

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ НА МЕЗОСТРУКТУРУ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ГАЛОФИТОВ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ

© 2017 Э.Б. Ахмадуллина

Самарский национальный исследовательский университет
им. С.П. Королева, г. Самара

Поступила 25.03.2017

В статье приводятся результаты влияния засоления почвы на мезоструктурные показатели у представителей галофитной флоры озера Эльтон в Палласовском районе Волгоградской области. Получены данные сравнительного анализа параметров мезоструктуры галофитов, различающихся по жизненной форме. Результаты исследования позволяют судить о том, что засоление почвы влияет на фотосинтетическую способность, на скорость газообмена и на водозапасающую функцию растений.

Ключевые слова: *Salicornia perennans*, *Halocnemum strobilaceum*, галофиты, мезофилл, палисадная ткань, губчатая ткань, мезоструктура, засоление почвы.

Achmadullina E.B.. Influence of salinization of the soil on mesostructure of the photosynthetic device halophytes differing in the life form – The article reports the results of influence of salinization of the soil on mesostructural indicators at representatives of halophytic flora of the Lake Elton in Pallasovsky district of the Volgograd region. Data the comparative analysis of parameters of mesostructure of the halophytes differing in a vital form are obtained. The results of the study show that that salinization of the soil influences photosynthetic ability, the speed of gas exchange and the water reserving function of plants.

Key words: *Salicornia perennans*, *Halocnemum strobilaceum*, halophytes, the mesophyll, palisade fabric, spongy fabric, mesostructure, salinization of the soil.

Одним из главных экологических факторов, который лимитирует рост и продуктивность многих растений является засоление почв. Основными компонентами, определяющими характер засоления почв, являются соли натрия. Наряду с ними, в почве присутствуют соли К, Са, Mg и другие (Шамсутдинов и др., 2000).

Негативное действие солей на растения можно дифференцировать на три составляющих: 1) осмотическое действие проявляется в возникновении определенных затруднений процессу поглощения воды растением, а также в нарушении водно-солевого баланса в клетках и тканях растений; 2) токсическое действие проявляется в виде некрозов на листьях и стеблях; 3) специфическое действие проявляется в виде анионной разнокачественности (Строгонов, 1962).

Основным фактором, оказывающим негативное воздействие на растения в условиях засоления, является осмотический фактор. Наиболее общий эффект за-

соления – остановка роста растения. Когда концентрация солей превышает пороговый уровень, происходит торможение скорости ростовых процессов, что приводит к уменьшению их биомассы, изменению соотношения между органами растения. Избыток солей нарушает нормальное течение процессов фотосинтеза и дыхания, синтеза белков, транспорт ассимилянтов, гормональный баланс, нарушают углеводный, фосфорный и нуклеиновый обмен, ассимиляцию азота и серы. Нарушаются также мембранная проницаемость и функционирование оргanelл (Строгонов, 1970). Засоление оказывает существенное влияние на структурно-функциональное состояние хлоропластов, оно угнетает синтез хлорофиллов, процесс циклического фотофосфорилирования и способствует деградации рибосом хлоропластов (Строгонов, 1967).

Способность растений выживать и осуществлять полный цикл своего развития при неблагоприятных концентрациях солей принято называть солеустойчивостью. Солеустойчивые растения объединяют в группу галофитов, для которых предельные концентрации содержания солей в среде колеблются в очень широких пределах – от 10 до 300 г/л. Основная масса поглощенных растением солей аккумулируется в надземных органах, причем в листьях заметно больше, чем в стеблях (Строгонов, 1962).

Галофиты защищаются от избыточной концентрации солей тремя способами:

1) поглощением большого количества солей и концентрированием их в вакуолярном соке, что приводит к созданию высокого осмотического давления;

2) выведением поглощаемых солей из клеток вместе с водой с помощью специализированных солевых железок и удалением избытка солей с опавшими листьями; одна из разновидностей этого способа – локализация поглощаемых солей в вакуолях клеток – головок специализированных волосков, которые впоследствии обламываются;

3) ограниченным поглощением солей клетками корней [8].

