На правах рукописи

НЕСТЕРОВ Виктор Николаевич

ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕАЛИЗАЦИИ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ГАЛОФИТОВ

1.5.21. Физиология и биохимия растений

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Тольятти – 2025

Работа выполнена в лаборатории исследования экосистем Института экологии Волжского бассейна Российской академии наук – филиала Федерального государственного бюджетного учреждения науки Самарского федерального исследовательского центра Российской академии наук

Научный консультант: **Розенцвет Ольга Анатольевна**
доктор биологических наук

Официальные оппоненты: **Креславский Владимир Данилович**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии и физиологии фототрофных организмов Института фундаментальных проблем биологии Российской академии наук – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федерального исследовательского центра «Пущинского научного центра биологических исследований Российской академии наук»

Казнина Наталья Мстиславовна
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений Института биологии – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельского научного центра Российской академии наук»

Иванов Игорь Игоревич
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии растений Уфимского Института биологии – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук

Ведущая организация: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина»,
г. Екатеринбург

Защита диссертации состоится 25 сентября 2025 г. в 14^{00} часов на заседании диссертационного совета 24.2.479.01, созданного на базе ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий» по адресу: 450008, г. Уфа, ул. Карла Маркса, д. 12, e-mail: dis-bio-uust@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологии», адрес сайта: http://www.uust.ru

Автореферат разослан «___ » _____ 2025 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н. Григориади Анна Сергеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Избыточное содержание солей в почве является одним из главных факторов окружающей среды, лимитирующих рост и продуктивность растений (Ondrasek et al., 2022). Увеличение засоленных площадей, связанное с глобальным изменением климата, распространением орошения и антропогенным влиянием, создает угрозу для здоровья людей, экосистем и национальных экономик (Шамсутдинов и др., 2001; Panta et al., 2014; Hasanuzzman et al., 2019). Солеустойчивые растения или галофиты способны осуществлять полный жизненный цикл на почвах с высоким содержанием солей (Генкель, 1946; Иванова и др., 2009; Lokhande, Suprasanna, 2012; Yuan et al., 2019). Галофиты чрезвычайно неоднородны по своим экологическим, физиолого-биохимическим, морфологическим и анатомическим признакам (Тайсумов и др., 2014; Шамсутдинов и др., 2017). В зависимости от накопления солей в растительных тканях галофиты разделяют на соленакапливающие эугалофиты (ЭуГ), солевыделяющие криногалофиты (КрГ), малопроницаемые для солей гликогалофиты (ГлГ) (Строгонов, 1962; Генкель, 1982; Березина, Афанасьева, 2009). Среди галофитов нередки виды с разным фотосинтетическим метаболизмом CO_2: C3-, C4-, CAM-растения (Voznesenskaya et al., 2006, 2017). Следовательно, приспособление галофитов к засолению достигается различными типами «поведения» или разными стратегиями.

Высокая семенная продуктивность, способность произрастать на условно непригодных для культурных растений землях, применение в искусственных экосистемах, использование в качестве кормовых растений свидетельствуют о высоком эколого-биологическом потенциале галофитов и необходимости исследования механизмов их адаптации к условиям засоления среды (Шамсутдинов и др., 2001, 2017; Тихомирова, 2006; Ahmad, Prasad, 2012; Tug, Yaprak, 2017; Hasanuzzman et al., 2019; Lou et al., 2020).

По современным представлениям устойчивость растений к почвенному засолению обеспечивается разнообразными приспособлениями (Shabala, Mackay, 2011; Lokhande, Suprasanna, 2012; Flowers, Colmer, 2015). Морфологическими и анатомическими признаками адаптации являются наличие или отсутствие на листьях солевых желез, принадлежность к ксероморфному или суккулентному типу структуры листьев, существование у отдельных видов Кранц анатомии хлоренхимы (Shepherd et al., 2004; Voznesenskaya et al., 2007). К физиолого-биохимическим механизмам солеустойчивости растений относят: избирательное накопление или исключение ионов; контроль ионного поглощения корнями и транспорта в листья; компартментация ионов на уровне клетки и целого растения; синтез пролина и других совместимых растворенных веществ; изменение пути фотосинтеза, содержания основных пигментов; индукция антиоксидантных ферментов и гормонов (Иванова, Пьянков, 2002; Parida, Das, 2004; Креславский и др., 2007; Бакулина, 2010; Ivanova et al., 2017). Можно ожидать, что разные стратегии адаптации галофитов, связанные как с накоплением

солей, так и с типом фотосинтеза, могут существенно различаться по характеру и диапазону изменений адаптивных признаков.

Для понимания механизмов адаптации растений к засолению необходимо изучение структурных и функциональных параметров, отражающих связь растений с условиями среды (Иванова, 2014). Например, приспособление фотосинтетического аппарата может происходить путем изменения анатомической структуры листа, количественных показателей фотосинтетических тканей, содержания основных пигментов фотосинтеза и пр. (Иванова, Пьянков, 2002). В отношении галофитов, произрастающих по градиенту почвенного засоления, данные сведения малочисленны и несистематизированны.

Многие механизмы адаптации живых организмов сопряжены с процессами, происходящими на биологических мембранах, играющих ключевую роль, как в организации, так и в функционировании клеток (Геннис, 1997; Dowhan et al., 2016). Способность клеток контролировать транспорт ионов связана с мембранами (Балнокин, 2012; Guo et al., 2019, 2022). Образование мембран и встраивание в мембрану транспортных белков уже на первых этапах зарождения жизни предоставило клеткам адаптивное преимущество и возможность справляться с воздействием солей в естественной среде обитания (Shabala et al., 2014).

Структурной основой всех клеточных мембран являются амфифильные липиды с полярной гидрофильной группой и неполярными гидрофобными ацильными цепями – гликолипиды (ГЛ) и фосфолипиды (ФЛ) (Reszczynska, Hanaka, 2020). Кроме них мембранными липидами являются стерины (СТ) и сфинголипиды/цереброзиды (ЦЕР). Известно, что липиды специфично распределены в растительной клетке. Пластидные мембраны содержат галактоглицеролипиды моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ) и дигалактозилдиацилглицерин (ДГДГ), а также сульфохиновозилдиацилглицерин (СХДГ) и фосфатидилглицерин (ФГ). ФЛ являются главными липидами плазмалеммы, митохондрий и других эндомембран (Horvath, Daum, 2013; Kobayashi et al., 2016).

Липидам отводится ведущая роль в регулировании текучести мембран – одного из главных условий обеспечения функционирования белков, включая белки транспортных систем (Лось, 2014). Сравнительные исследования липидного состава и связанных с ним процессов у растений с разными стратегиями солеустойчивости единичны (Shabala et al., 2014; Hasanuzzman et al., 2019). Предполагают, что особую роль в организации биологических мембран играют надмолекулярные структуры – липидные рафты, обогащенные СТ, ЦЕР и специфичными белками (Pike, 2006; Mongrand et al., 2010; Simons, Sampaio, 2011; Malinsky et al., 2013; Martiniere, Zelazny, 2021). Состав и функции рафтов могут изменяться в широких пределах в зависимости от их клеточной локализации и условий среды (Ozolina et al., 2013, 2020). Физиологическая роль данных структур у галофитов не определена.

Актуальной темой для исследований является также изучение фиторемедиационной способности галофитов (Kadukova et al., 2008;

Manousaki, Kalogerakis, 2011; Devi et al., 2016). Несмотря на многочисленные данные о накоплении тяжелых металлов (ТМ) наземными растениями, галофиты остаются малоизученной группой (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Prasad et al., 2001; Прасад и др., 2009; Казнина и др., 2016; Hussain et al., 2021).

Цель и задачи исследования. Цель работы – выявить экофизиологические механизмы реализации адаптивных стратегий галофитов.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Провести оценку функциональной активности, Na-аккумулирующей способности и экологической приуроченности галофитов с разными стратегиями адаптации в зависимости от степени засоленности и влажности почвы.
2. Изучить особенности мезоструктуры листа и ультраструктуры хлоропластов галофитов, различающихся по типу регуляции солевого обмена и фотосинтеза (С3 и С4).
3. Определить структурные особенности и адаптивное значение компонентов мембран и липидных рафтов у галофитов.
4. Исследовать про- и антиоксидантный баланс у галофитов в условиях засоления.
5. Изучить влияние климатических условий на физиолого-биохимические параметры галофитов.
6. Оценить фиторемедиационный потенциал галофитов по отношению к солям тяжелых металлов.

Научная новизна и теоретическая значимость работы.

• Впервые выявлены экофизиологические закономерности изменения адаптивных стратегий галофитов, связанных с регуляцией солевого обмена и типом фотосинтеза, при различной степени засоления среды и обеспеченности ее влагой.

• Показаны механизмы структурно-функциональной адаптации на уровне органа, ткани, клетки, мембранной системы, а также про- и антиоксидантного баланса галофитов в зависимости от стратегии солеустойчивости и типа фотосинтеза. При этом липидный компонент мембран является одним из ключевых элементов адаптации растений при их «продвижении» по градиенту засоления.

• Методами биохимии, электронной и конфокальной микроскопии впервые доказано наличие липидных рафтов в хлоропластах и митохондриях галофитов и их участие в клеточном ответе у изученных растений на воздействие NaCl.

• Обнаружено, что эугалофиты, наряду с ионами натрия, способны аккумулировать ионы тяжелых металлов.

• Установлена взаимосвязь климатических условий и физиолого-биохимических параметров галофитов, определяющих хозяйственно-ценные свойства.

Практическая значимость работы.

• Выявленные закономерности позволяют прогнозировать фотосинтетическую активность – продуктивность фитоценозов засоленных

местообитаний, а также предоставляют возможность применять их в разработке технологий выращивания солеустойчивых растений в качестве масличных и энергонасыщенных культур, особенно с учетом предполагаемых изменений климата.

- Предложенная в работе экспериментальная схема может служить тест-методикой для оценки и исследования фиторемедиационного потенциала галофитов, а эугалофиты в перспективе могут быть использованы для ремедиации почв, подвергшихся антропогенному загрязнению.
- Методика извлечения липидных рафтов из эндомембран клеток листьев растений может быть использована в учебных и исследовательских целях.

Положения, выносимые на защиту.

1) При увеличении степени засоления и влажности почвы стратегия солеустойчивости фотосинтетического аппарата и растения в целом меняется в направлении гликогалофиты → криногалофиты → эугалофиты, но уменьшается число видов с С4-типом фотосинтеза в биотопе. При этом скорость фотосинтеза у эугалофитов и криногалофитов возрастает с повышением степени засоленности среды и оводненности листьев; в группе гликогалофитов наиболее интенсивный фотосинтез происходит в условиях более низкого уровня засоления почвы; галофиты С4-типа обладают максимальной скоростью фотосинтеза при высокой степени оводненности листьев и при минимальном уровне засоления почвы.

2) Стратегия адаптации галофитов к условиям засоления и влажности почвы определяется структурно-функциональной организацией листьев на уровне ткани, клетки и мембран. Повышенное содержание солей в окружающей среде и их накопление в листьях приводит к гипертрофии клеток мезофилла у эугалофитов, большему количеству и размерам хлоропластов в них, а сами хлоропласты отличаются большей гранальностью тилакоидного профиля в сравнении с крино- и гликогалофитами.

3) Липиды биологических мембран и липидные рафты являются одним из ключевых элементов адаптации растений при их «продвижении» по градиенту засоления. Смена стратегии солеустойчивости в ряду факультативные → облигатные галофиты связана с изменением степени выхода электролитов, снижением уровня перекисного окисления липидов, возрастанием доли липидов в мембранах, доли Δ7- и Δ0-стеринов в структуре мембран; у эугалофитов в ответ на засоление среды в рафтах хлоропластов и митохондрий увеличивается относительное содержание цереброзидов; модуляции жирнокислотного состава липидов связаны с адаптивной стратегией галофитов.

4) Тип регуляции солевого обмена галофитов распространяется на соли тяжелых металлов.

Степень достоверности и апробация результатов. Полевые исследования проводили в период с 2010 по 2022 гг в районе Нижней Волги. Было отобрано свыше 2000 проб растений и 150 проб почвы на различные виды анализов. Эксперименты с галофитными растениями, выращенными в лабораторных условиях, а также эксперименты по поиску и обнаружению

липидных рафтов проводили на базе Института экологии Волжского бассейна РАН (ИЭВБ РАН, г. Тольятти), Сибирского института Физиологии и биохимии растений СО РАН (СИФИБР СО РАН, г. Иркутск) и Института фундаментальных проблем биологии (ИФПБ РАН, г. Пущино). При проведении математической обработки данных использованы: дисперсионный (ANOVA) анализ для сравнения средних значений двух и более выборок, дискриминантный анализ для поиска переменных, которые дискриминируют вычлененные группы, корреляционный анализ для определения зависимостей между отдельными показателями. Сформулированные в диссертации научные положения, выводы и практические рекомендации основаны на данных, представленных в приведенных таблицах и рисунках и отражены в публикациях.

Основные результаты диссертационной работы представлены в виде устных и стендовых докладов, а также в материалах на: международной конференции "Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред" (Москва, 2013), II Всероссийской научной интернет-конференции с международным участием «Липидология – наука XXI века» (Казань, 2014), V Молодежной научной конференции: школа-конференция с международным участием «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна (Тольятти, 2015), Всероссийской научной конференции с международным участием «Факторы устойчивости растений и микроорганизмов в экстремальных природных условиях и техногенной среде» (Иркутск, 2016), Международной конференции «Научная неделя молодых ученых и специалистов в области биологических наук-2017» (Петрозаводск, 2017), II Всероссийской научной конференции с международным участием «Современные проблемы биохимии, генетики и биотехнологии» (Уфа, 2018), IX съезде ОФР России «Физиология растений – основа создания растений будущего» (Казань, 2019), III международном симпозиуме «Молекулярные аспекты редокс-метаболизма растений» (Екатеринбург, 2020), Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера» (Петрозаводск, 2024).

Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами. Исследования проводились в рамках: государственного задания ИЭВБ РАН-филиала СамНЦ РАН «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна» № 1021060107217-0-1.6.19; проектов РФФИ «Механизмы и регуляция устойчивости растений в сообществах аридных экосистем» № 12-04-01110а и «Проведение экспедиций по теме Механизмы и регуляция устойчивости растений в сообществах аридных экосистем» № 14-04-1018914; Губернского гранта в области науки и техники за 2022 г. «Разработка методики выделения липидных рафтов из клеточных мембран листьев растений на основе существующих протоколов извлечения субклеточных органоидов» № 32.

Личный вклад автора. Автором разработана концепция и алгоритм исследования, получены, проанализированы и обобщены основополагающие результаты исследований, написан текст диссертации и автореферата. Сбор проб растений и почвы, постановка лабораторных экспериментов

осуществлялись лично автором или при его непосредственном участии. Автором предложены относительно простой и эффективный протокол выделения липидных рафтов непосредственно из эндомембран клеток листьев растений, а также тест-методика для оценки фиторемедиационного потенциала галофитов. В работе использованы статьи, опубликованные как в соавторстве с коллегами, так и лично автором.

Публикации. По материалам диссертации опубликована 31 работа, в том числе 1 статья из перечня журналов, рекомендованных ВАК, 10 публикаций из перечня изданий ВАК-МБД, 11 статей из перечня изданий Web of Science и Scopus, 6 из которых относится к Q1 WoS и 3 – к Q2 WoS, 7 публикаций из перечня изданий РИНЦ, напечатана глава в монографии издательства Springer и разработана методика выделения липидных рафтов из эндомембран клеток листьев растений.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературных данных (глава 1), материалов и методов исследования (глава 2), результатов (глава 3) и их обсуждения, заключения, выводов, списка литературы. Библиографический указатель включает 518 источников. Работа изложена на 273 страницах, содержит 25 таблиц и 98 рисунков.

