

Биол. журн. Армении, 1-2 (57), 2005

УДК 581.1.032

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГАЛОФИТОВ АРАРАТСКОЙ РАВНИНЫ

Н.И. КОЧАРЯН, А.М. БАРСЕГЯН, А.Н. ЗИРОЯН, И.Г. МАТИНЯН

Институт ботаники НАН Армении, 375063, Ереван

Изучались физиологические характеристики основных эдификаторов местной флоры аридного и засоленного районов Араратской равнины. По показателям водного режима (содержание воды, транспирация, дефицит) важное значение в адаптации имеет жизненная форма: многолетники менее зависимы от условий увлажнения и засоления. Полученные данные выявляют адаптационные особенности растений различного типа фотосинтетического метаболизма (C_3 -, C_4 -НАД-МЭ и C_4 -НАДФ-МЭ формы).

Ուսումնասիրվել է Արարատյան հարթավայրի տեղական ֆլորայի արիդային և աղային հատվածների հիմնական եղիֆիկատորների ֆիզիոլոգիական բնութագրերը: Ըստ զրային ռեժիմի ցուցանիշները (ջրի պարունակություն, տրանսպիրացիա, ղեֆիցիտ) ադապտացիայում կարևոր նշանակություն ունի կենսածնը բազմամյա տեսակները աճելի քիչ են կախված խոնավության և աղային պայմաններից: Ստացված տվյալները արտահայտում են բույսերի տարբեր տիպի ֆոտոսինթետիկ մետաբոլիզմի (C_3 -, C_4 -NAD-me և NADP-me ձևեր) ադապտացիոն ընդունակությունները:

The physiological characteristics of the Ararat plain's arid and salt area basic edificators of the local flora have been studied. As regards the indices of the water regime (water contents, transpiration and deficiency), the vital forms are very important in adaptation process: the perennials are less dependent on water and salt conditions. The obtained data reveal the adaptation peculiarities of the plants' different types of photosynthetic metabolism (C_3 -, C_4 -NAD-me and NADP-me forms).

Галофиты - C_3 -, C_4 - растения - фотосинтетический метаболизм - водный режим - адаптация

Эколого-физиологические исследования растений в крайних условиях существования занимают важное место в общей проблеме приспособления растений к неблагоприятным факторам среды. Аридизация климата планеты способствовала естественному отбору растений на засушливых территориях в направлении жаро-, засухо-, холодо- и солеустойчивости видов. Этим требованиям отвечают галофиты, широко представленные на засоленных и аридных территориях.

Общей чертой всех галофитов является осуществление жизненных функций при значительно большем содержании солей по сравнению с мезофитами. Высокое осмотическое давление, создаваемое в тканях неорганическими ионами (в первую очередь Cl^- , Na^+ , K^+), приводит к высокой

водоудерживающей способности и позволяет экономно расходовать воду [7].

Целью наших исследований было изучение влияния засоления на физиологические особенности основных эдификаторов в условиях солончаков Араратской равнины.

Материал и методика. В качестве объектов использовали C_3 - и C_4 - растения сем. *Chenopodiaceae* из мест разной степени засоления. Фотосинтетический газообмен определяли с помощью инфракрасного газоанализатора, осмотическое давление — криоскопическим методом [10], водный режим по Иванову [3]. Определение ионов Na^+ и K^+ — на пламенном фотометре марки ПАЖ-2; Ca^{2+} , Fe^{3+} — на фотометре марки Сатурн; SO_4^{2-} — фототурбиметрически на ФЭК-56М; Cl^- — сжиганием по Шенигеру в колбе в кислородной среде с последующим определением галогена, поглощаемого щелочью.