Цель настоящей работы – изучить влияние засоления почвы на особенности мезоструктуры листа у разных типов галофитов.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объектов исследования выбраны два вида растений-галофитов, различающихся по жизненной форме: однолетнее травянистое растение Солерос солончаковый (*Salicornia perennans*) и полукустарник Сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum*), собранные на территории бассейна соленого оз. Эльтон (Волгоградская область). Солерос европейский - это сочное, суккулентное растение, чешуевидные листья которого срослись со стеблем. Функцию фотосинтеза выполняет вся зеленая поверхность побегов. В соответствии с этой функцией стебель имеет строение, напоминающее световой лист: тонкий эпидермис с устьицами, двухслойная палисадная паренхима, крупноклеточная внутренняя паренхима с большим содержанием воды, в центре – центральный проводящий пучок (Чудина, Орлова, 2006). Сарсазан шишковатый – сильноветвистый полукустарник, с раскинутыми деревянистыми ветвями и сочными членистыми однолетними веточками. Листья неразвиты, вместо них в узлах супротивные чешуйки. Цветковые колоски цилиндрические, плотные, членистые. Цветки сидят как бы в кармашке. Околоцветник состоит из продолговатых, беловатых, на верхушке сходящихся листочков. Семена вертикальные, сжатые, по

одному из краев пузырьчатые (Красная книга..., 2008). Такие виды, как *Salicornia perennans* и *Halocnemum strobilaceum*, проявляют солевую толерантность – процесс, который вовлекает физиологическую и биохимическую адаптации для поддержания протоплазматической жизнеспособности через накапливание электролитов клетками. Поэтому они способны поглощать воду даже из сильнозасоленных почв, не страдая при этом от физиологической сухости. Происходит связывание солей клетками протоплазмы и вовлечение их в состав различных органических веществ. Такие растения эволюционировали, приспособившись структурно, фенологически, физиологически и биохимически к солевой устойчивости. Находясь в виде поваренной соли в тканях таких растений солончаков, как *Salicornia perennans* и *Halocnemum strobilaceum*, натрий способствует накоплению и удержанию воды в клетках этих растений, увеличению мясистости и, следовательно, их засухоустойчивости (Моренко, 2006; Nesterov et al., 2016).

Сбор растений происходил в июне 2016 г., в первой половине дня. Параметры мезоструктуры фотосинтетического аппарата определяли согласно методике мезоструктурного анализа А.Т. Мокроносова (1978). Материалом служили высежки из листьев растений, известной площади. Для подсчета клеток готовили мацерат, используя 20%-й раствор КОН при нагревании над спиртовкой. Затем проводили дифференцированный подсчет клеток палисадной и губчатой паренхимы в 225 квадратах камеры Горяева с 20-кратной повторностью. Для подсчета количества хлоропластов в клетке готовили мацерат, используя 1 N HCl. Число хлоропластов в клетках определяли на давленных препаратах отдельно для клеток палисадной и губчатой ткани с 20-кратной повторностью. Число повторностей определяемых показателей брали в соответствии с требованиями методики, в этом случае стандартная ошибка не превышает 10% (Борзенкова, Храмова, 2006). Исходя из экспериментальных показателей, согласно той же методике, получали расчетные: количество клеток и хлоропластов в единице площади листа (тыс. в см²); КОХ – объем клетки, соответствующий одному хлоропласту (мкм³); индексы поверхностей наружных мембран клеток и хлоропластов (ИМК, ИМХ).

Вычисления производились при помощи модулей JMicroVision и Excel для Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Salicornia perennans – типичный эугалофит, встречающийся на побережье соленых озер и лиманов. Анализ размеров клеток мезофилла листа показал, что для *Salicornia perennans* характерны относительно крупные клетки и хлоропласты. Длина клеток палисадного мезофилла (76,8 мкм) в 3 раза превышает их ширину (25,5 мкм). Длина клеток губчатого мезофилла – 35,7 мкм, ширина клеток – 28,1 мкм (табл. 1).

Площадь поверхности клетки палисадного мезофилла равна 7,81 тыс.мкм², а губчатого мезофилла – 3,21 тыс.мкм². Число клеток палисадного мезофилла в единице площади листа (81,3 тыс.см²) в 2 раза больше числа клеток губчатого мезофилла (34,7 тыс.см²). Объем клеток палисадного мезофилла составил 50,58 тыс.мкм³, объем клеток губчатого мезофилла – 16,46 тыс.мкм³ (рис. 1).

Число хлоропластов в клетках палисадного мезофилла составляет 165 шт., губчатого мезофилла – 66 шт. А число хлоропластов в единице площади листа у

клеток палисадного мезофилла равно $21,7 \text{ млн.см}^2$, у клеток губчатого мезофилла – $13,4 \text{ млн.см}^2$. Объем клетки, соответствующий одному хлоропласту (КОХ) в клетках палисадного мезофилла равен $306,5 \text{ мкм}^3$, а в клетках губчатого мезофилла – $249,4 \text{ мкм}^3$ (рис. 2).