Благодарности. От всей души выражаю благодарность моему научному руководителю д.б.н. О.А. Розенцвет за наставничество, огромную помощь в работе и бескорыстную поддержку. Выражаю признательность д.х.н. Розенцвету В.А., д.х.н. Козлову В.Г., к.б.н. Гребенкиной Т.М., к.х.н. Саблиной Н.А., инж.-исследователям Тарановой Л.М. и Кульдякиной Л.А. и всем сотрудникам лаборатории экологической биохимии (ИЭВБ РАН) за участие в полевых и лабораторных исследованиях. Отдельная благодарность д.б.н., член-корреспонденту РАН Розенбергу Г.С., д.б.н. Зинченко Т.Д., д.б.н. Лысенко Т.М., д.б.н. Саксонову С.В., к.б.н. Сорокину А.Н., д.б.н. Головатюк Л.В. (ИЭВБ РАН) за разностороннюю поддержку работы. Автор выражает глубокую благодарность научному коллективу и лично директору Гердту В.Д. природного парка «Эльтонский». Особая благодарность соавторам к.б.н. Богдановой Е.С., к.б.н. Капустиной (Нестеркиной) И.С., д.б.н. Озолиной Н.В., к.б.н. Нурминскому В.Н. (СИФИБР СО РАН, г. Иркутск), к.б.н. Ивановой Л.А. и к.б.н. Иванову Л.А. (Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург), д.б.н. Кособрюхову А.А. и к.б.н. Семеновой Г.А. (ИФПБ РАН), д.б.н. Табаленковой Г.А., д.б.н. Головко Т.К., к.б.н. Захожему И.Г. (ИБ Коми НЦ Уро РАН, г. Сыктывкар), к.б.н. Шуйской Е.В. (ИФР им. К.А. Тимирязева, г. Москва), к.б.н. Котловой Е.Р. (БИН РАН, г. Санкт-Петербург) за помощь в проведении полевых исследований, освоении методик анализа мезоструктуры листа, выделения и анализа липидных рафтов, электронной и конфокальной микроскопии, хромато-масс-спектрометрии.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

В **главе 1** (обзор литературы) рассмотрена проблема засоления почвы, вероятный сценарий увеличения засоленных территорий при изменении климата (Пьянков, Мокроносов, 1993; Оценочный доклад…, 2008, 2014; Koyro

et al., 2012; Hasanuzzman et al., 2019). Представлена биоэкологическая характеристика галофитов (Генкель, 1975; Lokhande, Suprasanna, 2012; Мирзаев, 2013; Лысенко, 2014; Сухоруков, 2014; Тайсумов и др., 2014; Yuan et al., 2019). Показаны данные об особенностях роста и фотосинтеза солеустойчивых растений (Балнокин и др., 2004; Креславский и др., 2007; Sage et al., 2012; Grigore, Toma, 2014; Hasanuzzaman et al., 2014; Иванищев, 2017; Voznesenskaya et al., 2017; Воронин и др., 2019), механизмах их адаптации к засолению почвы (Балнокин, 2012; Медведев, 2012; Lokhande, Suprasanna, 2012; Shabala et al., 2014; Flowers et al., 2018). Проанализирована роль мембранного аппарата клеток растений в регуляции солеустойчивости (Hirayama, Mihara, 1987; Иванова и др., 2009; Цыдендамбаев и др., 2013; Guo et al., 2019). Отдельно рассмотрены литературные данные о липидных рафтах клеточных мембран (Simons, Ikonen, 1997; Pike, 2006; Lingwood, Simons, 2010; Mongrand et al., 2010; Ozolina et al., 2013, 2020; Takahashi et al. 2016; Martiniere, Zelazny, 2021). Описаны особенности регуляции редокс-метаболизма галофитов (Bose et al., 2014; Srivastava et al., 2015). Представлен материал по экологическому и экономическому потенциалу галофитов (Шамсутдинов и др., 2001; Тихомирова, 2006; Flowers et al., 2010, 2018; Hameed, Khan, 2011; Sharma et al., 2016; Xu et al., 2016; Шамсутдинова и др., 2022), а также возможные способы повышения солеустойчивости гликофитов и галофитов (Кусакина и др., 2007; Akram et al. 2007, Lokande, Suprasanna, 2012; Song et al., 2012; Shabala, Bose, 2014; Pan et al., 2020; Аликулов, 2023). Обозначены проблемные области в исследовании экофизиологии солеустойчивых растений.

Глава 2. Объекты и методы исследования

Характеристика района исследований. Исследования проводили в период с 2010 по 2022 гг. в прибрежных зонах соленых озер в районе Нижней Волги (станции №№ 1–5) (рис. 1) а также в дельтах рек бассейна оз. Эльтон (станции №№ 4-1–4-5). Эльтон – самое крупное самосадочное соленое озеро Европы (Волгоградская обл., Россия) (Моников, Судаков, 2011). Температурный режим территории отличается амплитудой экстремальных температур (более 70°С): абсолютный минимум отмечен в январе (–31°С), абсолютный максимум – в августе (+41°С). Среднегодовое количество осадков – 280–300 мм, а испарение достигает 850 мм, что в 2 и более раз больше, чем выпадает с осадками (Кауричев, Громыко, 1974). Почвенный покров комплексный, с широким распространением солонцов и солончаков из-за близости залегания грунтовых вод и засоленности материнских пород (Лысенко, 2008, 2014). Растительный покров Приэльтонья характеризуется распространением галофитных сообществ, отличающихся высоким разнообразием (Лысенко и др., 2010).

Рис. 1. Станции отбора проб галофитов: № 1 (52°15′ с.ш., 50°42′ в.д.) – Самарская обл., № 2 (51°28′ с.ш., 50°01′ в.д.) – Саратовская обл., № 3 и № 4 (49°22′ с.ш., 46°06′ в.д. и 49°07′ с.ш., 46°50′ в.д.) – Волгоградская обл., № 5 (48°12′ с.ш., 46°49′ в.д.) – Астраханская обл.; дельты рек Приэльтонья: 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.). Google earth Pro.

Объекты исследований. Исследованы 24 вида растений, принадлежащих к четырем семействам – Amaranthaceae (подсем. Chenopodioideae), Plumbaginaceae, Tamaricaceae, Asteraceae и к 14 родам – Salicornia, Suaeda, Halocnemum, Climacoptera, Anabasis, Ceratocarpus, Halimione, Atriplex, Bassia, Sedobassia, Limonium, Petrosimonia, Tamarix, Artemisia. Растения собирали на экспериментальных площадках (20 х 20 м) на которых произрастали все исследуемые виды.

Для биохимических анализов использовали листья из 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 объединенной биомассы составляли три биологических пробы (2–4 г сырой массы) и использовали непосредственно для анализов или замораживали в жидком азоте (–196 °С).

Одновременно отбирали пробы почвы на глубине 10–20 см для определения кислотности, влажности и содержания легкорастворимых солей (Аринушкина, 1970).

Постановка лабораторных экспериментов. Для лабораторных экспериментов растения выращивали из семян *Salicornia perennans*, *Suaeda salsa*, *Suaeda acuminata* и *Artemisia santonica*, собранных на территории бассейна оз. Эльтон. Семена проращивали на дистиллированной воде в течение 1–3 суток и высевали в сосуды с песком (3 кг). Полив осуществляли питательным раствором Робинсона (6 мМ KNO_3, 4 мМ $Ca(NO_3)_2$, 2 мМ $MgSO_4$, 1 мМ KH_2PO_4, 50 мкМ EDTA-Fe-13, 50 мкМ H_3BO_3, 10 мкМ $MnCI_2$, 1 мкМ $ZnSO_4$, 0,5 мкМ $CuSO_4$, 0,1 мкМ Na_2MoO_4) (Robinson, Downton, 1984) 1–2 раза в неделю до полной влагоемкости почвы. Интенсивность света составила –

1200 мкМ/м^2·с$^{-1}$, фотопериод – 10 ч света/14 ч темноты при постоянной температуре воздуха день/ночь 20–22^{o}С. Источник освещения – лампы дневного света типа Т5. При достижении растениями трехмесячного возраста их разделяли на две группы: контроль и опыт. В опытные варианты в почву вносили однократно 1 М NaCl, 10 мМ $Cu(NO_3)_2$ или 10 мМ $Cd(NO_3)_2$. Через 1 сутки из листьев составляли биологические пробы по 0,5–5 г сырой массы и использовали для анализов. Опыты повторяли трижды. На каждый опыт приходилось по 3 сосуда с растениями.

Оводненность тканей рассчитывали после определения сырой (сыр. м.) и сухой массы (сух. м.) как %-ное отношение содержания воды к сырой массе.

Содержание ионов определяли в сухом материале после минерализации проб с применением атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе МГА-915 («Люмэкс», Россия).

Агрохимический анализ почвы осуществлен в ФГБУ «Станция Агрохимической службы «Самарская»», г. Самара.

Барьерные свойства мембран оценивали по степени выхода (утечки) электролитов (Холодова и др., 2005).

Содержание пигментов (по Lichtenthaler, 1987) и **белков** (по Lowry et al., 1951), **интенсивность перекисного окисления липидов** (ПОЛ) (по Лукаткин, Голованова, 1988), **активность антиоксидантных ферментов** (по Beauchamp, Fridovich, 1971; Королюк и др., 1988) определяли спектрофотометрически на приборе ПЭ-3000 УФ («ПромЭкоЛаб», Россия).

Для анализа **мезоструктуры листа** и подсчета **числа устьиц,** листья растений фиксировали в 3%-ном глутаровом альдегиде на фосфатном буфере. Подсчет количества хлоропластов в клетках мезофилла проводили на давленных препаратах в 30 клетках мацерата листьев, приготовленного в 1 N HCl (Иванова и др., 2008). Подсчет количества клеток в единице площади листа проводили в камере Горяева, диски листьев мацерировали в 20%-ном KOH при кратковременном кипячении. Для тканей мезофилла листьев анализировали не менее 30 проекций клеток. Все измерения проводили с помощью специализированного комплекса для анализа мезоструктуры листьев Simagis Mesoplant («СИАМС», Россия).

Для исследования ультраструктуры хлоропластов высечки листьев фиксировали 2%-ным глутаровым альдегидом на фосфатном буфере с постфиксацией 1%-ным OsO_4 или без него (Семенова, Романова, 2011). После обезвоживания образцы заключали в эпоксидную смолу Эпон-812. Ультратонкие и полутонкие срезы готовили на ультратоме («LKB», Швеция). Ультратонкие срезы просматривали и фотографировали в электронном микроскопе JEM 100B («JEOL», Япония).

Скорость фотосинтеза оценивали при интенсивности света (10–1800 мкМ/м^2·с$^{-1}$) в естественных условиях в утреннее, дневное и вечернее время, используя портативный инфракрасный газоанализатор LCPro+ («ADC BioScientific Ltd», Великобритания). Скорость CO_2 газообмена в расчете на м^2 листовой поверхности определяли с помощью программы газоанализатора, с учетом того, что площадь листовой камеры, куда помещается лист, составляет 6,25 см^2. Интенсивность падающего светового потока в области ФАР

определяли с помощью датчика интенсивности света, находящегося непосредственно на листовой камере прищепки газоанализатора.

Экстракция, разделение и идентификация липидов. Липиды из тканей растений экстрагировали смесью хлороформа и метанола по методу Блайя и Дайэра (Bligh, Dyer, 1959). Для разделения липидов использовали метод высокоэффективной тонкослойной хроматографии (ВТСХ) на пластинах с закрепленным слоем силикагеля («Хаапсала», Эстония; «Sorbfil», Россия). Фосфо- (ФЛ) разделяли двумерной ВТСХ на стеклянных пластинах (5х5 см), а глико- (ГЛ) и нейтральные липиды (НЛ) – одномерной ВТСХ на пластинах с металлической основой (10х10 см) с применением различных систем растворителей (Rozentsvet et al., 2014). Индивидуальные ФЛ, ГЛ и НЛ идентифицировали, используя специфические реагенты на отдельные функциональные группы и по стандартным свидетелям (Кейтс, 1975). Проявление ФЛ, ГЛ и НЛ осуществляли обрызгиванием пластинок 10% раствором серной кислоты в метаноле и последующим сжиганием при температуре 180^{o}С в течение 15 мин. Количество ФЛ, ГЛ и НЛ определяли, как методом денситометрии, используя программу ДенСкан-04 («Ленхром», Россия), так и спектрофотометрически (Vaskovsky, Latyshev, 1975).

Стерины анализировали в виде их силильных производных методом газовой хромато-масс-спектрометрии на приборе Маэстро (Россия) с масс-селективным детектором Agilent 5975 (США). Хроматографическое разделение осуществляли на капиллярной колонке Agilent HP-5ms в режиме линейного программирования температуры от 70°С до 325°С, со скоростью 6°С/мин, газ-носитель – гелий. Анализ проводили в режиме постоянной скорости газового потока через колонку (1 мл/мин). Температура испарителя – 300°С, температура детектора – 250°С. Сканирование масс-спектров – от 50 до 1050 а.е.м. со скоростью 2 скана/сек. Хроматограммы образцов регистрировали по полному ионному току. Сбор данных проводили с помощью программного обеспечения Agilent ChemStation, обработку и интерпретацию масс-спектрометрической информации – с использованием программы AMDIS, стандартной библиотеки NIST 2011, а также масс-спектрометрической библиотеки лаборатории аналитической фитохимии БИН РАН.

Для анализа жирных кислот (ЖК) получали метиловые эфиры кипячением липидов в растворе 2,5% HCl в метаноле в течение 1 ч (Кейтс, 1975) и анализировали на газовом хроматографе Кристалл 5000.1 («Хроматэк», Россия) с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0,25 мм («RESTEK», США). Температура колонки − 180°С, испарителя и детектора − 260°С. Скорость тока газа-носителя (гелий) − 2 мл/мин. Идентификацию метиловых эфиров ЖК осуществляли с использованием стандарта 37 Comp. FAME Mix («Supelco», США).

Выделение клеточных органелл проводили методом дифференциального центрифугирования в градиенте концентрации сахарозы (Синютина, Коузова, 2005). Навеску сырого растительного материала (5 г) растирали в фарфоровой ступке при 4°С с 1–2 объемами среды выделения I, содержащей 0,5 М сахарозы, 5 мМ β-меркаптоэтанола, 50 мМ трис-HCl, 0,5

мМ ЭДТА (pH 7,8). Гомогенат фильтровали через 4 слоя капрона и центрифугировали в течение 10 мин при 3500 g (6000 об/мин). Осадок хлоропластов ресуспендировали в среде II, содержащей 5 мМ трис-HCl и 0,5 М сахарозы (pH 7,2), супернатант центрифугировали 15 мин при 15000 g (16000 об/мин) на ультрацентрифуге UP-65 («MLW», ГДР). Осадок митохондрий также ресуспендировали. Чистоту фракций, обогащенных хлоропластами и митохондриями, контролировали с помощью электронного микроскопа JEM 100B («JEOL», Япония). Полученные фракции использовали для биохимических анализов.

Выделение липидных рафтов. Для выделения липидных рафтов фракции хлоропластов и митохондрий солюбилизировали 1% Тритоном X-100 («Panreac», Испания) 30 мин при 4°C, вносили под градиент сахарозы 35–25–15–5% и центрифугировали 2 ч при 200000 g на ультрацентрифуге UP-65 («MLW», ГДР) (Ozolina et al., 2013). После центрифугирования в области 15% градиента сахарозы были выявлены опалесцирующие зоны – признак наличия рафтов (Нестёркина и др., 2015; Martiniere, Zelazny, 2021). Далее отбирали зону опалесценции для анализа белков, липидов и для электронной микроскопии (рис. 2).

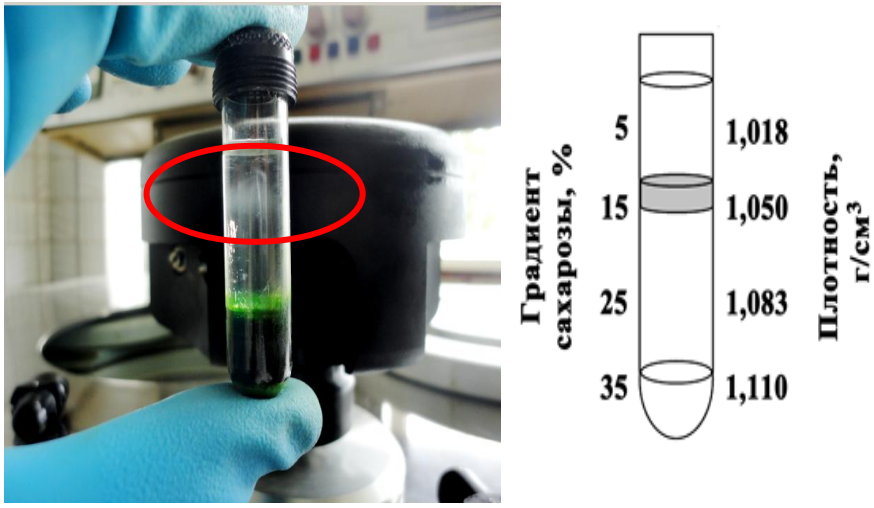


Рис. 2. Распределение мембранного материала, солюбилизированного 1%-м тритоном X-100, после центрифугирования в градиенте плотности сахарозы (5–35%). *S. perennans*, рафты из фракции хлоропластов.

Изменение физического состояния мембран органелл оценивали с помощью **конфокальной микроскопии** на приборе MicroTime 200 («PicoQuant GmbH», Германия). В качестве флуоресцентного зонда использовали 2-диметиламино-6-лауроилнафталин или лаурдан («Sigma-Aldrich», США). Связывание зонда с мембранной фракцией осуществляли путем добавления лаурдана, разбавленного в метаноле до конечной концентрации 10 мкМ, к суспензии фракции митохондрий и хлоропластов. Суспензию инкубировали при 20 ± 2°C в течение 10 мин и анализировали с помощью конфокального микроскопа. Регистрация изображений полученных фракций (300 x 300 пикселей) проводилась по двум каналам (длины волн 440 и 490 нм, соответственно (I возбуждения = 340 нм)).

Статистика. В работе представлены данные от трех до пяти биологических повторностей по три аналитические повторности в каждой**.** На

рисунках и в таблицах результаты приведены в виде средних арифметических значений (Mean) параметра для группы растений, отдельных видов или опытов, их стандартных ошибок (SE). В отдельных случаях (блоковые диаграммы и некоторые таблицы) дополнительно показаны максимальные (Max) и минимальные (Min) значения. Также были проведены дисперсионный (ANOVA), корреляционный, дискриминантный и др. анализы. При статистической обработке результатов применялись программы Statistica 8.0 и 10.0 for Windows, Statgraphics Centurion XVI, Past 3, Canoco 4.5 for Windows, IBM SPSS Statistic 17.0, Microsoft Excel 2003, 2007, 2010.