Результаты и обсуждение. Существование растений в условиях высокой инсоляции, дефицита воды и засоленности почвогрунтов возможно благодаря ряду особенностей, позволяющих им адаптироваться к данным условиям. Эти особенности затрагивают как анатомо-морфологические, так и физиолого-биохимические признаки. Как известно, набор анатомических, биохимических и физиологических признаков позволил разделить виды на C_3 - и C_4 - типы фотосинтеза, где последние в наибольшей степени отвечают требованиям засухо- и солеустойчивости. Значительную долю среди галофитов составляют растения сем. *Chenopodiaceae*. Так как в этом семействе имеются и C_3 - и C_4 - растения, то изучение влияния засоления на их жизнедеятельность можно вести в сравнительном плане. При этом интересно отметить, что на сильно засоленных участках встречаются C_4 -растения только аспартатной (НАД-МЭ) группы. Это находится в соответствии с известными из литературы данными об ингибировании НАДФ-зависимой малатдегидрогеназы в условиях засоления [9].

Подходя к процессу фотосинтеза как к индикатору состояния исследуемого растения в различных экологических условиях, можно лучше понять пути адаптации к ним как самого фотосинтеза, так и всего растения в целом. В ходе наших исследований обнаружено, что наивысшей интенсивности фотосинтеза НАДФ-МЭ группы соответствует высокое содержание калия в ассимиляционных органах (табл. 1). Наивысшие показатели интенсивности фотосинтеза — порядка 10 мг CO_2 /г сырой массы характерны для растений из мест с малым засолением, а величины осмотического давления клеточного сока у них относительно низки. Самые низкие величины фотосинтеза отмечены у многолетних C_3 -растений, накапливающих большое количество ионов. Снижение интенсивности фотосинтеза, наблюдающееся и у C_3 -, и у C_4 -растений, связано в первую очередь с токсическим действием хлора (табл. 1).

Наряду с высокой инсоляцией и повышенной температурой, растения аридных территорий, как правило, испытывает водный дефицит. Недостаток воды в условиях солончаковой полупустыни является основным фактором, снижающим продуктивность растений. Процесс регуляции водного обмена

зависит как от анатомического строения растений, так и от системы водообеспечения и жизненных форм. Водоносная ткань эволюционно более древних родов *Suaeda*, *Bienertia* с рыхлой структурой тканей меньше защищена обкладкой и мезофиллом, чем более молодые роды и виды сем. *Chenopodiaceae*, поэтому для успешного произрастания они требуют хорошего водоснабжения, тяготеют к оазисным местообитаниям, отличаются высокой оводненностью тканей.

Эволюционно более продвинутые однолетники родов *Bassia*, *Salsola* (*S. nitraria* Pall., *S. crassa* Bieb., *S. iberica* Bieb.) также отличаются повышенным содержанием воды в органах ассимиляции (до 80 %), благодаря защищенности структуры водоносных тканей (сальолоидная структура), что поддерживает их водный баланс в различных условиях водообеспеченности.

Наименьшей оводненностью водоносных тканей характеризуются C_4 -суккулентные однолетники, приуроченные к местам высокого засоления (*Salsola crassa*, *Suaeda altissima* L., *S. confuse* Hjin, *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge). При этом многолетники, относящиеся к C_3 -растениям (*Kalidium capsicum* L., *Halostachis caspica* Bieb.), по оводненности ассимиляционных органов (71-76%) мало отличаются от C_4 -многолетника — *Salsola dendroides* Pall.

Оказалось, что по степени оводненности органов ассимиляции в исследуемых растениях имеются большие различия с общим диапазоном от 67 до 90%.

Максимальная оводненность отмечена у однолетников независимо от типа фотосинтетического метаболизма, имеющих поверхностно расположенную корневую систему и распространенных на увлажненных солончаках (*Bassia hissipifolia* Pall. — 88%, *Bienertia cycloptera* Bunge — 89%, *Salicornia herbacea* L. — 91%).