Таблица 1. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Salicornia perennans*

Показатель	<i>Salicornia perennans</i>	
	Клетки палисадной ткани	Клетки губчатой ткани
Длина, мкм	76,8	35,7
Ширина, мкм	25,5	28,1
Объем клетки, мкм ³	50,58	16,46
Площадь поверхности клетки, тыс.мкм ²	7,81	3,21
Число клеток в единице площади листа, тыс.см ²	81,3	34,7
Число хлоропластов в клетке, шт	165	66
Число хлоропластов в единице площади листа, млн.см ²	21,7	13,4
Индекс мембран клеток (ИМК), см ² /см ²	6,3	1,1
Индекс мембран хлоропластов (ИМХ), см ² /см ²	2,9	0,5
КОХ, мкм ³	306,5	249,4

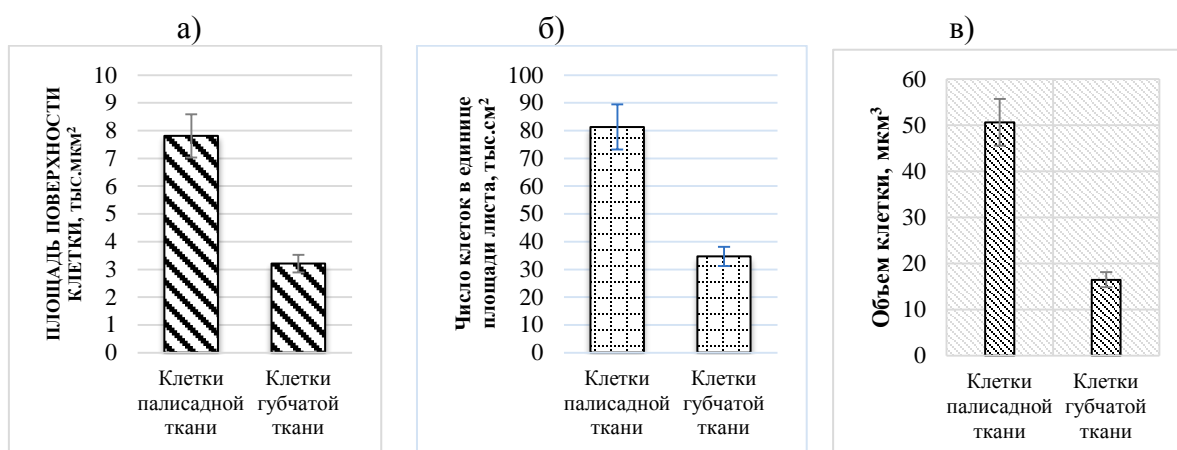


Рис. 1. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Salicornia perennans*:

а) площадь поверхности клетки, тыс.мкм²;

б) число клеток в единице площади листа, тыс.см²; в) объем клетки, мкм³

Индекс мембран клеток палисадного мезофилла ($6,3 \text{ см}^2/\text{см}^2$) больше почти в 6 раз клеток губчатого мезофилла ($1,1 \text{ см}^2/\text{см}^2$). А индекс мембран хлоропластов в клетках палисадного мезофилла составляет $2,9 \text{ см}^2/\text{см}^2$, в клетках губчатого мезофилла – $0,5 \text{ см}^2/\text{см}^2$ (рис. 3).

Halocnemum strobilaceum – сильно ветвистый кустарничек. В основном это обитатель солончаков или солончаковых участков засоленных комплексов. Анализ размеров клеток мезофилла листа показал, что длина клеток палисадного мезофилла $48,7 \text{ мкм}$, ширина клеток $15,6 \text{ мкм}$. Длина клеток губчатого мезофилла – $22,0 \text{ мкм}$, ширина клеток – $15,3 \text{ мкм}$ (табл. 2).

Площадь поверхности клеток палисадного мезофилла ($2,74 \text{ тыс.мкм}^2$) в 1,5 раза больше площади клеток губчатого мезофилла ($1,1 \text{ тыс.мкм}^2$). Число клеток палисадного мезофилла в единице площади листа составляет $997,6 \text{ тыс.см}^2$, чис-

ло клеток губчатого мезофилла – 263,5 тыс.см². Объем клеток палисадного мезофилла составил 9,79 тыс.мкм³, объем клеток губчатого мезофилла – 3,26 тыс.мкм³ (рис. 4).