Глава 3. ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Функциональная активность, Na-аккумулирующая способность и экологическая приуроченность галофитов с разными стратегиями адаптации

Для понимания механизмов адаптации растений к засолению галофиты разделяли на группы в соответствии с различными экологическими стратегиями: по солеустойчивости/накоплению солей, типу фотосинтеза, жизненной форме (рис. 3).

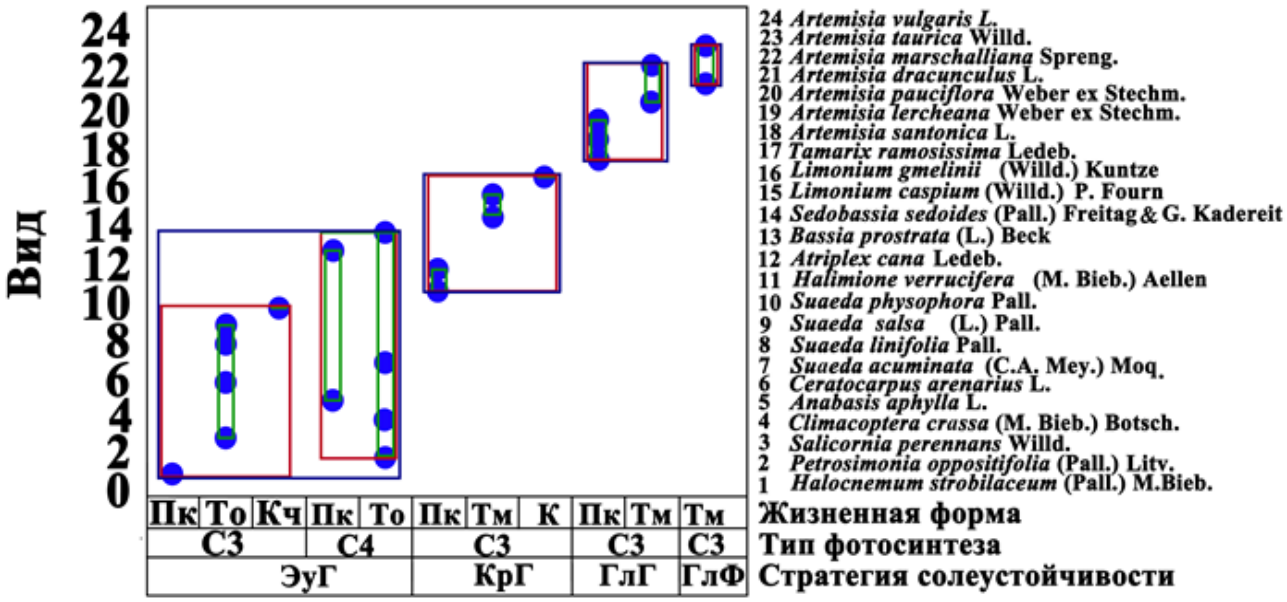


Рис. 3. Классификация изученных растений: ЭуГ – эугалофит, КрГ – криногалофит, ГлГ – гликогалофит, ГлФ – гликофит; То – травянистый однолетник, Тм – травянистый многолетник, Пк – полукустарник, Кч – кустарничек, К – кустарник.

Условия произрастания данных групп растений различались по степени засоления и влажности почвы. Так, ЭуГ (аккумуляторы солей) произрастали на наиболее засоленных почвах в сравнении с КрГ (эксклюдеры) и ГлГ (исключатели). Вместе с тем, например, *S. perennans* встречался только на сильно увлажненных почвах (до 38% от сухой массы), а *H. strobilaceum* мог произрастать как на увлажненных почвах, так и на засушливых (4% от сухой

массы почвы) и при более высоком уровне засоления (8% от сухой массы почвы) (табл. 1). КрГ, в основном, встречались на почвах с засолением более 1% от сухой массы, а диапазон влажности был уже, чем у ЭуГ. ГлГ произрастали в условиях засоления почв не более 2% от сухой массы. При этом верхняя граница почвенной влаги была ниже, чем у ЭуГ и КрГ.

Таблица 1. Некоторые физико-химические характеристики почвы в прикорневой зоне галофитов (только С3-тип фотосинтеза), отличающихся по стратегии солеустойчивости

Группа галофитов	Содержание солей в почве, мг/г сухой массы	Влажность почвы, %	pH
ЭуГ	25 (7–80)	20 (4–38)	9,0 (7,9–9,7)
КрГ	23 (6–33)	22 (8–29)	8,8 (7,6–9,9)
ГлГ	8 (4–16)	14 (13–27)	8,8 (8,2–9,4)

Примечание. Показаны средние арифметические, а также минимальные и максимальные значения.

С4-виды в сравнении с С3-видами произрастали на менее засоленных (в 3,8 раза) и более сухих (в 1,5 раза) почвах (F=6,8, p=0,04) (рис. 4).

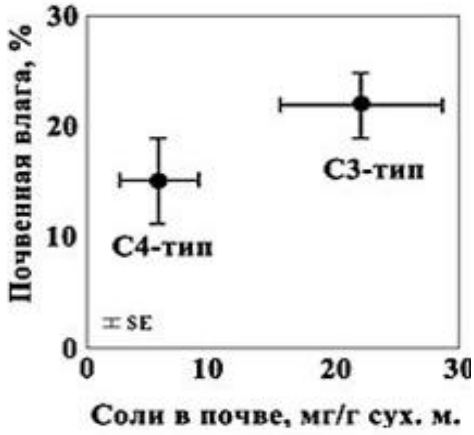


Рис. 4. Уровень засоления и влажности почвы в местах произрастания галофитов с С3- и С4-типом фотосинтеза.

Оценка аккумулирующей способности растений показала, что содержание Na^+ в листьях ЭуГ, в среднем, было в 3 раза выше, чем у КрГ и ГлГ (120 и 36 мг/г сух. м., соответственно) (F=22,7, p=0,001) (рис. 5).

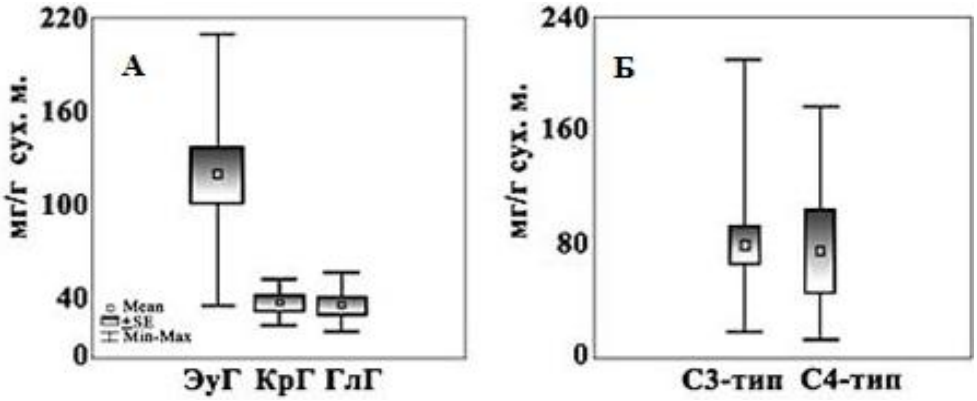


Рис. 5. Содержание Na^+ в листьях галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости (А) и типу фотосинтеза (Б).

Между галофитами с С3- и С4-типом фотосинтеза различий выявлено не было. Следовательно, реальная накопительная способность растений по отношению к ионам Na^+ в целом соответствовала стратегиям солеустойчивости/накопления солей.

Для визуализации взаимосвязи скорости фотосинтеза, водообмена в листьях галофитов и уровня почвенного засоления были построены трехмерные графики, в которых данные представлены в виде триплета значений, отложенных на XYZ-осях. Скорость фотосинтеза у ЭуГ и КрГ возрастает при повышении степени засоленности среды и оводненности листьев (на рисунке – верхний, закрашенный в коричневый цвет, угол) (рис. 6 А, Б).

Наиболее интенсивный газообмен ГлГ характерен для менее оводненных листьев при более низкой степени засоления почвы (рис. 6 В). Растения с С4-типом фотосинтеза обладают максимальной его скоростью при высокой степени оводненности листьев и при минимальном уровне засоления почвы (рис. 6 Г). Стоит отметить, что, судя по всему, указанные закономерности справедливы только в условиях близких к экологическому оптимуму.

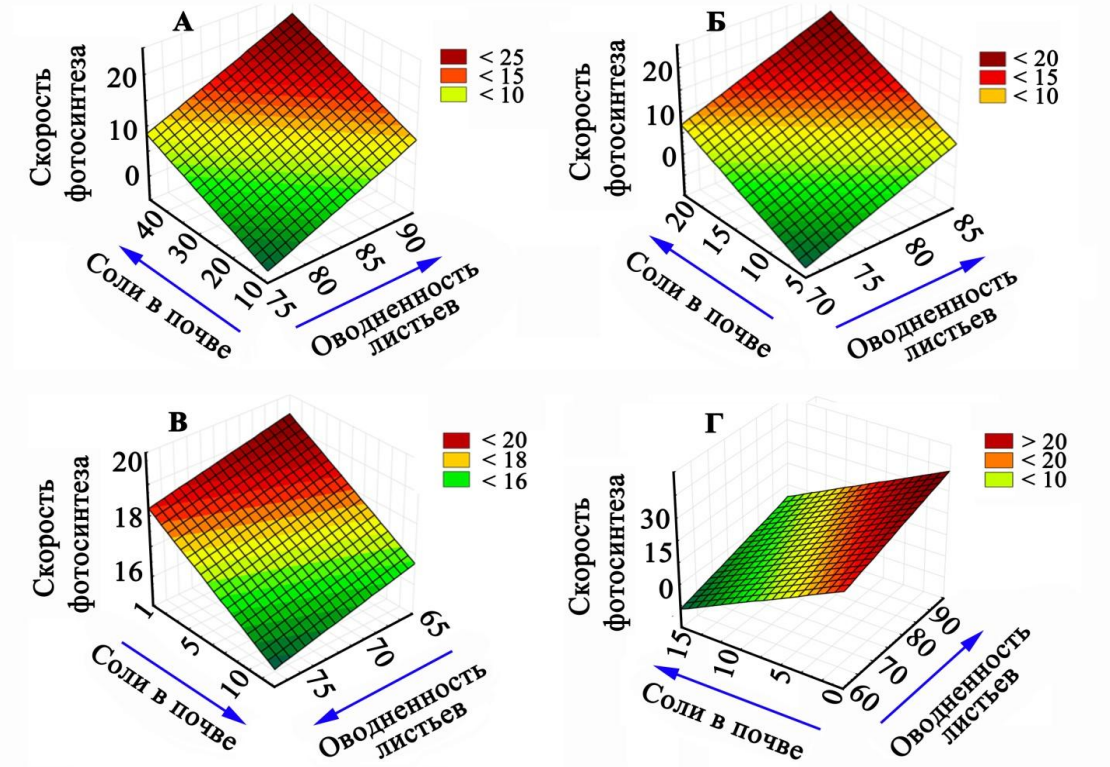


Рис. 6. Линейные поверхности распределения скорости фотосинтеза ЭуГ (А), КрГ (Б) и ГлГ (В) с С3-типом и галофитов с С4-типом (Г) в зависимости от оводненности листьев (% от сырой массы) и засоленности почвы (мг/г сухой массы почвы). Символами «■», «■» или «■» обозначена скорость фотосинтеза, выраженная в мкМ CO_2 /м^{2}с. Векторы обозначают увеличение степени засоления почвы или оводненности листьев.

Виды с С3-типом фотосинтеза встречаются по всему градиенту засоления почв. На среднезасоленных участках произрастают виды с С4-НАД-МЭ типом фотосинтеза. Виды с С4-НАДФ-МЭ типом фотосинтеза, например, *В.*

prostrata, встречаются на менее засоленных и при этом песчаных почвах. Соотношение числа видов с С3- и С4-типом фотосинтеза в котловине озера составило 80/20%, а на террасе – в менее засоленных, но в более засушливых условиях – 60/40% (рис. 7).

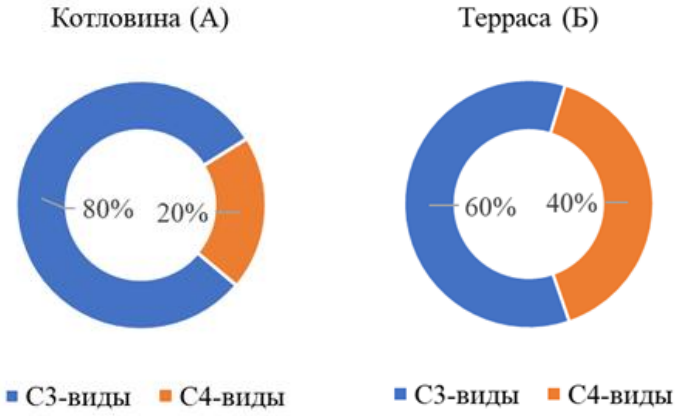


Рис. 7. Соотношение видов с различным типом фотосинтеза, произрастающих в котловине озера (А) и на террасе (Б).

Таким образом, для галофитов с разным типом солеустойчивости и фотосинтеза установлена зависимость скорости фотосинтеза от оводненности тканей листа и степени засоленности почвы. С изменением степени засоления и влажности почвы меняется тип экологических стратегий, что свидетельствует об особенностях механизмов адаптации галофитов к факторам среды.

3.2. Структурные особенности листьев галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза

Разнообразие адаптивных систем растений может быть связано с изменением анатомической структуры листа, количественных показателей фотосинтетических тканей, содержания основных пигментов фотосинтеза и пр. (Мокроносов, Гавриленко, 1992; Иванова, Пьянков, 2002; Ivanova et al., 2019). Показатели мезоструктуры листа, такие как число клеток, их объем, число и размеры хлоропластов в клетках, внутрилистовая ассимиляционная поверхность и другие являются результатом долговременной адаптации видов к условиям среды и отражают их функциональные особенности (Иванова, 2014; Ivanova et al., 2017).

Функции паро- и газообмена у растений выполняют устьица. Листья ЭуГ и КрГ содержали в 1,5 раза большее число устьиц, чем ГлГ (F=4,2, p=0,05) (рис. 8 А).

Исследованиями поперечных срезов листа, выполненных на разных видах галофитов, установлено, что внутренняя структура листа галофитов представлена мезофиллом, дифференцированным на палисадную и губчатую ткани. Однако в мезофилле суккулентного однолетника *S. perennans* отсутствовали клетки губчатой паренхимы. Число клеток палисадной и губчатой ткани у ЭуГ в среднем было в 1,8 раз ниже (F=5,1, p=0,04), чем у КрГ и ГлГ (рис. 8 Б). При более низком числе клеток у ЭуГ их объем был в 6 раз больше (F=22,4, p=0,001), чем у остальных групп растений (рис. 8 В).

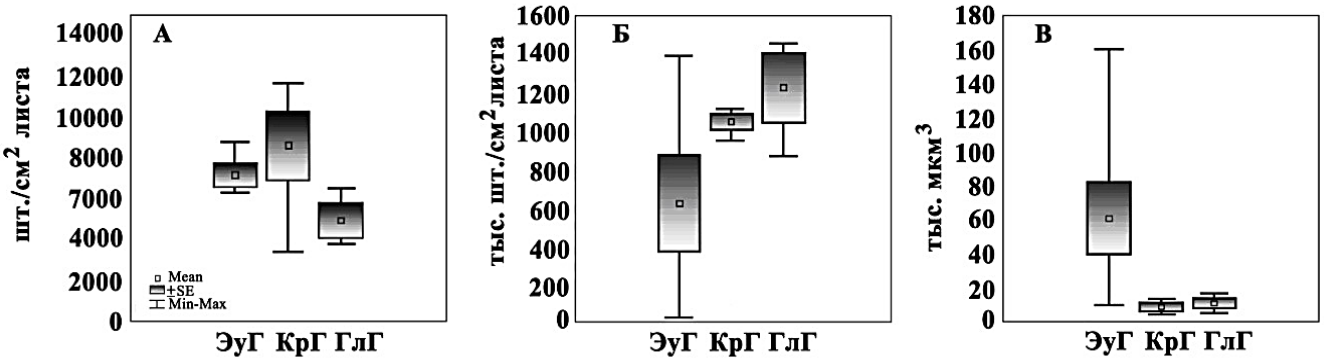


Рис. 8. Число устьиц (А), клеток мезофилла (палисадного и губчатого) (Б) и объем клеток палисадной ткани (В) листьев галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости.

Известно, что более крупные клетки способны вместить и большее количество клеточных органелл (Иванова и др., 2008). Число хлоропластов в клетках палисадной ткани КрГ и ГлГ составило ~ 30 шт. и было вдвое меньше, чем у ЭуГ (F=9,4, p=0,01) (рис. 9 А). При этом, у последних объем хлоропластов был вдвое больше (F=7,2, p=0,04) (рис. 9 Б).