В качестве регуляторных механизмов водообмена выступают транспирация и осмотическое давление, т. е. способность растений сокращать потери воды в неблагоприятной обстановке и, как следствие этого, повышенное осмотическое давление клеточного сока, позволяющее в критических ситуациях увеличивать поглощение воды из достаточно сухой почвы. Самыми экономными по расходу воды оказываются C_4 НАД-МЭ однолетники. Исключение — два вида рода *Suaeda* (*S. altissima* L., *S. confusa* Hjin), что связано с их приуроченностью к местам меньшего засоления. C_3 -растения по величине транспирации близки к C_4 -растениям (табл. 2), что связано с высоким уровнем накопления солей. Среди C_3 -галофитов исключение составляет *Salicornia herbacea*, у которой высокая солеустойчивость (возможно, и потребность к повышенному засолению) сочетается с требовательностью к увлажненным местообитаниям.

Растения НАДФ-МЭ формы декарбоксилирования (*Bassia*, *Salsola iberica* Sennen et Pau, *Seidlitzia florida* Bieb) более требовательны к водоснабжению, чем НАД-МЭ, и отличаются повышенной интенсивностью транспирации, что коррелирует с высоким содержанием воды в

ассимиляционных органах.

Высокое осмотическое давление, создаваемое в тканях галофитов неорганическими ионами (в первую очередь Cl^- , Na^+ , K^+), приводит к высокой водоудерживающей способности и позволяет экономно расходовать воду [7]. Наивысшие значения осмотического давления характерны для C_3 -многолетников и НАД-МЭ группы C_4 -растений (табл. 1), распространенных в местах с наибольшим засолением. Основную роль в создании осмотического давления у этих растений играют ионы Na^+ и Cl^- , которые накапливаются в наибольшем количестве. Для НАДФ-МЭ растений типично большее содержание иона K (табл. 1). Поскольку две структурно-функциональные группы C_4 -растений, согласно нашим данным [11], четко различаются по содержанию ионов Na^+ и K^+ , мы считаем возможным рассматривать соотношение Na^+/K^+ (табл. 1) в качестве дополнительного показателя для отнесения C_4 -растений к той или иной структурно-функциональной группе.

Состояние водообеспеченности и степень отрегулированности водного баланса растений оцениваются по потенциалу сухости (отношение реального дефицита к критическому, ПС). Наименьшие величины ПС у C_3 -многолетников — *Halostachis caspica* (0,71) и *Halocnemum strobilaceae*, т.е. эти виды испытывают меньшие затруднения в водоснабжении, чем виды с высокими величинами этого показателя (табл. 2). У однолетних C_3 -растений (*Bienertia cycloptera*, *Salicornia herbacea*) величина ПС велика (0,9), что является показателем затрудненного течения процессов, возможно, на грани летального. Наоборот, у большинства C_4 -суккулентных видов это отношение значительно ниже, что свидетельствует об их высокой приспособленности к настоящим условиям обитания. Что касается многолетних форм C_3 и C_4 -суккулентных растений, то по этому показателю у них не отмечено существенных различий (табл. 2).

Таким образом, мы можем отметить, что по рассмотренным показателям водного режима (содержание воды, транспирация и дефицит) важное значение имеет жизненная форма: многолетники менее зависимы от условий увлажнения и засоления.

Как известно, растения, произрастающие на аридных территориях, при засолении накапливают большое количество ионов. Степень накопления солей зависит как от видовых особенностей растений, так и от количества солей в почве. В сем. *Chenopodiaceae*, объекте наших исследований, встречаются главным образом щелочные галофиты.

Строганов [4,5] при сульфатно-хлоридном типе засоления почв отмечал у растений преобладание катиона Na^+ и аниона Cl^- , а при хлоридно-сульфатном — преобладание Mg^{2+} и SO_4^{2-} . В нашем случае у всех растений отмечено превалирование катиона Na^+ и аниона Cl^- (табл. 1), что согласуется с сульфатно-хлоридным типом засоления почв в Ерасхауне.

