 2018. Vol. 23. 2583. doi: 10.3390
- Dowhan W., Bogdanov M., Mileykovskaya E. Functional Roles of Lipids in Membranes // Biochem. Lipids, Lipoproteins and Membranes. 2016. P. 1–40. doi: 10.1016/b978-0-444-63438-2.00001-8
- Drin G. Topological regulation of lipid balance in cells // Ann. Rev. Biochem. 2014. Vol. 83. P. 51–77.
- Flowers T. J., Colmer T. D. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes // Ann. Bot. 2015. Vol. 115. P. 327–331.
- Grigore M.-N., Ivanescu L., Toma C. Halophytes: an integrative anatomical study Switzerland: Springer International Publishing, 2014. 544 p.
- Hasanuzzman M., Shabala S., Fujita M. Halophytes and climate change: adaptive mechanisms and potential uses. CABI, 2019. 371 p.
- He M., Qin C.-X., Wang X., Ding N.-Z. Plant Unsaturated Fatty Acids: Biosynthesis and Regulation // Front. Plant Sci. 2020. Vol. 11. P. 1–13.
- Hugly S., Kunst L., Browne J., Somerville C. Enhanced Thermal Tolerance of Photosynthesis and Altered Chloroplast Ultrastructure in a Mutant of *Arabidopsis* Deficient in Lipid Desaturation // Plant Physiol. 1989. Vol. 90. P. 1134–1142.
- Ivanova A., Nechev J., Stefanov K. Effect of soil salinity on the lipid composition of halophyte plants from the sand bar of Pomorie // Gen. App. Plant Physiol. 2006. Vol. XXXII, N 1-2. P. 125–130.
- Jimbo H., Takagi K., Hirashima T., Nishiyama Y., Wada H. Long-Chain Saturated Fatty Acids, Palmitic and Stear-

- ic Acids, Enhance the Repair of Photosystem II // Int. J. Mol. Sci. 2020. Vol. 21. 7509. doi: 10.3390/ijms21207509
- Los D. A., Mironov K. S., Allakhverdiev S. I. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions // Photosynth. Res. 2013. Vol. 116. P. 489–509.
- Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // Ann. Rev. Plant Biol. 2008. Vol. 59. P. 651–681.
- Panta S. Halophyte agriculture: Success stories // Environ. Experim. Bot. 2014. Vol. 107. P. 71–83.
- Reszczynska E., Hanaka A. Lipids Composition in Plant Membranes // Cell Biochem. Biophys. 2020. Vol. 78. P. 401–414.
- Rozentsvet O., Nesterov V., Bogdanova E., Kosobryukhov A., Subova S., Semenova G. Structural and molecular strategy of photosynthetic apparatus organization of wild flora halophytes // Plant Physiol. Biochem. 2018. Vol. 219. P. 213–220.
- Shabala S., Bose J., Hedrich R. Salt bladders: do they matter? // Trends in Plant Sci. 2014. Vol. 19. P. 687–691.
- Willis L., Huang K. S. Sizing up the bacterial cell cycle // Nat. Rev. Microbiol. 2017. doi: 10.1038/nrmicro.2017.79
- Yuan F., Xu Y., Leng B., Wang B. Beneficial effects of salt on halophyte growth: morphology, cells, and genes // Open Life Sci. 2019. Vol. 14. P. 191–200.
- Zavodnik I. B., Zaborowski A., Niekurzak A., Bryszewska M. Effect of free fatty acids on erythrocyte morphology and membrane fluidity // Biochem. Mol. Biol. Internat. 1997. Vol. 42. P. 123–133.

Composition of fatty acids of lipids of the halophyte leaves during adaptation to saline soil using the example of plants from the Elton region

V. N. NESTEROV

*Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga Basin RAS
10, Komzina st., Toliatti, 445003, Russia
E-mail: nesvik1@mail.ru*

The work summarizes the results of long-term field studies of 22 species of halophytic plants in the Elton region, belonging to 4 families and 14 genera. Plants were classified according to the ecological (salt-accumulating euhalophytes, salt-secreting crinohalophytes, salt-excluding glycophytes) and genetic (C₃-type and C₄-type of photosynthesis) system. The conditions of the abiotic environment (level of salinity and soil moisture) under which various groups of halophytic plants grew are shown. The composition of fatty acids of lipids in halophyte leaves was analyzed. It is concluded that the modulation of halophyte lipids, associated with changes in fatty acids composition depending on soil salinity and moisture, is one of the mechanisms of plant salt tolerance at the cellular level of organization.

Key words: NaCl, halophytes, adaptation, saline soils, lipids, fatty acids.