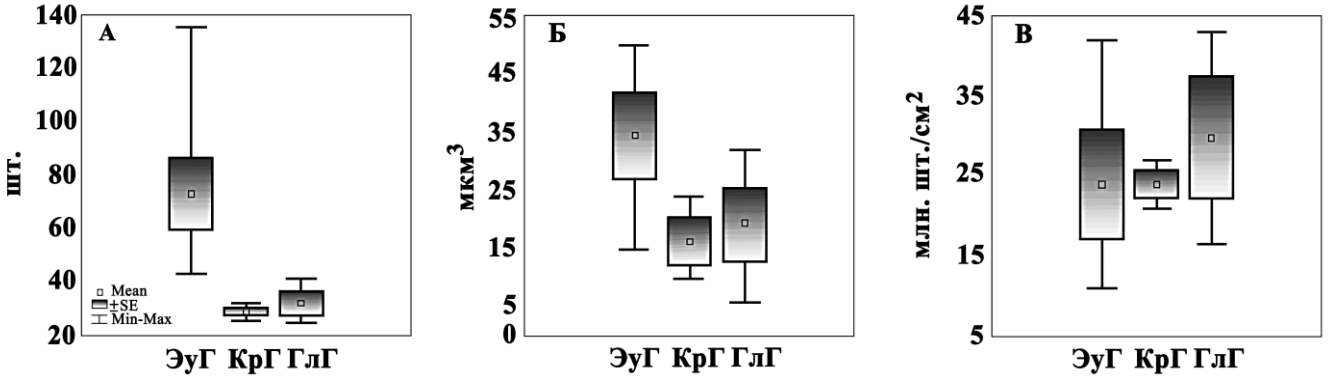


Рис. 9. Число (А), объем (Б) хлоропластов в клетках палисадной ткани мезофилла листьев, число хлоропластов палисадной паренхимы в расчете на площадь листа (В) галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости.

Методом электронной микроскопии были изучены тилакоидные системы хлоропластов ЭуГ, КрГ и ГлГ. В хлоропластах ЭуГ отмечалось практически двукратное преобладание гран (81% гран) с числом тилакоидов от 6 до 15 (F=58,1, p=0,001) (табл. 2).

КрГ и ГлГ, напротив, более чем в 50% случаев обладали гранами с числом тилакоидов не более 5 (F=10,2, p=0,02). В хлоропластах ЭуГ граны занимали 95% всего тилакоидного профиля, а у КрГ и ГлГ – 92% (табл. 3). Отношение длина/ширина тилакоидной системы, а также отношение длина/ширина хлоропласта возрастало в ряду: ГлГ → КрГ→ ЭуГ.

Формирование специализированных гранальных структур в эволюции фотосинтетического аппарата связывают с необходимостью интенсификации процессов фотосинтеза (Мокроносов, Гавриленко, 1992). При этом есть сведения, что образование ламеллярных листов в тилакоидной мембране происходит при низком содержании солей в окружающей среде (Izava, Good,

1966; Murakami, Packer, 1971). Применительно к галофитам это проявляется в том, что хлоропласты КрГ и ГлГ обладали меньшей гранальностью тилакоидного профиля в сравнении с ЭуГ.

Таблица 2. Характеристики гран в тилакоидной системе хлоропластов галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости. Электронные фотографии тилакоидной системы – увеличение х60000

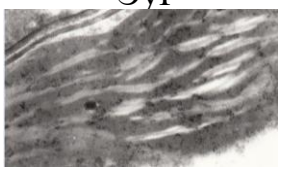
Число тилакоидов в гране, шт.	Число гран в хлоропласте, шт. (%)		
	ЭуГ 	КрГ	ГлГ
2–5	6 (19) ± 1	10 (53) ± 2	13 (57) ± 3
6–8	14 (45) ± 3	5 (26) ± 2	6 (26) ± 1
9–15	11 (36) ± 2	4 (21) ± 1	4 (17) ± 0

Таблица 3. Параметры тилакоидной системы хлоропластов галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости

Параметры структуры	ЭуГ	КрГ	ГлГ
Длина тилакоидного профиля, мкм	55,4±5,9	62,8±5,0	61,5±4,9
Длина гранального тилакоидного профиля, мкм	52,7±5,3	57,8±5,0	56,8±5,0
Граны, %	95	92	92
Длина хлоропласта, мкм	4,7±0,4	3,6±0,3	4,2±0
Ширина хлоропласта, мкм	1,4±0,1	1,1±0,1	1,4±0,2
Отношение длина/ширина хлоропласта	3,4	3,3	3,0
Длина тилакоидной системы, мкм	3,7±0,2	2,9±0,3	2,6±0,2
Ширина тилакоидной системы, мкм	1,1±0,1	0,9±0,1	0,9±0,1
Отношение длина/ширина тилакоидной системы	3,4	3,2	2,9

Особенности структуры листьев растений с С4-типом фотосинтеза исследованы на примере видов *S. sedoides* (переходный С3-С4 тип фотосинтеза), *S. acuminata* (С4-НАД-тип), *C. crassa* (С4-НАД-тип), *B. prostrata* (С4-НАДФ-тип). Мезоструктура листа С4-растений представлена клетками мезофилла и обкладки проводящих пучков. Число клеток мезофилла, у растений с С4-типом фотосинтеза было в 1,6–3,5 раза больше, чем у С3-растений (F=35,6, p=0,002) (табл. 4).

Число клеток обкладки возрастало в ряду: С3-С4→С4-НАД→С4-НАДФ. Функционально разные фототрофные ткани листа считаются необходимым условием функционирования С4-фотосинтеза (Edwards et al., 2004). Однако объем клеток мезофилла растений с С3-типом фотосинтеза в 3 и более раз превосходил такой у С4-растений (F=66,9, p=0,004). Из-за большего объема клеток мезофилла максимальное число хлоропластов большего объема, наблюдали у С3-растений (F=56,7, p=0,001). Соотношение объема

хлоропластов у растений С3-С4- и С4-типов в разных типах клеток было неоднородным.

Таблица 4. Мезо- и ультраструктурные параметры листьев галофитов с разным типом фотосинтеза

Характеристики	Тип фотосинтеза			
	С3	С3-С4	С4-НАД	С4-НАДФ
N устьиц, шт./см^2 листа	7000±875	2000±430	4125±520	5111±490
N клеток мез., тыс. шт./см^2 листа	250±23	580±37	410±35	880±47
N клеток обк., тыс. шт./см^2 листа	–	80±5	115±6	390±12
V клеток мез., тыс. мкм^3	151±12	45±5	10±1	5±1
V клеток обк., тыс. мкм^3	–	44±4	15±2	20±3
N хлор. в клетках палисадной паренхимы, шт./кл.	110±10	46±5	19±3	11±2
V хлор. в клетках палисадной паренхимы, мкм^3	54±7	37±6	38±3	18±2
N хлор. в клетках обкладки, шт./кл.	–	37±4	40±3	15±2
V хлор. в клетках обкладки, мкм^3	–	37±2	38±3	30±3
Хлорофилл *a*/*b*	2,5	3,5	3,0	3,9

Примечание. N – число, V – объем, мез. – мезофилл, обк. – обкладка.

Таким образом, повышенное содержание солей в почве и накопление их в листьях приводит к гипертрофии клеток у ЭуГ, большему количеству и размерам хлоропластов в них. При этом хлоропласты отличаются большей гранальностью тилакоидного профиля. Однако число хлоропластов в клетках палисадной ткани в расчете на площадь листа во всех группах галофитных растений было одинаковым (рис. 9 В). Вероятно, что различия в интенсивности фотосинтеза у отдельных групп галофитных растений могут быть связаны с активностью хлоропластов, а также с суммарной ассимиляционной поверхностью клеток в определенной площади листа. Галофитные растения с С4-типом фотосинтеза обладают меньшим числом устьиц, большим количеством клеток мезофилла, наличием клеток обкладки в тканях листа, большим соотношением Хл *a*/*b* в сравнении с галофитами с С3-типом фотосинтеза.

3.3. Особенности мембран галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза

Состав и соотношение липидов и белков зависит от особенностей организма, клеточной локализации и условий окружающей среды (Dowhan et al., 2016). Клеточные мембраны выполняют барьерную, транспортную, рецепторно-регуляторную и другие функции. Выход электролитов из клеток листьев растений у ЭуГ и КрГ был в 2–3 раза выше по сравнению с ГлГ. Как известно ЭуГ и КрГ процветают в условиях засоления, т.е. являются облигатными, в отличие от факультативных растений группы ГлГ. У облигатных галофитов отмечено более высокое отношение величины

мембранные липиды/мембранные белки (МЛ/МБ) (2,3–3,8) в сравнении с факультативными (1,7) (рис. 10).

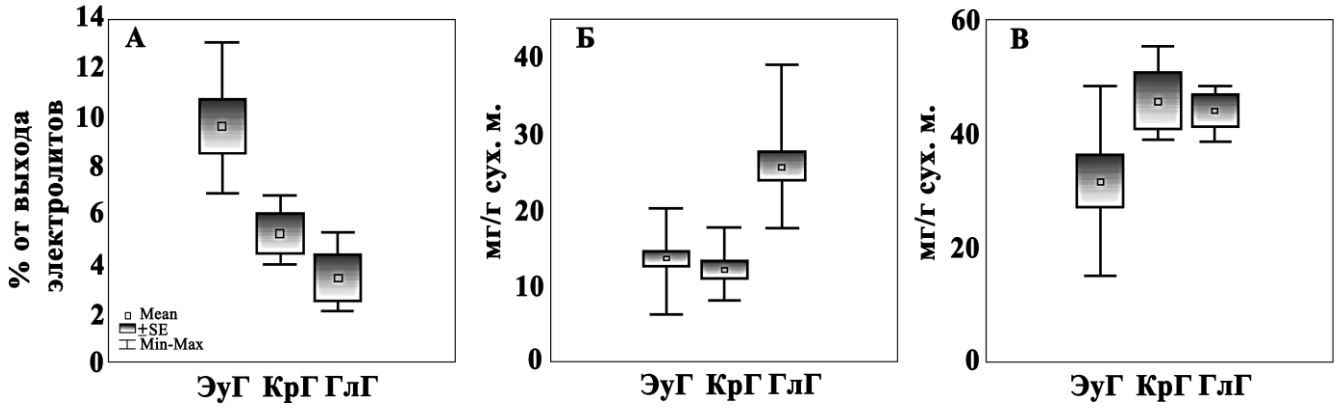


Рис. 10. Выход электролитов (А), содержание мембранных белков (Б) и мембранных липидов (В) в клетках листьев галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости.

Общепринято подразделять липиды на полярные и нейтральные (НЛ) (Васьковский, 1997). К полярным относятся мембранные ГЛ и ФЛ. Первые локализованы преимущественно в мембранах хлоропластов, а вторые – в экстрапластидных мембранах клетки (Nakamura, 2017). НЛ играют роль энергетического и строительного резерва клетки (Верещагин, 1972; Zienkiewicz, Zienkiewicz, 2020). Соединения стероидной природы (СТ) из числа НЛ хорошо встраиваются в фосфолипидные слои, регулируя состояние клеточных мембран (Иванова и др., 1997; Валитова и др., 2016).

В отношении количественного изменения указанных групп липидов выявлены как пластичные, так и консервативные компоненты. Установлено, что наименьшее количество ГЛ характерно для ЭуГ (22 мг/г сухой массы), а СТ – для ГлГ (1,5 мг/г сухой массы) (рис. 11). В содержании ФЛ различий выявлено не было.

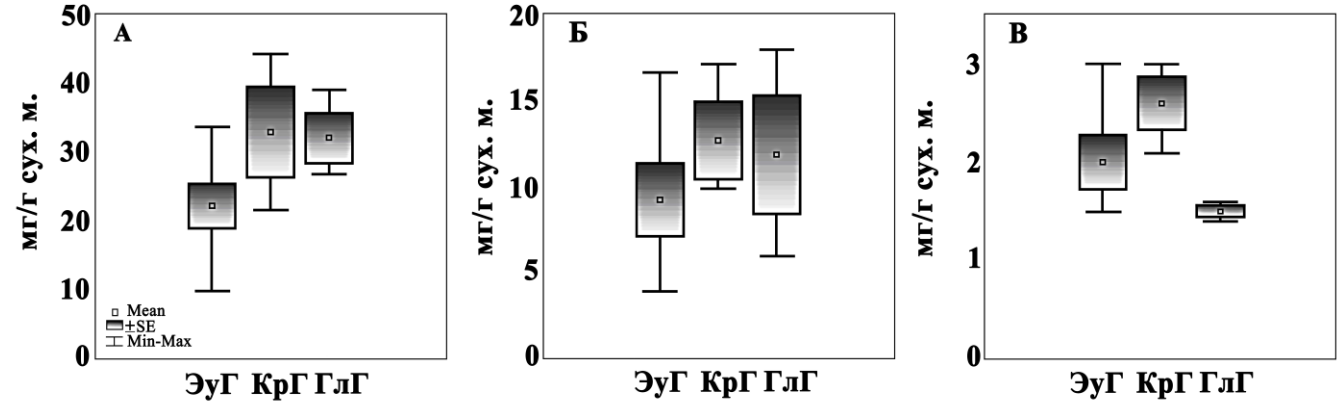


Рис. 11. Содержание ГЛ (А), ФЛ (Б) и СТ (В) в листьях галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости.

Характерной особенностью растительных СТ является их структурное многообразие (Валитова и др., 2016). Доминирующими СТ большинства видов растений являются Δ5-стерины, в том числе β-ситостерин, стигмастерин и кампестерин. Исследованные галофиты способны продуцировать наряду с Δ5-СТ такие формы как Δ7 и Δ0. Максимальные значения суммы Δ7- и особенно Δ0-СТ были выявлены у ЭуГ (10–15% от суммы всех СТ) (рис. 12).

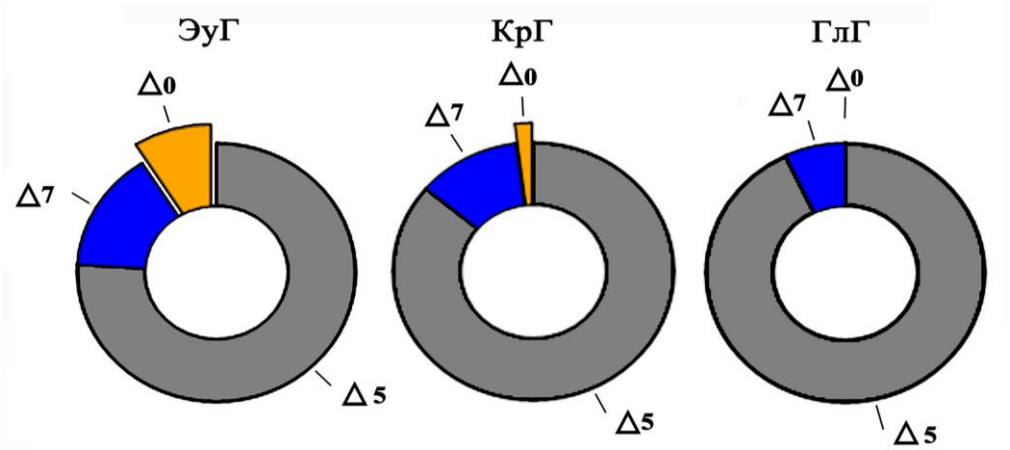


Рис. 12. Относительное содержание Δ5-, Δ7-, Δ0-стеринов в листьях галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости.

По сумме Δ7- и Δ0-компонентов прослеживается разделение растений на группы в соответствии с их экологической стратегией. Поэтому есть основания полагать, что у галофитов в солеустойчивости на клеточном уровне принимают активное участие различные формы СТ.

Учитывая, что при «продвижении» растений по градиенту засоления почвы повышается доля липидного компонента в мембране, можно заключить, что липидный обмен зависит от фактора засоленности почвы и стратегии солеустойчивости растений и может играть ключевую роль при адаптации растений к засолению на клеточном уровне организации.

Наряду с изменением количества общих и индивидуальных липидов на функциональную активность мембран клетки влияет содержание насыщенных/ненасыщенных жирных кислот (ЖК), входящих в состав липидов, удлинение или укорочение их цепей (Лось, 2014). Состав ЖК липидов галофитов отличается наличием преимущественно кислот с длиной цепи 16–18 атомов углерода (более 85% от суммы ЖК) (табл. 5).

В количественном отношении основной насыщенной ЖК была С16:0 (пальмитиновая) – в листьях ЭуГ доля ее составила 24–28% от суммы ЖК, у КрГ – 20–23%, а у ГлГ – 15–18%. Среди основных ненасыщенных ЖК идентифицированы С18:1 (олеиновая), С18:2 (линолевая) и С18:3 (линоленовая). При этом, как доля С16:0, так и отношение С18:1/С18:3 возрастает в ряду ГлГ (0,17) → КрГ (0,24) → ЭуГ (0,38).

Таблица 5. Состав ЖК липидов дикорастущих галофитов, отличающихся по стратегии солеустойчивости, % от суммы ЖК

ЖК	ЭуГ	КрГ	ГлГ
C14:0	2 (1–5)	2 (1–4)	3 (2–4)
C16:0	25 (24–28)	21 (20–23)	16 (15–18)
C17:0	1 (0–1)	–	–
C16:1	2 (1–3)	2 (1–2)	1
C18:0	3 (3–4)	2 (2–3)	2 (2–4)
C18:1	12 (7–24)	10 (6–12)	7 (6–8)
C18:2	17 (13–25)	17 (14–24)	22 (18–26)
C18:3	32 (25–41)	42 (32–54)	42 (39–46)
C20:0	2 (0–2)	1 (0–2)	1 (0–3)
C22:0	2 (0–8)	1 (1–2)	2 (1–2)
C22:1	0 (0–1)	0 (0–1)	0 (0–1)
C24:0	2 (1–2)	1 (0–1)	2 (0–3)
Другие >C20	2 (1–4)	–	3 (2–4)
НН ЖК	63 (59–66)	71 (68–77)	72 (66–74)
Длинноцепоч-е ЖК	8 (4–13)	3 (0–4)	8 (6–10)

Примечание. Показаны средние арифметические (минимальные и максимальные) значения.