Нормальное развитие растений зависит от оптимального наличия и соотношения элементов в обмене веществ. При изучении ионных отношений

Таблица 1. Содержание ионов в ассимилирующих органах и интенсивность фотосинтеза галофитов полупустыни Араратской равнины

Растения	Концентрация солей в почве, %	Содержание ионов и их соотношение, мг.экв/100г сухой массы								Осмотическое давление, кПа	Интенсивность фотосинтеза истинная, мгСО ₂ /г сырой массы
		K ⁺	Na ⁺	Ca ²⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Na ⁺ /K ⁺	K ⁺ /Cl ⁻	Cl ⁻ /Ca ²⁺		
C ₄ -НАДФ МЭ группа											
<i>Salsola iberica</i>	0,3	0,2	0,02	0,02	0,08	0,003	0,1	2,5	4,0	30-60	10
<i>Bassia hyssopifolia</i>	0,3	0,16	0,04	1,12	0,13	0,005	2,6	1,2	1,1	23-70	10
C ₄ -НАД МЭ группа											
<i>Atriplex tatarica</i>	0,7	0,08	0,28	0,08	0,11	0,004	3,7	0,7	1,37	27-90	12
<i>Suaeda alissima</i>	0,7	0,05	0,41	0,05	0,11	0,005	8,5	0,45	2,2	38-90	8
<i>S. confuse</i>	1,0	0,05	0,46	0,02	0,29	0,008	10	0,17	1,45	40-00	-
<i>Salsola nitraria</i>	1,0	0,05	0,33	0,12	0,07	0,004	6,5	0,29	1,41	36-50	7
<i>Petrosimonia brachiata</i>	2,0	0,05	0,39	0,10	0,27	0,006	8,1	0,18	2,7	56-90	5
<i>Salsola dendroides</i>	2,0	0,06	0,63	0,07	0,19	0,002	10,1	0,3	2,71	37-70	1,5
<i>Climacoptera crassa</i>	3,5	0,05	0,41	0,09	0,29	0,004	10,1	0,17	3,2	66-50	2,0
C ₃ -виды											
<i>Kalidium capsicum</i>	3,5	0,03	0,63	0,02	0,35	0,002	20,1	0,1	17,5	56-90	2,5
<i>Halostachis caspica</i>	3,5	0,08	0,97	0,03	0,27	0,008	12,7	0,3	9,0	51-00	1,5
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	3,5	0,03	0,7	0,05	0,41	0,004	23,3	0,07	8,2	54-50	1,7

Таблица 2. Показатели водного режима галофитов Араратской равнины

Вид	Жизненная форма	H ₂ O, % сыр. массы	Интенсивность транспирации, мг/(г.ч)	РД	КД	РД/КД
C ₄ -НАДФМЭ группа						
<i>Bassia hyssopifolia</i>	однолетн.	88	149	18,18	23,18	0,78
<i>Salsola iberica</i>	- " -	82	163	23,48	33,45	0,85
<i>Seidlitzia florida</i>	- " -	86	151	20	25	0,8
C ₄ -НАДМЭ группа						
<i>Suaeda altissima</i>	однолетн.	73,78	199	20,47	26,52	0,77
<i>Salsola crassa</i>	- " -	67	80	17,8	18,55	0,76
<i>S. nitraria</i>	- " -	73	141	24,55	33,63	0,73
<i>S. dendroides</i>	многолетн.	80	60,11	19,4	24,6	0,78
<i>Suaeda confuse</i>	однолетн.	76	180	13,46	16,8	0,8
<i>Atriplex tatarica</i>	- " -	81	126	16,18	19,5	0,83
<i>Petrosimonia brachiata</i>	- " -	76	117	17,35	20,45	0,85
C ₃ -виды						
<i>Kalidium capsicum</i>	многолетн.	76	168	22,57	27,98	0,8
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	- " -	80	106,9	2,79	5,6	0,5
<i>Halostachis caspica</i>	- " -	71,3	108,44	0,68	0,95	0,715
<i>Salicornia herbacea</i>	однолетн.	91	136,3	9,25	14,48	0,93
<i>Bienertia cycloptera</i>	однолетн.	89,6	85,65	5,37	5,76	0,9