Различия в составе ЖК, связанные с типом фотосинтеза, продемонстрированы на примере двух видов одного рода – *S. salsa* (C3-тип фотосинтеза) и *S. acuminata* (C4-тип). Оба вида являются соленакапливающими однолетними травянистыми растениями, с характерным суккулентным обликом, произрастающими на солончаках. Было установлено, что листья C4-вида обладали большим (в 1,8 раз) выходом электролитов из клеток (F=14,4, p=0,04) (рис. 13 А).

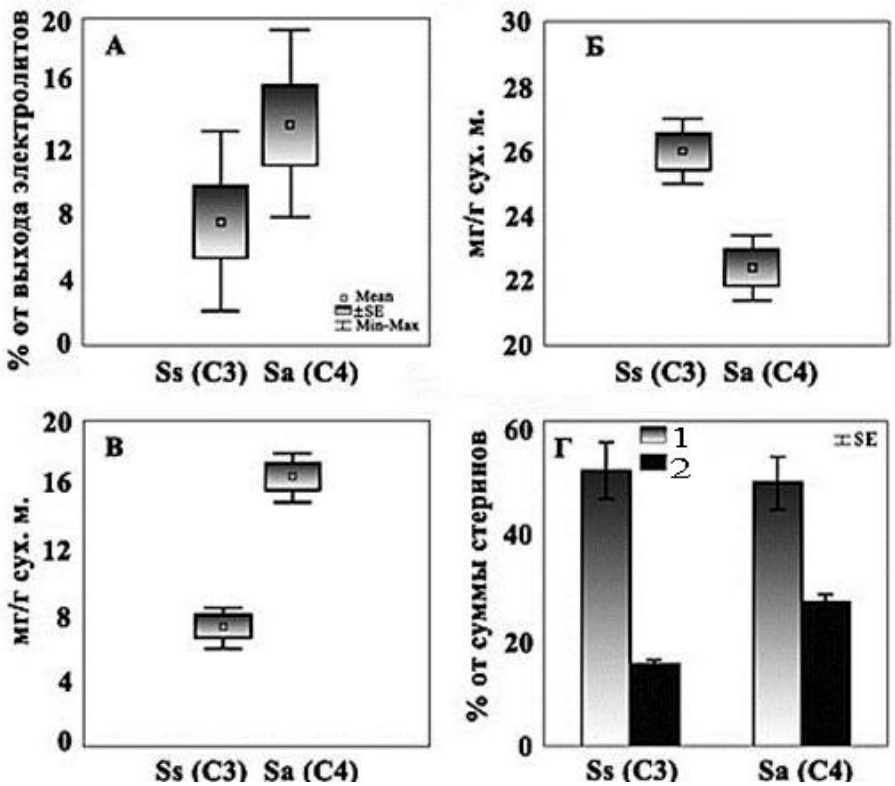


Рис. 13. Выход электролитов (А), содержание ГЛ (Б), ФЛ (В), состав основных стеринов (Г) в клетках листьев C3- и C4- видов галофитов.
Ss – *S. salsa*,
Sa – *S. acuminata*.
1 – β-ситостерин,
2 – стигмастерин.

Содержание ГЛ на 18% было выше у *S. salsa* в сравнении с *S. acuminata* (F=19,4, p=0,01) (рис. 13 Б), но содержание ФЛ было в два раза меньше (F=66,5, p=0,001) (рис. 13 В). Это связано как с наличием кранц клеток, так и с меньшим объемом клеток палисадной ткани в листьях С4-растений.

По сумме Δ5-, Δ7-, Δ0-стеринов различий меду С3- и С4-видами выявлено не было. Однако доля стигмастерина у этих видов различалась в 1,8 раз (F=66,5, p=0,001) (рис. 13 Г) и была выше у *S. acuminata* по сравнению с *S. salsa*.

Проникновение солей в растительную клетку модифицирует синтез липидов. Известно, что синтез ЖК является основным фактором, определяющим размер клетки у бактерий (Willis, Huang, 2017). Увеличение диаметра эритроцитов наблюдалось при добавлении в среду ЖК С16:0 (Zavodnik et al., 1997). Для ЭуГ, отличающихся гипертрофией клеток (однако есть и исключения), выявлена в 1,5 раза большая доля С16:0 в сравнении с ГлГ. Дискриминантным анализом установлено разделение групп галофитов с разными стратегиями солеустойчивости и типом фотосинтеза по составу основных ЖК (рис. 14). Наибольший вклад в дискриминацию по root 1 внесла С16:0, root 2 – С18:1 и С18:2.

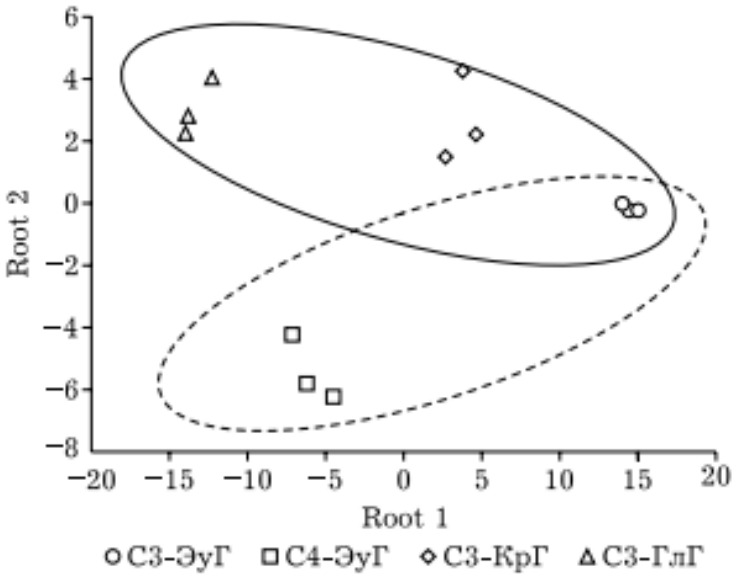


Рис. 14. Распределение данных, соответствующих значениям ЖК липидов для галофитов, ранжированных по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза в пространстве первой (Root 1) ($\chi 2$ = 53,3, p=0,0001) и второй (Root 2) ($\chi 2$ = 25,1, p=0,001) дискриминантных функций. Наибольший вклад в дискриминацию по root 1 внесла С16:0 – 38%, root 2 – С18:1 и С18:2 – 35% и 25%, соответственно.

Можно полагать, что уровень С16:0 связан с размерами клеток выделенных групп галофитов, а различия в относительном содержании С18:1 и С18:2, вероятно, в большей мере определяются типом фотосинтеза.

Таким образом, модуляция липидов растений является одним из механизмов солеустойчивости галофитов на клеточном уровне организации, но зависит от стратегии солеустойчивости и типа фотосинтеза. Облигатные галофиты отличаются повышенным выходом электролитов из клеток, увеличенной долей мембранных липидов, стеринов и их разнообразием, меньшей ненасыщенностью ЖК в сравнении с факультативными. Большее накопление в клетках листьев ФЛ, стигмастерина, ЖК С18:2 и/или С18:1 характерно для растений с С4-типом фотосинтеза.

3.4. Липидные рафты галофитов

Липидные рафты или детергент устойчивые мембраны (detergent resistant membranes, DRM) очень динамичные и гетерогенные мембранные структуры, обогащенные СТ, ЦЕР и белками (Pike, 2006; Lingwood, Simons, 2010; Martiniere, Zelazny, 2021). Первичным визуальным признаком при выделении рафтов считают наличие опалесцирующей детергент устойчивой зоны мембран в градиенте плотности сахарозы (или иного осмотика) (Mongrand et al., 2010; Ozolina et al., 2013, 2020; Martiniere, Zelazny, 2021).

Подобная зона была обнаружена нами в области 15% сахарозы после обработки растительного материала Тритоном Х-100 и последующего высокоскоростного центрифугирования. Установлено, что в этой зоне содержалось в 1,5–2,5 раза больше белка, чем в прилегающих областях (5 и 25% сахарозы) (табл. 6).

Таблица 6**.** Содержание белка в градиенте плотности сахарозы. На примере рафтов, выделенных из клеточных мембран листьев *A. santonica*

Сахароза, %	Белок, мг/мл
5	0,11 ±0,02
15 (зона опалесценции)	0,28 ±0,03
25	0,18 ±0,02
35 (осадок)	1,65 ±0,35

С помощью электронной микроскопии показаны нативные мембраны хлоропластов и оставшиеся участки мембран после действия детергента (рис. 15 А, Б). Данными конфокальной микроскопии с использованием зонда Лаурдана визуализированы более плотные участки мембран митохондрий (рис. 15 В, Г).

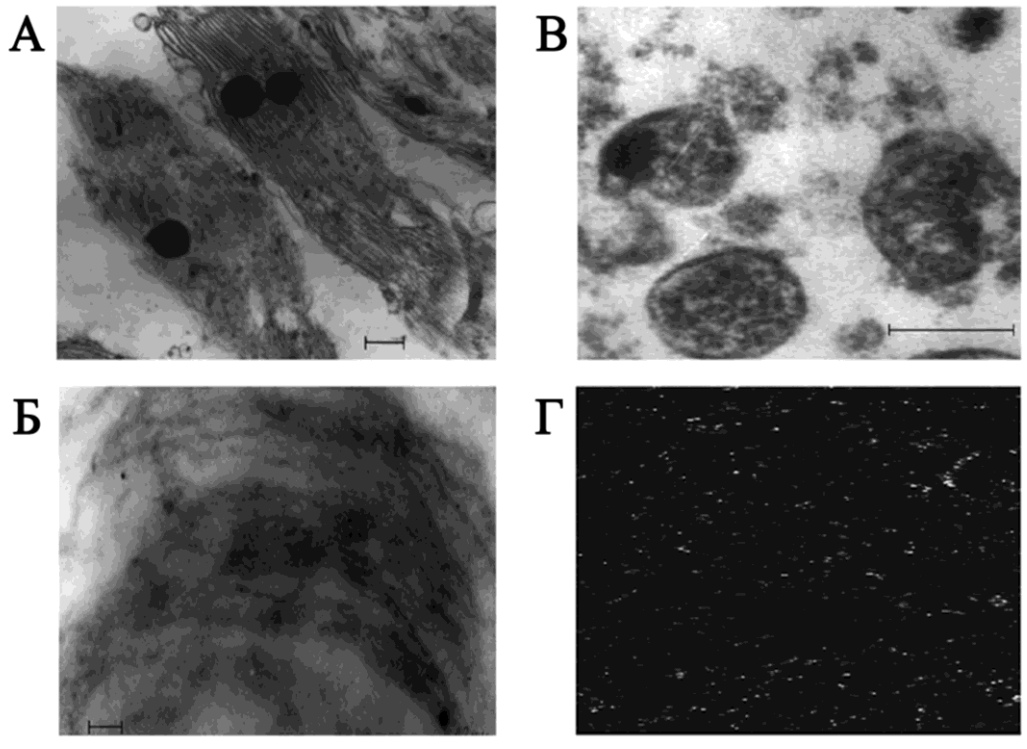


Рис. 15. Фотографии хлоропластов (А), митохондрий (В) и их рафтовых структур (Б и Г, соответственно) (на примере *S. perennans*). А-В – фотографии электронной микроскопии, Г – изображение конфокальной микроскопии. Бары – 0,2 мкм.

Специфическая организация микродоменов связана с их высокой плотностью по отношению к прилегающей части мембран из-за присутствующих в их составе рафтоспецифичных СТ, ЦЕР и насыщенных ЖК (Malinsky et al., 2013; Ozolina et al., 2013, 2020). Анализ липидов в выделенных рафтах проводился в сравнении с липидным составом соответствующих органелл на примере двух видов ЭуГ – *S. perennans*, *H. strobilaceum* и одного вида ГлГ – *A. santonica*. Основная доля липидов в мембранах хлоропластов приходилась на ГЛ – 62–73% от суммы мембранных липидов, а ФЛ составляли 24–30% (табл. 7). Доля рафтоспецифичных липидов во фракции хлоропластов не превышала 8%, а относительное содержание СТ было на уровне 1–5%. Относительное количество ЦЕР составило не более 3%.

Таблица 7. Состав и содержание мембранных липидов фракции хлоропластов и их рафтов из листьев галофитов

Липиды, %	Хлоропласты			Рафты хлоропластов		
	S.p.	*H.s.*	*A.s.*	*S.p.*	*H.s.*	*A.s.*
ОЛ, мг/г сырой массы	2±0	2±0	5±1	<0,1	<0,1	<0,1
ГЛ	73±2	69±4	62±4	46±4	63±4	53±4
ФЛ	24±2	26±5	30±2	17±1	10±1	20±2
ЦЕР	2±0	3±0	3±0	14±1	7±1	24±2
СТ	1±0	2±0	5±0	23±2	20±2	3±0
∑ЦЕР+СТ	3±0	5±0	8±0	37±3	27±3	27±2

Примечание. Здесь и далее: *S.p. – S. perennans, H.s. – H. strobilaceum, A.s. – A. santonica*.

В липидах рафтов хлоропластов у ЭуГ *S. perennans* и *H. strobilaceum* доля СТ составила 23 и 20%, соответственно, а у ГлГ *A. santonica* отмечена высокая доля ЦЕР – 24%.

Одной из особенностей рафтов является присутствие липидов с насыщенными цепями ЖК. Если доля ненасыщенных ЖК в мембранах хлоропластов составляла 60 – 76% от суммы ЖК, то в их рафтах – не превышала 44% (табл. 8).

Причем индекс ненасыщенности ЖК липидов пластид у ЭуГ был в среднем в 1,4 раза выше, чем у ГлГ (F = 33,5, p = 0,01). Доля насыщенных ЖК в рафтах хлоропластов составляла 50%, тогда как в самой фракции хлоропластов доля насыщенных ЖК варьировала в пределах 23–38% от суммы ЖК (табл. 8). При этом содержание насыщенных ЖК – С16:0 и С18:0 – в рафтах хлоропластов увеличивалось, а С18:3 – снижалось до следовых количеств (не более 1% от суммы ЖК).

Таблица 8. Состав ЖК липидов фракции хлоропластов и их рафтов из листьев галофитов

ЖК	Содержание ЖК, % от суммы					
	Хлоропласты			Рафты хлоропластов		
	S.p.	*H.s.*	*A.s.*	*S.p.*	*H.s.*	*A.s.*
<C14:0	0,1±0	0,3±0	0,5±0,1	3,3±0,1	2,0±0,1	2,3±0,2
C14:0	–	–	–	6,2±0,4	6,5±0,5	5,9±0,2
C14:1	–	–	–	0,5±0	0,8±0,1	0,8±0,1
C15:0	0,1±0	0,1±0	1,8±0,2	2,5±0,1	2,4±0,2	2,6±0,1
C15:1	–	–	–	0,5±0	0,7±0	0,7±0
C16:0	20,6±1,8	24,0±2,0	28,0±2,5	32,0±1,2	30,8±2,5	31,0±0,5
C16:1	2,7±0,3	1,4±0,1	3,8±0,2	10,6±1,1	11,7±1,1	11,2±1,0
C17:0	0,2±0	0,2±0	0,4±0	0,4±0	0,6±0	0,8±0,1
C17:1	0,1±0	–	–	1,1±0,1	0,9±0,1	1,2±0,1
C18:0	2,0±0,1	3,1±0,1	7,5±0,5	8,8±0,6	10,0±0,8	11,9±1,1
C18:1	3,0±0	8,0±0,5	8,0±0,3	20,6±1,5	24,0±1,7	21,1±2,0
C18:2	12,0±0,9	11,7±1,2	14,1±1,3	4,6±0,3	5,1±0,3	4,8±0,4
C18:3	57,8±3,2	48,4±4,2	33,8±3,2	0,7±0	0,6±0	0,6±0
C20:0	–	1,0±0,1	–	–	0,1±0	0,5±0
>C20:0	0,8±0	0,8±0	1,7±0,3	6,8±0,3	2,3±0,1	2,9±0,2
X	0,6±0	1,0±0	0,4±0	1,4±0,1	1,5±0,2	1,7±0,1
ИН	2,03	1,78	1,41	0,45	0,50	0,46
∑МЖК	5,8	9,4	11,8	33,3	38,1	35,0
∑НЖК	22,9	28,4	37,7	49,9	50,4	52,7
∑ННЖК	75,6	69,5	59,7	38,6	43,8	40,4

Примечание. X – неизвестные ЖК, ИН – индекс ненасыщенности ЖК, МЖК – моноеновые ЖК, НЖК – насыщенные ЖК, ННЖК – ненасыщенные ЖК.

В мембранах митохондрий основными являются ФЛ (60% от суммы МЛ) (табл. 9).