Примечание: РД - реальный дефицит, КД - критический дефицит

у галофитов важно содержание основных регуляторов осмотического потенциала – натрия, калия, кальция и хлора. Среди изученных видов содержание Na^+ и Cl^- у C_3 -галофитов выше, чем у C_4 -растений. Особенно отчетливо наблюдается здесь увеличение содержания ионов натрия (табл. I).

Сопоставление двух многолетников *Salsola dendroides* (C_4 -НАД-МЭ гр.) и *Halocnemum strobilaceum* (C_3) позволяет отметить увеличение осмотического давления последнего за счет хлора (табл. I). Количественное содержание ионов Cl^- у C_4 -растений несколько меньше, чем у C_3 . Из ионов наиболее токсичен избыток хлора. Галофиты регулируют концентрацию ионов Cl^- и Na^+ в цитоплазме за счет выведения их в вакуоль [8]. Рассматривая взаимосвязь иона хлора с катионом кальция, отмечаем высокий (до 17,5) коэффициент $\text{Cl}^-/\text{Ca}^{2+}$ соотношения у C_3 -галофитов по сравнению с C_4 -растениями (до 0,58). Причем, C_3 -растения тяготеют к местам меньшего засоления. По-видимому, на поглощение ионов хлора оказывают действие сопутствующие ему катионы: K^+ , Na^+ , Ca^{2+} . Усиление гидратированности белков мембран при сорбции на них катионов вызывает понижение барьерной функции мембран для ионов Cl^- из-за уменьшения структуры мембраны, что способствует большему сравнительно с другими содержанию хлора. Имеются работы, позволяющие сделать это предположение [1,6].

По содержанию аниона SO_4^{2-} особых отличий как между C_3 и C_4 -растениями, так и между НАД-МЭ и НАДФ-МЭ формами последних нами не отмечено (табл. I). Во всех случаях количество ионов SO_4^{2-} ниже, чем ионов хлора.

Сравнение отношения K^+/Cl^- у растений НАДФ-МЭ группы с растениями НАД-МЭ группы и C_3 -растениями (табл. I) наглядно демонстрирует высокие значения коэффициента у первых (выше 1). Среди растений НАД-МЭ типа наименьшее значение коэффициента K^+/Cl^- отмечено у *Suaeda confusa* – 0,158, а наибольшее у среднеустойчивых видов – *Salsola nitridaria* и *Atriplex tatarica* L. (0,7). У C_3 -галофитов это отношение колеблется в широком диапазоне: от 0,07 до 0,67.

Содержание ионов K^+ у C_3 -галофитов близко к таковому с растений НАД-МЭ типа и гораздо ниже, чем у НАДФ-МЭ группы, что при значительном количестве Na^+ увеличивает коэффициент натрий-калиевого соотношения у C_3 растений.

Количество натрия у НАД-МЭ видов в несколько раз выше, чем у НАДФ-МЭ. Соотношение Na^+/K^+ наглядно демонстрирует преобладающее значение иона натрия в создании высокого осмотического давления.

Полученные данные констатируют наиболее высокое Na^+/K^+ соотношение у C_3 -растений, затем у НАД-МЭ группы и низкое – у НАДФ-МЭ C_4 -растений.

Этот факт можно рассматривать как характерный признак двух форм C_4 -типа.

Сопоставление наших данных с литературными [11] по одним и тем

же видам независимо от места произрастания позволяет сделать следующие выводы:

1. Величина отношения K^+/Cl^- у C_4 -растений НАДФ·МЭ типа значительно выше, чем у НАД·МЭ.
2. Коэффициент Na^+/K^+ у C_3 -галофитов значительно выше, чем у C_4 -растений.
3. У видов НАДФ·МЭ форм Na^+/K^+ соотношение значительно ниже, чем у видов НАД·МЭ группы.