Таблица 9. Состав и содержание мембранных липидов фракции митохондрий и их рафтов из листьев галофитов

Липиды, %	Митохондрии			Рафты митохондрий		
	S.p.	*H.s.*	*A.s.*	*S.p.*	*H.s.*	*A.s.*
ОЛ, мг/г сырой массы	1±0	1±0	2±0	<0,1	<0,1	<0,1
ГЛ	20±3	30±3	30±3	5±1	16±2	10±1
ФЛ	66±6	56±6	58±6	6±1	10±1	11±1
ЦЕР	11±1	8±1	3±0	23±2	9±1	11±1
СТ	3±0	6±0	9±1	66±6	65±5	68±5
∑ЦЕР+СТ	14±1	14±1	12±1	89±8	74±6	79±6

Относительное содержание СТ в липидах митохондрий всех трех видов галофитов было в полтора и более раз выше, чем в хлоропластах (табл. 7 и 9).

В митохондриях ГлГ *A. santonica* содержится больше СТ (в 3 и в 1,5 раза выше, соответственно), чем у ЭуГ *S. perennans* и *H. strobilaceum*. Однако у *S. perennans* и *H. strobilaceum* отмечено более высокое содержание ЦЕР (в 3–4 раза) в сравнении с *A. santonica*. При этом доля рафтоспецифичных липидов ЦЕР+СТ у всех трех видов галофитов в мембранах митохондрий была на уровне 12–14% от суммы мембранных липидов, что было выше в сравнении с мембранами хлоропластов (3–8%) (табл. 7).

Другая картина наблюдалась в составе рафтов митохондрий: доля СТ возрастала более чем в 7 раз в сравнении с нативными мембранами. Рафты митохондрий, также как хлоропластов, обогащены липидами с насыщенными цепями ЖК – их доля составила 53–65% от суммы ЖК (табл. 10).

Таблица 10. Состав ЖК липидов фракции митохондрий и их рафтов из листьев галофитов

ЖК	Содержание ЖК, % от суммы					
	Митохондрии			Рафты митохондрий		
	S.p.	*H.s.*	*A.s.*	*S.p.*	*H.s.*	*A.s.*
<C14:0	0,1±0	0,2±0	0,1±0	1,4±0,1	2,8±0,2	1,0±0,1
C14:0	–	–	–	6,2±0,5	7,5±0,5	6,7±0,6
C14:1	–	–	–	1,0±0	1,0±0,1	0,8±0,1
C15:0	0,1±0	0,1±0	0,4±0	2,9±0,1	2,8±0,2	2,9±0,2
C15:1	–	–	–	0,7±0	0,6±0	0,6±0,1
C16:0	26,8±1,7	24,0±1,8	26,4±2,1	34,6±3,6	39,0±3,2	31,7±2,8
C16:1	1,6±0,1	1,4±0,1	2,2±0,2	11,7±0,8	7,4±0,7	13,5±1,0
C17:0	0,3±0	0,4±0	0,3±0	1,1±0,1	0,8±0	0,8±0,1
C17:1	–	–	0,1±0	2,9±0,2	1,1±0,1	1,2±0,1
C18:0	3,0±03	3,5±0,2	2,3±0,1	11,5±1,1	14,6±1,0	10,3±0,9
C18:1	4,9±0,2	12,0±1,1	5,5±0,4	14,4±1,3	13,0±0,9	17,2±1,5
C18:2	25,2±2,3	19,1±2,0	20,2±1,7	4,0±0,3	3,2±0,2	7,4±0,4
C18:3	33,9±3,1	36,0±1,5	40,6±3,5	–	0,1±0	–
C20:0	0,9±0	1,5±0,1	–	–	0,1±0	0,4±0
>C20:0	2,4±0,2	1,7±0,1	1,4±0,1	4,3±0,2	6,9±0,5	3,3±0,3
X	0,8±0	0,1±0	0,5±0	3,3±0,3	0,1±0	2,2±0,3
ИН	1,59	1,60	1,70	0,39	0,30	0,48
∑МЖК	6,5	13,4	7,8	30,7	23,1	33,3
∑НЖК	31,1	29,5	29,4	56,3	64,8	52,8
∑ННЖК	65,6	68,5	68,6	34,7	26,4	40,7

Примечание. X – неизвестные ЖК, ИН – индекс ненасыщенности ЖК, МЖК – моноеновые ЖК, НЖК – насыщенные ЖК, ННЖК – ненасыщенные ЖК.

Индекс ненасыщенности ЖК снижался за счет увеличения относительного содержания C16:0 и C18:0 и практически полного отсутствия (следовые количества) ненасыщенной ЖК C18:3.

Необходимо подчеркнуть, что липидные рафты были обнаружены впервые в хлоропластах и митохондриях – органеллах, осуществляющих энергетические преобразования в растительной клетке, от которых зависит

автономность существования растений. Различия в составе липидов между рафтами и нативными мембранами согласуются с литературными данными (Mongrand et al., 2004; Laloi et al., 2007; Lefebvre et al., 2007; Garofalo et al., 2015; Ozolina et al., 2013, 2020).

Полученные в ходе исследования данные позволили предположить, что различия в относительном содержании липидов, специфичных для микродоменов, могут быть связаны со стратегией солеустойчивости и участием рафтов в адаптации растений к засолению среды.

В модельных экспериментах были проведены исследования по влиянию NaCl в концентрациях 0 (Контроль) и 1000 мМ на рафты хлоропластных и митохондриальных мембран двух видов ЭуГ *S. perennans* и *S. salsa*. При засолении среды увеличивалось содержание ЦЕР у обоих видов. Однако, изменение липидного состава у *S. perennans* затрагивало в основном рафты хлоропластов, а у *S. salsa* – рафты митохондрий (табл. 11).

Таблица 11. Влияние NaCl на состав липидов рафтов хлоропластов и митохондрий на примере ЭуГ *S. perennans* и *S. salsa*

Липиды, %	*S. perennans* Рафты хлоропластов		*S. salsa* Рафты митохондрий	
	Контроль	1000 мМ NaCl	Контроль	1000 мМ NaCl
ГЛ	68±6	4±0	10±1	9±1
ФЛ	5±1	2±1	23±2	15±2
ЦЕР	3±1	75±3	3±0	25±2
СТ	24±2	19±1	64±5	51±5
∑ЦЕР+СТ	27±3	94±4	67±5	76±7

Полученные данные позволяют сделать заключение: рафты хлоропластных и митохондриальных мембран реагируют на повышение экстремального засоления среды, главным образом, увеличением доли растительных сфинголипидов (ЦЕР) в составе мембранных липидов. Показано, что ЦЕР могут приводить к большей жесткости и одновременно большей проницаемости мембран для ионов, чем СТ (Крепс, 1981).

3.5. Окислительный стресс и активность антиоксидантной защиты у галофитов

Структура биологических молекул и клеточных мембран может изменяться в стрессовых условиях за счет образования активных форм кислорода (АФК) (Тарчевский, 2001; Labudda, 2013; Никерова и др., 2021). Для изучения закономерностей окислительных процессов у галофитов с разными адаптивными стратегиями определяли уровень ПОЛ по количеству малонового диальдегида (МДА). В клетках листьев ЭуГ количество МДА из расчета на г сырой массы в среднем составило 0,04 мкмоль, у КрГ и ГлГ – выше в 2 и 3 раза, соответственно (F=11,8, p=0,003) (рис. 16). Фактически, по данному показателю, наибольший окислительный стресс испытывали ГлГ, однако у данной группы была выявлена и большая активность антиоксидантной защиты.

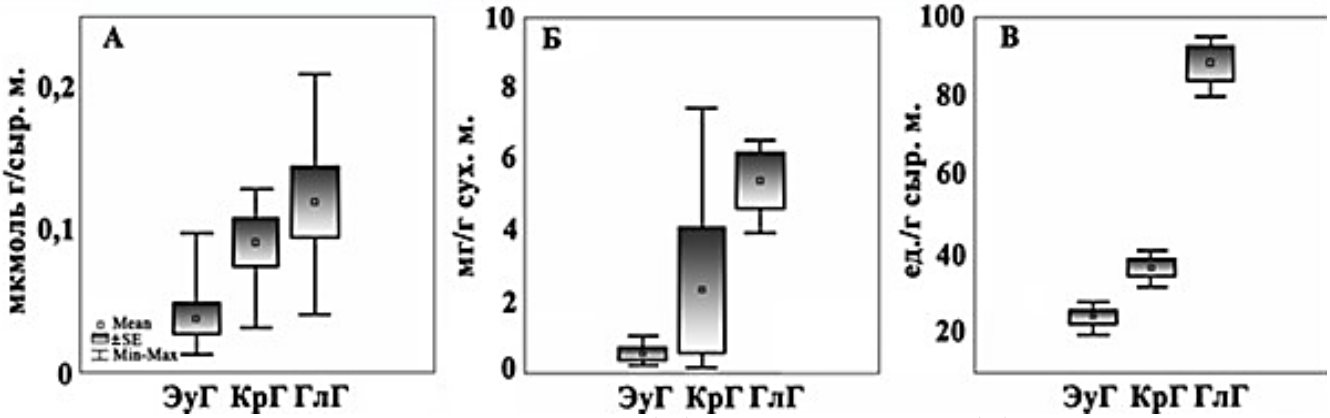


Рис. 16. Содержание МДА (А), пролина (Б) и активность супероксиддисмутазы (СОД) (В) в клетках листьев галофитов, дифференцированных по стратегии солеустойчивости.

Сравнение про- и антиоксидантных процессов у растений с разным типом фотосинтеза проведено на примере двух видов ЭуГ: *S. salsa* (С3-тип) и *S. acuminata* (С4-тип). Приняв все показатели, характеризующие растение с С3-типом фотосинтеза за 100%, установлено, что уровень ПОЛ у *S. acuminata* был на 39% ниже, чем у *S. salsa* (F=75,1, p=0,001) (рис. 17). Относительное содержание пролина и активность СОД у *S. acuminata* также были ниже соответствующих значений, чем у *S. salsa* – на 57% (F=12,2, p=0,01) и 14% (F=140,1, p=0,0001), соответственно.

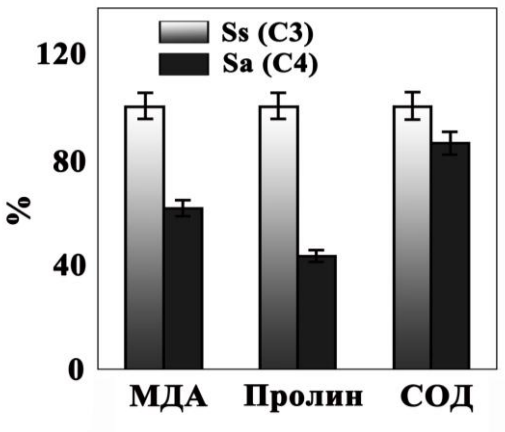


Рис. 17. Сравнение уровней ПОЛ, пролина и активности СОД между С3- и С4-галофитами рода Suaeda. Параметры *S. salsa* приняты за 100%. Ss – *S. salsa*, Sa – *S. acuminata*. Здесь и далее показаны mean ± SE.

Из анализа данных следует, что уровень ПОЛ у С4-растения оказался меньше, чем у С3. По-видимому, это связано с тем, что хлоропласты в кранц клетках обкладки продуцируют меньшее количество АФК, или они эффективнее нейтрализуются, чем в хлоропластах клеток мезофилла, даже если растение подвергается действию засоления (Omoto et al., 2013).

Таким образом, для солевыделяющих и ограничивающих поступление солей в надземную часть галофитов процессы ПОЛ играют более существенную роль, исходя из большего количества конечных продуктов окисления (МДА). Однако, у этих же групп растений выявлена и большая активность антиоксидантной защиты.

3.6. Влияние климатических условий на продуктивность и физиолого-биохимические показатели эугалофита *Salicornia perennans*

Галофиты обладают большим эколого–биологическим потенциалом, который, используется не в полной мере (Шамсутдинов и др., 2001; Шамсутдинова и др., 2013, 2022; Hasanuzzman et al., 2019; Hussain et al., 2021). Исследования в этом направлении необходимы для выявления важнейших параметров растений, обеспечивающих как успешность их произрастания при продолжающемся изменении климата, на засоленных территориях, так и определяющих их хозяйственно-ценные свойства. Таковыми показателями выбраны надземная фитомасса растений с семенами и компонентный состав липидов, определяющие масличность и энергонасыщенность. Влияние температурных условий на физиологические параметры исследовано на примере растения *S. perennans*. Растительный материал (средняя часть стебля и корень) отбирали в конце вегетационного периода, когда однолетние растения полностью завершают свой рост и образуют семена. Разница среднемесячных температур в период вегетации между станциями № 1–5 за период май–сентябрь составляла 3–5°С, а гидротермического коэффициента – от величины 0,65 (ст. № 1) до 0,40 (ст. № 5) (данные Гидрометцентра России) (рис. 18).

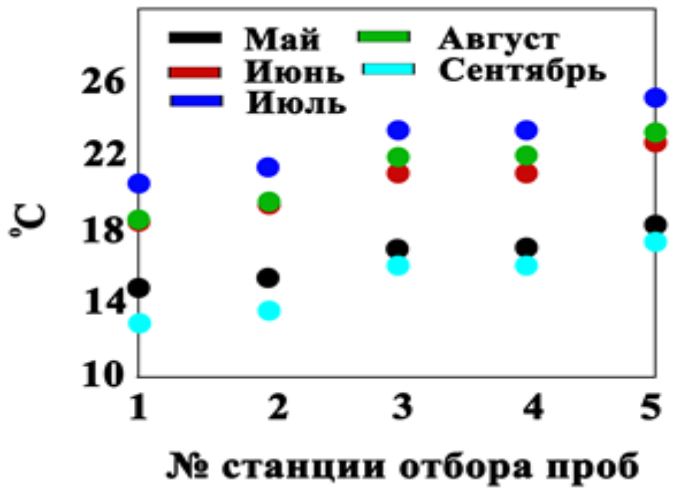


Рис. 18. Средняя месячная температура (°С) на станциях отбора проб с мая по сентябрь (данные Гидрометцентра России).

Анализ почвы показал, что степень ее засоления высокая и составляет – 2–8% от сухой массы (табл. 12). На станциях № 3 и № 5 уровень засоления был выше в сравнении с другими участками. Наиболее засоленные почвы отличались и наибольшей влажностью – 19–38%. По содержанию основных макроэлементов выделялась станция №1 (Самарская обл.), где отмечено самое высокое содержание N, P и K в почве. Отношение C/N характеризует обеспечение азотом гумуса. Эта величина составляла 11,6 и 13,6 на станциях № 1 и № 2 (Самарская и Саратовская обл.), соответственно. На остальных участках отношение C/N было в два и более раз выше, что свидетельствует об обедненности почв азотом.

Таблица 12. Некоторые физико-химические характеристики почвы на станциях отбора проб

№ станции	Почвенные характеристики			Содержание макроэлементов					
	Влажность, %	Соленость, %	pH	N, %	C, %	H, %	C/N	P, %	K, %
1	19,0	3,0	7,6	0,53	6,15	1,53	11,60	0,0089	0,07
2	4,4	1,6	8,2	0,07	0,95	0,17	13,57	0,0023	0,03
3	29,4	5,9	7,9	0,04	1,68	1,80	42,00	0,0005	0,02
4-5	23,8	1,6	8,0	0,05	1,28	0,40	25,60	0,003	0,03
5	37,9	7,9	8,1	0,08	2,47	1,57	30,87	0,0006	0,04

Примечание. Показаны средние арифметические значения, среднеквадратическое отклонение относительное (СКО отн.) составляет не более 15%.

Для того, чтобы проверить связь между семенной продуктивностью растений и их фитомассой были измерены 10 типичных растений *S. perennans* со станции № 4, где встречались наиболее крупные представители вида. Масса растений варьировала от 10 до 75 г, а содержание семян – от 700 до 4600 шт. на одно растение (рис. 19). Для растений с массой 10–30 г количество семян составляло 700–1600 шт., а для растений с массой 45–75 г – 1400–4600 шт. В целом было показано, что, чем крупнее было растение, тем большее количество семян оно содержало.

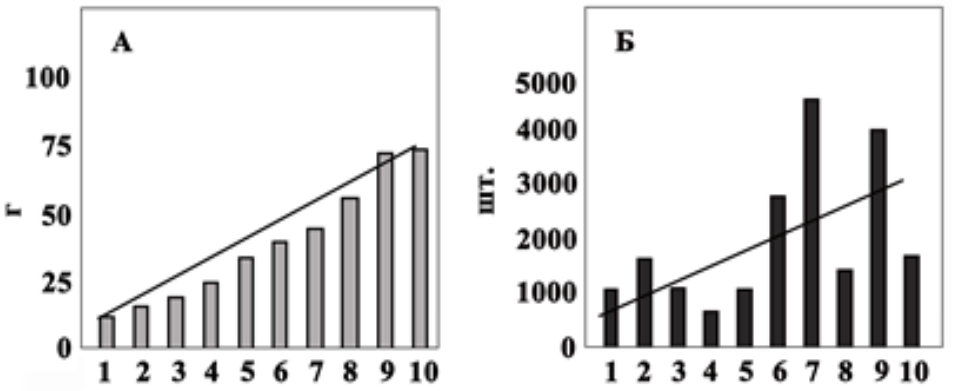


Рис. 19. Масса 10 типичных растений *S. perennans* (А) и число их семян (Б).