Таким образом, сравнительные исследования C_3 - и C_4 -галофитов Араратской равнины дают возможность подойти к оценке роли их структурно-функциональных особенностей в адаптации к засолению.

Среди видов сем. *Chenopodiaceae* этого района большинство составляют C_4 -растения, представленные в основном однолетниками. Определение принадлежности C_4 -растений к той или иной группе на основании данных по ультраструктуре [2], подтвержденные нашими данными о физиологических показателях, выявило, что большая часть видов относится к НАД·МЭ группе.

Показатели водного режима выявили преимущества C_4 -растений по сравнению с C_3 -растениями, выражающиеся в более экономном расходовании воды, и многолетних форм, менее зависимых от условий увлажнения и засоления.

Наивысшие значения осмотического давления характерны для C_3 -многолетников и НАД·МЭ группы C_4 -растений, распространенных в местах с наибольшим засолением. Основную роль в создании высокого осмотического давления у этих растений играют ионы Na^+ и Cl^- . Для НАДФ·МЭ растений типично преобладание иона K^+ .

Сравнительный анализ количественного соотношения ионов Na^+ и K^+ ; K^+ и Cl^- у растений двух основных структурно-функциональных типов выявил высокую стабильность соотношений Na^+/K^+ и K^+/Cl^- .

Исходя из этого, соотношение Na^+/K^+ и K^+/Cl^- у C_4 -растений можно рассматривать как тест для установления их принадлежности к НАД·МЭ и НАДФ·МЭ группам.

Высокий коэффициент хлор-кальциевого соотношения C_3 -галофитов можно рассматривать как отличный от C_4 -растений признак.

Таким образом, соотношение ионов элементов зависит от солевого статуса растений и может рассматриваться как один из признаков типа фотосинтетического метаболизма.

Разное соотношение ионов в ассимилирующих органах растений оказывает влияние и на интенсивность фотосинтеза. Снижение интенсивности фотосинтеза и у C_3 , и у C_4 -растений связано в первую очередь с токсическим действием ионов Cl^- .

На примере исследуемых растений прослеживается большая приспособленность более молодых в эволюционном отношении C_4 -растений по сравнению с C_3 и преимущества НАД·МЭ как наиболее засухо- и

солеустойчивых форм.

Заканчивая обсуждение особенностей галофитов, отметим, что преимущества C_4 -синдрома в этих условиях проявляются в сочетании с однолетней жизненной формой. C_3 -растения могут противостоять сильному засолению преимущественно в виде многолетних форм.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бойко Лар. А. Сб.: Биолог. основы регуляции роста и развития растений. М., Наука, 1985.
2. Гамалей Ю.В., Глаголева Т.А. Бот. журн., 72, 9, 1175-1186, 1987.
3. Иванов Л.А. и др. Бот. журн., 35, 2, 171-185, 1950.
4. Строганов Б.П. Структура и функция клеток растений при засолении. М., Наука, 1972.
5. Строганов Б.П. Метаболизм растений в условиях засоления (33 Тимирязевское чтение, Пермь, ун-т) М., Наука, 1973.
6. Brandt Ph., Preeman A. Science, 155, 3762, 582, 1967.
7. Flowers T.Y., Yeo A.R. J. Plant Physiol. 13, 1, 75-91, 1986.
8. Jennings D.H. Biol. Rev., 51, 4, 453-486, 1976.
9. Karecar M.D., Yoshi G.V. Botanica Marina. 14, 2, 216, 1973.
10. Walter H. Die Hydratur der Pflanzen und ihre physiologisch-oekologische Bedeutung. Jena. 174 S, 1931.
11. Winter K. Oecologia, 25, 1, 125-143, 1976.

Поступила 15.XI.2004