Наиболее крупные по содержанию сухой массы растения, включая корень и надземную часть, встречались на станции № 4 (оз. Эльтон), а наиболее мелкие – на ст. № 5 (оз. Баскунчак) (рис. 20 А). Оводненность надземной фитомассы *S. perennans* возрастала в направлении расположения выбранных станций от севера к югу – от 68 до 85%. (рис. 20 Б).

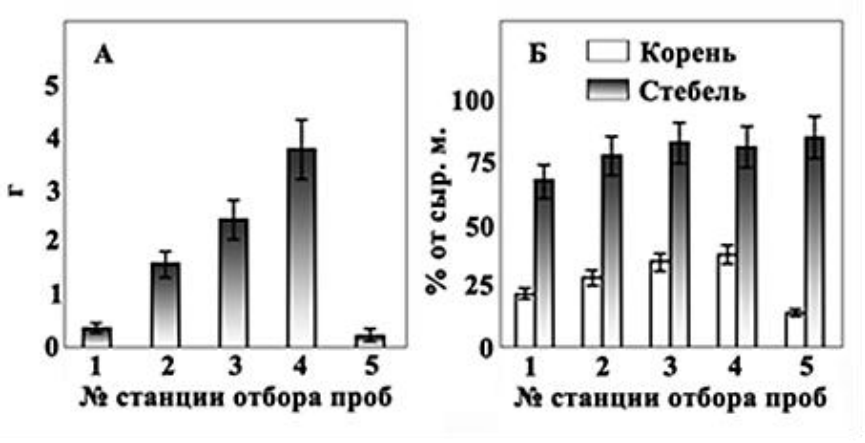


Рис. 20. Содержание сухой массы представителей вида *S. perennans* (А) и оводненность их органов (Б) на разных станциях.

Анализ липидов надземной части растений показал доминирование ФЛ и НЛ, что связано с завершением периода вегетации и образованием семян. НЛ несут в основном запасную и энергетическую функцию, их количество составило 0,8–2,0 мг/г сырой массы (рис. 21 А). Наибольшее количество структурных компонентов мембран – ГЛ+ФЛ было отмечено на станции № 2, энергетических (НЛ) – на станции № 1.

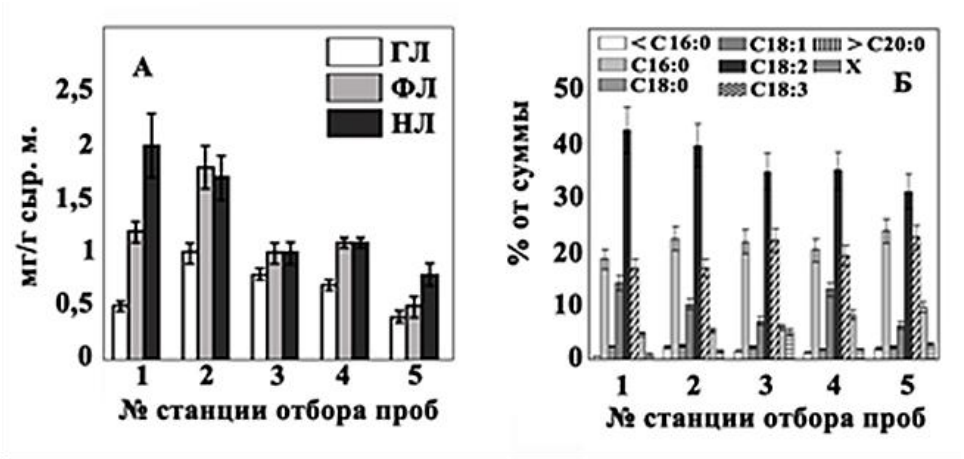


Рис. 21. Содержание ГЛ, ФЛ, НЛ (А) и состав ЖК (Б) в надземной фитомассе *S. perennans*. Х – неизвестные ЖК.

В составе ЖК подавляющее количество приходится на ненасыщенные ЖК, среди которых доминируют линолевая (31–42%) и линоленовая (17–22%) кислоты (рис. 21 Б). Именно данные ЖК характеризуют масличность семян льна, облепихи, сои и пр. (Хасанов и др., 2006; Кучеренко и др., 2008).

Как известно, наличие или недостаток оводненности органов достаточно сильно сказывается на биохимических параметрах, в частности, на процессах синтеза и распада биомолекул. Оводненность стеблей коррелировала с относительным содержанием линоленовой кислоты (r=0,97, p=0,01) и длинноцепочечных ЖК (r=0,90, p=0,04). Однако оводненность имела отрицательную взаимосвязь с содержанием НЛ (r= –0,88, p=0,04) и с относительным содержанием олеиновой ЖК (r= –0,90, p=0,04). Установлено также, что отношение ГЛ/ФЛ имело положительную зависимость с отношением C/N в почве (r=0,91, p=0,04).

Оводненность надземной массы растений в направлении с севера на юг увеличивалась вместе с постепенным усилением аридности климата: увеличением среднемесячных температур воздуха, снижением гидротермического коэффициента. При этом северные популяции вида *S.*

perennans были больше обогащены НЛ, линолевой ЖК, а южные – длинноцепочечными ЖК (C>20) и линоленовой ЖК.

Таким образом, были получены данные, показывающие отличия между ранжированными по широтному градиенту популяциями *S. perennans*, что может использоваться для разработки технологий выращивания однолетних галофитов в качестве масличных и энергонасыщенных культур.

3.7. Оценка фиторемедиационного потенциала галофитов

Многие виды галофитов являются малоизученными с точки зрения фиторемедиационной способности (Прасад и др., 2009; Lou et al., 2020).

Для экспериментов были отобраны галофитные растения, контрастные по типу солеустойчивости/накоплению солей – ЭуГ *S. perennans* и ГлГ *A. santonica*.

Содержание ионов Cu^{2+} и Cd^{2+} в почве контрольных вариантов составляло не более 20 и 1 мкг/г сухой массы, а в надземных органах – не более 8 и 1 мкг, соответственно (табл. 13). После обработки почвы солями металлов коэффициент экстракции ионов Cu^{2+} и Cd^{2+} для *S. perennans* составил 26% и 30%, для *A. santonica* – 4% и 6%, соответственно.

Таблица 13. Содержание ТМ в почве и в листьях растений после 1 суток опыта, мкг/г сухой массы

Металл	Почва, контроль	Почва, опыт	Лист, контроль	Лист, опыт
	S. perennans			
Cu^{2+}	12±1	801±98	8±2	279±25
Cd^{2+}	< 1	503±0	< 1	221±16
	A. santonica			
Cu^{2+}	20±9	640±106	6±3	26±4
Cd^{2+}	< 1	480±58	< 1	33±5

При действии Cu^{2+} у *S. perennans* уровень ПОЛ увеличился в 2,8 раз (F=63,4 p=0,002), а значения таких характеристик как оводненность, ненасыщенность ЖК, содержание мембранных липидов, ГЛ, водорастворимых и мембранных белков, Хл *a* и Кар снизились (табл. 14). У растений *A. santonica*, напротив, уровень ПОЛ был в 1,7 раз ниже, чем в контроле (F=37,6 p=0,003), но содержание мембранных белков также снижалось.

Воздействие Cd^{2+} на *S. perennans* приводило к увеличению уровня ПОЛ в сравнении с контролем в 1,5 раза (F=13,5, p=0,02) и отрицательному влиянию на содержание белков. Содержание пигментов и ГЛ оставалось сопоставимым с контролем. При действии ионов Cd^{2+} на растения *A. santonica* уровень ПОЛ не менялся, но отмечено снижение содержания Хл *a*.

Таким образом, тип регуляции солевого обмена галофитов неселективен к солям натрия и распространяется на соли тяжелых металлов. Растениям ЭуГ, так же, как и в природной среде, свойственно аккумулирование солей ТМ, а ГлГ такой способностью не обладают. Экспозиция растений с ТМ показала, что у исследованных галофитов существуют как общие физиолого-биохимические реакции, так и видоспецифичные. Полученные результаты

можно применять для оценки фиторемедиационного потенциала растений и в технологиях рекультивации и восстановления нарушенных земель.

Таблица 14. Физиолого-биохимические параметры контрольных и опытных растений *S. perennans* и *A. santonica* после 1-сут. экспозиции с солями ТМ

Параметр	Контроль *S.P.*	Cu *S.P.*	Cd *S.P.*	Контроль *A.S.*	Cu *A.S.*	Cd *A.S.*
Оводненность, %	92,5	87,6▼	89,6●	72,5	73,2●	71,6●
ПОЛ, мкМ/г.сух.м.	0,013	0,037▲	0,019▲	0,295	0,175▼	0,282●
Хл *a*, мг/г сух. м.	3,7	3,1▼	3,4●	3,8	3,8●	3,3▼
Хл *b*, мг/г сух. м.	1,3	1,2●	1,2●	1,4	1,4●	1,2●
Кар, мг/г сух. м.	1,1	0,8▼	1,0●	1,0	1,0●	0,9●
МЛ, мг/г сух. м.	23,3	18,2▼	27,8▲	37,2	44,7▲	34,9●
ГЛ, мг/г сух. м.	10,3	6,9▼	11,1●	18,5	23,1▲	16,9●
ФЛ, мг/г сух. м.	12,5	10,9●	16,3▲	16,9	19,4●	16,4●
СТ, мг/г сух. м.	0,5	0,4●	0,4●	1,8	2,2●	1,6●
ИН ЖК	191	174▼	181●	181	184●	182●
ВБ, мг/г сух. м.	21,3	11,3▼	13,5▼	98,2	113,1▲	96,1●
МБ, мг/г сух. м.	16,0	8,9▼	9,6▼	29,1	22,4▼	13,7▼
Кат., мккат/г сыр. м.	0,008	0,052▲	0,013▲	0,054	0,053●	0,077▲

Примечание. Показаны средние арифметические значения, СКО относительное составляет не более 15%. *S.P.* – *S. perennans*, *A.S.* – *A. santonica*. ▲▼● – значения больше, меньше или равные контролю.

Заключение

Растения галофиты способны осуществлять полный жизненный цикл на почвах с высоким содержанием солей (Генкель, 1946; Иванова и др., 2009; Lokhande, Suprasanna, 2012; Yuan et al., 2019). Галофиты чрезвычайно неоднородны по своим экологическим, физиолого-биохимическим, морфологическим и анатомическим признакам (Шамсутдинов и др., 2017). В зависимости от накопления солей в надземной части галофиты разделяются на соленакапливающие (эугалофиты, ЭуГ), солевыделяющие (криногалофиты, КрГ), «соленепроницаемые» (гликогалофиты, ГлГ) группы (Строгонов, 1962; Генкель, 1982; Березина, Афанасьева, 2009). Среди галофитов нередки виды с разным типом фотосинтеза: С3, С4, САМ (Voznesenskaya et al., 2013).

Галофиты обладают большим эколого-биологическим потенциалом. Способность произрастать на условно непригодных для культурных растений землях, высокая семенная продуктивность, применение в качестве масличных и кормовых растений, задействование в виде фототрофного звена системы жизнеобеспечения определяют потенциальную возможность более широкого использования галофитов (Тихомирова, 2006; Шамсутдинов и др., 2001, 2017; Hasanuzzman et al., 2019; Luo et al., 2020).

В ходе эволюции у галофитов выработались особые механизмы солеустойчивости, которые реализуются в виде экологических стратегий. В данной работе впервые на разных уровнях организации жизни – от организменного до клеточного и мембранного – исследованы особенности

структруры и функции галофитов, дифференцированных по стратегии солеустойчивости и типу фотосинтеза.

По результатам работы установлено, что скорость фотосинтеза у ЭуГ и КрГ возрастает при повышении степени засоленности почвы и оводненности листьев. В группе ГлГ наиболее интенсивный газообмен происходит при более низком уровне засоления среды. Растения С4-типа обладают максимальной скоростью фотосинтеза при высокой степени оводненности листьев и при минимальном уровне засоления почвы. Поэтому на береговой линии озера Эльтон по всему градиенту засоления почв, особенно в местах с высокой степенью засоленности и влажности почвы, галофитные сообщества представлены в основном видами с С3-типом фотосинтеза. По мере увеличения степени засоления и влажности почвы стратегия солеустойчивости меняется в направлении гликогалофиты → криногалофиты → эугалофиты, но уменьшается число видов с С4-типом фотосинтеза.

Показана модуляция мезоструктуры листа и ультраструктуры хлоропластов у галофитов при их «продвижении» по градиенту засоления почвы. Повышенное содержание солей в окружающей среде и их накопление в листьях приводит к гипертрофии клеток у ЭуГ, большему количеству и размерам хлоропластов в них. Хлоропласты при этом отличаются большей гранальностью тилакоидного профиля в сравнении с КрГ и ГлГ. Однако число хлоропластов в клетках палисадной ткани в расчете на $см^2$ листа, отношение Хл *a*/*b* в листьях ЭуГ, КрГ и ГлГ было одинаковым. Возможно, что различия в интенсивности фотосинтеза у отдельных групп галофитных растений связаны с активностью хлоропластов, а не с их количеством, а также с суммарной ассимиляционной поверхностью клеток в расчете на площадь листа.

Липидный компонент фотосинтетических органов является значимым при адаптации растений к засолению среды. Так, смена стратегии солеустойчивости С3-видов в ряду факультативные → облигатные галофиты связана с изменением степени выхода электролитов, увеличением доли мембранных липидов, снижением ненасыщенности ЖК за счет увеличения доли С16:0. По сумме Δ7- и Δ0-стеринов прослеживается разделение растений на группы в соответствии с их солеустойчивостью. Установлено, что биохимические отличия видов из рода Suaeda с разным типом фотосинтеза определяются, в том числе, особенностями мезоструктуры листа. Однако это свидетельствует и о различных биохимических механизмах галофитов, проявляющихся, с одной стороны, в более активном накоплении в клетках листьев С3-растений таких компонентов как гликолипиды, β-ситостерин и ЖК С18:3, а в клетках С4-растений – фосфолипидов, стигмастерина, ЖК С18:1 или С18:2. Можно полагать, что уровень С16:0 влияет на размеры клеток выделенных групп галофитов, произрастающих на разных по засолению почвах, а различия в относительном содержании С18:1 и С18:2, вероятно, в большей мере связаны с типом фотосинтеза, который, в свою очередь, определяет способность растений экономно расходовать воду.

В серии экспериментов получены фракции, обогащенные митохондриями и хлоропластами. Из мембран этих органелл выделены микродомены, устойчивые к действию детергента. Наличие субмембранных структур –

липидных рафтов в органеллах галофитов было подтверждено как биохимическими, так и микроскопическими методами. В составе выделенных микродоменов обнаружено повышенное содержание белка, высокая доля цереброзидов и стеринов (до 90%). Показано, что рафты хлоропластных и митохондриальных мембран реагируют на экстремальное засоление среды, главным образом, повышением доли цереброзидов в составе мембранных липидов. Основываясь на полученных экспериментальных данных, можно заключить, что липидные рафты хлоропластов и митохондрий потенциально могут быть участниками структурных перестроек, транспортных и энергетических процессов в растительных клетках.

Установлено, что клеточные мембраны истинных галофитов более стабильны и в меньшей степени подвержены окислительным процессам, чем у факультативных галофитов. В частности, у гликогалофитов процессы перекисного окисления липидов играют более существенную роль, исходя из большего количества конечных продуктов окисления. Однако у этой же группы растений выявлена и большая активность антиоксидантной защиты. На примере двух видов эугалофитов из рода Suaeda установлено, что структура листа С4-растений приводит к меньшему уровню перекисного окисления липидов в сравнении с С3-растениями.

Данные о содержании необычных стеринов (Δ0- и Δ7-) и полиненасыщенных ЖК свидетельствуют о том, что галофиты вполне могут представлять собой еще неосвоенный источник биологически активных соединений. Состав и содержание липидов, включая полиненасыщенные ЖК, имеющих ресурсное значение, может меняться в зависимости от географического положения и воздействия локальных факторов среды.

В лабораторных экспериментах при экспозиции растений с солями тяжелых металлов было показано, что эугалофиты могут применяться для извлечения металлов из почвы, т.е. в технологиях рекультивации и восстановления антропогенно-нарушенных земель. Гликогалофиты подобным свойством не обладают, но их «соленепроницаемость» можно использовать при озеленении загрязненных территорий.

Обобщая полученные результаты, следует заключить, что адаптивные стратегии галофитов реализуются за счет разных механизмов, связанных с особенностями структуры на уровне строения органов, тканей, клеток, хлоропластов и мембран, а также функциональных параметров – скорости фотосинтеза, водного обмена, содержания пигментов, липидов и антиоксидантов (рис. 22).

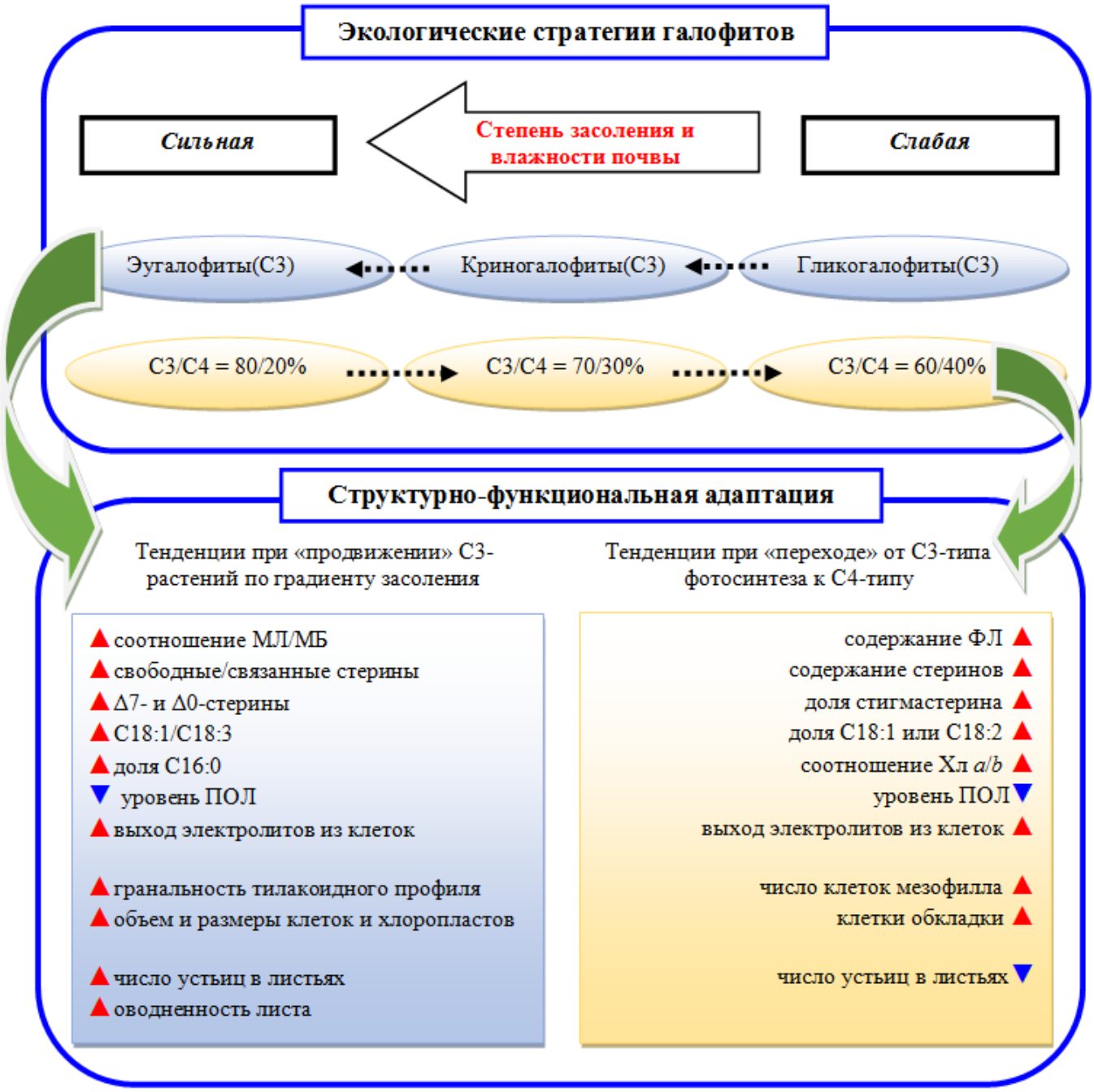


Рис. 22. Схематическое изображение экофизиологических механизмов реализации адаптивных стратегий галофитов. Обозначения: векторами показаны направленность изменений условий среды, переходы от одной группы галофитов к другой в зависимости от экологической стратегии; в процентах представлено соотношение С3- и С4-видов в биотопах; фигурами «▲» (увеличение) или «▼» (снижение) отмечены изменения количественных показателей листьев.

ВЫВОДЫ

1) Для галофитов с разным типом солеустойчивости и фотосинтеза установлена зависимость скорости фотосинтеза от оводненности тканей листа и степени засоленности почвы. Показано, что с увеличением степени засоления и влажности почвы стратегия солеустойчивости меняется в направлении гликогалофиты → криногалофиты → эугалофиты, но уменьшается число видов с С4-типом фотосинтеза.

2) Выявлены особенности галофитов на уровне мезоструктруры листа и ультраструктуры хлоропластов в зависимости от стратегии солеустойчивости и типа фотосинтеза. Различия связаны с такими показателями как число устьиц, объем и размеры клеток и хлоропластов, гранальность тилакоидной системы.

3) Состав липидов, как основного компонента мембран, зависит от фактора засоленности почвы и стратегии солеустойчивости растений и может играть ключевую роль при адаптации растений к засолению на клеточном и субклеточном уровне организации. При «продвижении» растений по градиенту засоления увеличивается выход электролитов из клеток, возрастают соотношения мембранные липиды/мембранные белки и свободные/связанные стерины, доли Δ7- и Δ0-стеринов в составе мембран.

4) Субмембранные структуры в хлоропластах и митохондриях – липидные рафты – отличаются от нативных мембран устойчивостью к действию детергента, повышенной долей рафтоспецифичных липидов стеринов и цереброзидов, а также насыщенных жирных кислот. В ответ на засоление среды в рафтах хлоропластов и митохондрий увеличивается доля цереброзидов.

5) Уровень перекисного окисления липидов свидетельствует о том, что клеточные мембраны облигатных галофитов меньше подвержены окислительным процессам, чем у факультативных галофитов, а С4-растения характеризуются меньшей степенью перекисного окисления липидов в сравнении с С3.

6) С увеличением температуры воздуха и повышением сухости климата в направлении с севера на юг у галофита *Salicornia perennans* снижается содержание нейтральных липидов, линолевой кислоты, а длинноцепочечных жирных кислот и линоленовой кислоты увеличивается, что важно учитывать в практике использования однолетних галофитов в качестве масличных и энергонасыщенных культур.

7) Эугалофиты, наряду с ионами натрия, аккумулируют ионы тяжелых металлов и в перспективе могут быть использованы для ремедиации почв, подвергшихся антропогенному загрязнению – для экстракции из почв ионов тяжелых металлов. В отличие от эугалофитов, гликогалофиты способностью аккумулировать ионы тяжелых металлов не обладают.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в научных изданиях из Перечня российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

1. Розенцвет, О.А. Состав мембран дикорастущих галофитов с различными механизмами регуляции солевого обмена в зависимости от абиотических факторов среды / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова // Биологические мембраны. – 2014. – Т. 31. – № 2. – С. 137–146.

Публикации в научных изданиях из Перечня отечественных изданий, которые входят в международные реферативные базы данных и системы цитирования и в соответствии с пунктом 5 правил формирования перечня рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

2. Розенцвет, О.А. Физиолого-биохимические аспекты экологии галофитов / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова // Поволжский экологический журнал. – 2016. – № 4. – С. 434–444.
3. Розенцвет, О.А. Биохимическая обусловленность дифференциации галофитов по типу регуляции солевого обмена в условиях Приэльтонья / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова, Г.Н. Табаленкова, И.Г. Захожий // Сибирский экологический журнал. – 2016. – № 1. – С. 117–126.
4. **Нестеров, В.Н.** Обнаружение липид-белковых микродоменов (рафтов) и изучение их функциональной роли в хлоропластных мембранах галофитов / **В.Н. Нестеров**, И.С. Нестеркина, О.А. Розенцвет, Н.В. Озолина, член-корреспондент РАН Р.К. Саляев // Доклады Академии наук. – 2017. – Т. 476. – № 3. – С. 350–352.
5. Розенцвет, О.А. Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова // Физиология растений. – 2017. – Т. 64. – № 4. – С. 251–265.
6. Розенцвет, О.А. Дневная динамика структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата галофитов дикой флоры / О.А. Розенцвет, А.А. Кособрюхов, Е.С. Богданова, **В.Н. Нестеров //** Физиология растений. – 2019. – Т. 66. – № 6. – С. 431–441.
7. Розенцвет, О.А. Влияние засоленных почв Приэльтонья на функциональное состояние представителей рода *Artemisia* / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова, Г.Н. Табаленкова, И.Г. Захожий, А.В. Попов. Известия РАН. Серия биологическая. – 2019. – № 3. – С. 312–320.
8. Розенцвет, О.А. Физиолого-биохимические стратегии адаптации галофитов / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова, член-корреспондент РАН Г.С. Розенберг // Доклады Академии наук. – 2020. – Т. 492. – С. 1–3.
9. Розенцвет, О.А. Структура хлоренхимы и липидный профиль мембран в листьях галофитов сем. Chenopodiaceae с разным типом фотосинтеза / О.А.

Розенцвет, Е.В. Шуйская, Е.С. Богданова, **В.Н. Нестеров**, Л.А. Иванова // Физиология растений. – 2022. – Т. 69. – № 1. – С. 68–79.

10. **Нестеров, В.Н.** Влияние NaCl на липидный профиль детергент-устойчивых мембран хлоропластов и митохондрий растений эугалофитов / **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова, О.А. Розенцвет // Физиология растений. – 2023. – Т. 70. – № 5. – С. 526–536.

11. **Нестеров, В.Н.** Состав жирных кислот липидов в листьях галофитов при адаптации к засоленной почве на примере растений Приэльтонья / **В.Н. Нестеров** // Сибирский экологический журнал. – 2024. – № 5. – С. 722–730.

Публикации в изданиях, включенных в международные базы данных Web of Science, Scopus:

12. Rozentsvet, O.A. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia / O.A. Rozentsvet, **V.N. Nesterov,** E.S. Bogdanova // Phytochemistry. – 2014. – V. 105. – P. 37–42.

13. Rozentsvet, O.A. Structural and functional organisation of the photosynthetic apparatus in halophytes with different strategies of salt tolerance / O.A. Rozentsvet, E.S. Bogdanova, L.A. Ivanova, L.A. Ivanov, G.N. Tabalenkova, I.G. Zakhozhiy, **V.N**. **Nesterov** // Photosynthetica. – 2016. – V. 54. – P. 405–413.

14. Rozentsvet, O.A. Photosynthetic parameters and redox homeostasis of *Artemisia santonica* L. under conditions of Elton region / O.A. Rozentsvet, A.A. Kosobryukhov, I.G. Zakhozhiy, G.N. Tabalenkova, **V.N. Nesterov**, E.S. Bogdanova // Plant Physiology and Biochemistry. – 2017. – V. 118. – P. 385–393.

15. Rozentsvet, O. Structural and molecular strategy of photosynthetic apparatus organization of wild flora halophytes / O. Rozentsvet, **V. Nesterov**, E. Bogdanova, A. Kosobryukhov, S. Zubova, G. Semenova // Plant Physiology and Biochemistry. **–** 2018. – V. 129. – P. 213–220.

16. Rozentsvet, O. Detergent-resistant microdomains (lipid rafts) in endomembranes of the wild halophytes / O. Rozentsvet, I. Nesterkina, N. Ozolina, **V. Nesterov** // Functional Plant Biology. – 2019. Doi: 10.1071/FP18263

17. Rozentsvet, O.A. Influence of Cd^{2+} on Structural and Functional Parameters of Halophyte *Suaeda salsa* / O.A. Rozentsvet, **V.N. Nesterov**, E.S. Bogdanova, V.A. Rozentsvet // AIP Conference Proceedings. – 2019. – 2063, – 040046. https://doi.org/10.1063/1.5087378

18. Rozentsvet, O.A. Lipid Profile Features of Detergent-Resistant Membranes of Mitochondria and Chloroplasts from Euhalophyte *Halocnemum strobilaceum* / O.A. Rozentsvet, **V.N. Nesterov** // Chemistry of Natural Compounds. – 2021. V. 57. – P. 811–814.

19. **Nesterov, V.** Effect of NaCl, copper and cadmium ions on halophytes with different types of salt resistance: accumulation, physiological and biochemical reactions / **V. Nesterov**, E. Bogdanova, O. Makurina, S. Rozina, O. Rozentsvet. // Functional Plant Biology. – 2021. https://doi.org/10.1071/FP21083

20. Rozentsvet, O.A. Balance of Δ5-and Δ7-sterols and stanols in halophytes in connection with salinity tolerance / O.A. Rozentsvet, E.R. Kotlova, E.S. Bogdanova, **V.N. Nesterov**, S.V. Senik, A.L. Shavarda // Phytochemistry. – 2022. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2022.113156

21. Rozentsvet, O. Effect of salinity on leaf functional traits and chloroplast lipids composition in two C3 and C4 Chenopodiaceae halophytes / O. Rozentsvet, E. Shuyskaya, E. Bogdanova, **V. Nesterov**, L. Ivanova // Plants. – 2022. – V. 11. – 2461. Doi: 10.3390/plants11192461.

22. Rozentsvet, O.A. Detergent-Resistant Membranes in Chloroplasts and Mitochondria of the Halophyte Salicornia perennans under Salt Stress / O.A. Rozentsvet, E.S. Bogdanova, V.N. Nurminsky, **V.N. Nesterov**, M.Y. Chernyshov // Plants. – 2023. – V. 12. – 1265. Doi: 10.3390/plants12061265.

Публикации в изданиях, входящих в РИНЦ:

23. Розенцвет, О.А. Особенности состава липидов двух видов рода Suaeda Scop. в условиях Приэльтонья / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова, Т.М. Лысенко // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 3. – С. 325–335.

24. Розенцвет, О.А. Липиды *Suaeda salsa* (L.) Pall.: Содержание, динамика, вариабельность в естественных условиях произрастания вида / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова, Т.М. Лысенко // Известия Самарского НЦ РАН. – 2013. – Т. 15. – № 3. – С.145–150.

25. Розенцвет, О.А. Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата галофитов, отличающихся по типу накопления солей / О.А. Розенцвет, **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова // Известия Самарского НЦ РАН. – 2013. – Т. 15. – № 3. – С. 2189–2195.

26. Розенцвет, О.А. Экологическая пластичность мембранных глицеролипидов дикорастущих галофитов в условиях Приэльтонья / О.А. Розенцвет, Е.С. Богданова, **В.Н. Нестеров** // Известия Самарского НЦ РАН. – 2013. – Т. 15. – № 3.– С.376–382.

27. **Нестеров, В.Н.** Перекисное окисление липидов дикорастущих галофитов в условиях Приэльтонья / **В.Н. Нестеров**, Е.С. Богданова, Г.Н. Табаленкова, О.А. Розенцвет // Известия Самарского НЦ РАН. – 2014. – Т. 16. – № 5. – С. 299–303.

28. **Нестеров, В.Н.** Эколого-географические особенности и перспективы использования *Salicornia perennans* в качестве масличной и энергонасыщенной культуры / **В.Н. Нестеров**, О.А. Розенцвет // Известия Самарского НЦ РАН. – 2017. – Т. 19. – № 5. – С. 334–341.

29. **Нестеров, В.Н**. Концепция физиолого-биохимической адаптации галофитов к засоленной почве на примере растений Приэльтонья / **В.Н. Нестеров** // Биосфера. – 2024. – Т. 16. – № 2. – С. 160–169.

Глава в монографии:

30. Rozentsvet, O.A. Lipids of halophyte species growing in lake Elton Region (South East of the European Part of Russia) / O.A. Rozentsvet, **Nesterov V.N.**, E.S. Bogdanova – Handbook of Halophytes, In: Grigore M.N. (ed.) – Springer. 2020. – Doi: 10.1007/978-3-030-17854-3_114-1.

Учебно-методические издания:

31. **Нестеров, В.Н.** Методика выделения липидных рафтов из эндомембран клеток листьев высших растений / **В.Н. Нестеров**, О.А. Розенцвет, Е.С. Богданова. – Издательство ИБЦ ИЭВБ РАН, Тольятти, 2022. – 12 с. (elibrary.ru/item.asp?id=53803649).

Список сокращений:

ВБ – водорастворимые белки
ГЛ – гликолипиды
ГлГ – гликогалофиты
ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерин
ДФГ – дифосфатидилглицерин
ЖК – жирные кислоты
ИН ЖК – индекс ненасыщенности жирных кислот
Кар – каротиноиды
Кат – каталаза
КрГ – криногалофиты
МБ – мембраносвязанные белки
МГДГ – моногалактозилдиацилглицерин
МДА – малоновый диальдегид
МЖК – моноеновые жирные кислоты
МЛ – мембранные липиды
НЖК – насыщенные жирные кислоты
НЛ – нейтральные липиды
ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты
ОЛ – общие липиды
ПОЛ – перекисное окисление липидов
СКО отн. – среднеквадратическое отклонение относительное
СОД – супероксиддисмутаза
СТ – стерины
СХДГ – сульфохиновозилдиацилглицерин
ТМ – тяжелые металлы
ФА – фотосинтетический аппарат
ФГ – фосфатидилглицерин
ФИ – фосфатидилинозит
ФК – фосфатидная кислота
ФЛ – фосфолипиды
ФХ – фосфатидилхолин
ФЭ – фосфатидилэтаноламин
Хл *a* и *b* – хлорофиллы *a* и *b*
ЦЕР – растительные сфинголипиды (цереброзиды)
ЭуГ – эугалофиты
С16:0 – пальмитиновая жирная кислота
С18:1 – олеиновая жирная кислота
С18:2 – линолевая жирная кислота
С18:3 – линоленовая жирная кислота

Подписано в печать: 16.04.2025 г.
Формат 60 x 84 1/8. Бумага офсетная. Печать оперативная. Усл. печ. л. Тираж 100 экз. Заказ No .

Отпечатано в типографии АНО «Арт Принт» 445000, г. Тольятти, Студенческий пер., 3 А тел.: (846) 242-37-07
Дата печати номера: 16.04.2025 г.