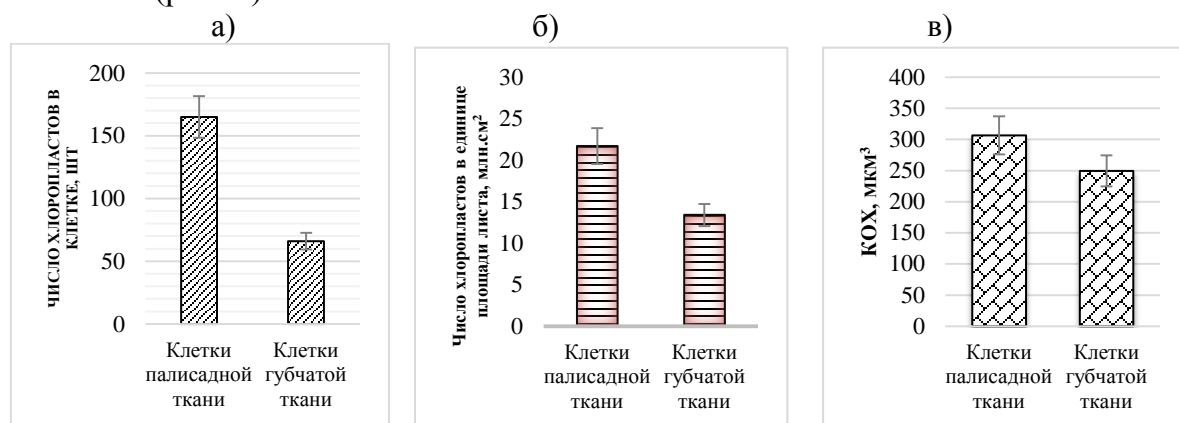


Рис.2. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Salicornia perennans*:

- а) число хлоропластов в клетках, шт;
 б) число хлоропластов в единице площади листа, млн.см²;
 в) объем клетки, соответствующие одному хлоропласту (КОХ), мкм³

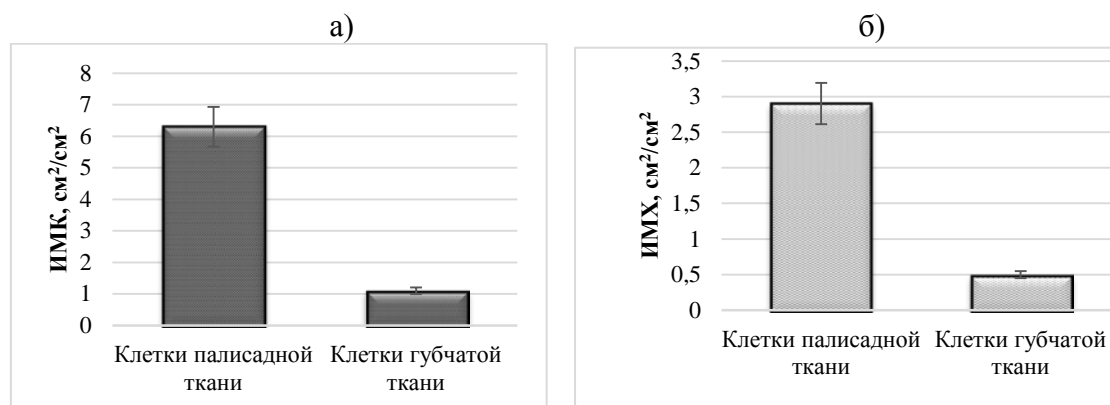


Рис. 3. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Salicornia perennans*:

- а) индекс поверхности наружных мембран клеток (ИМК), см²/см²;
 б) индекс поверхности наружных мембран хлоропластов (ИМХ), см²/см²

Таблица 2. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Halocnemum strobilaceum*

Показатель	<i>Halocnemum strobilaceum</i>	
	Клетки палисадной ткани	Клетки губчатой ткани
Длина, мкм	48,7	22,0
Ширина, мкм	15,6	15,3
Объем клетки, мкм ³	9,79	3,26
Площадь поверхности клетки, тыс.мкм ²	2,74	1,1
Число клеток в единице площади листа, тыс.см ²	997,6	263,5
Число хлоропластов в клетке, шт	42,85	29,25
Число хлоропластов в единице площади листа, млн.см ²	42,7	7,7
Индекс мембран клеток (ИМК), см ² /см ²	27,3	2,9
Индекс мембран хлоропластов (ИМХ), см ² /см ²	6,1	1,1
КОХ, мкм ³	228,5	111,5

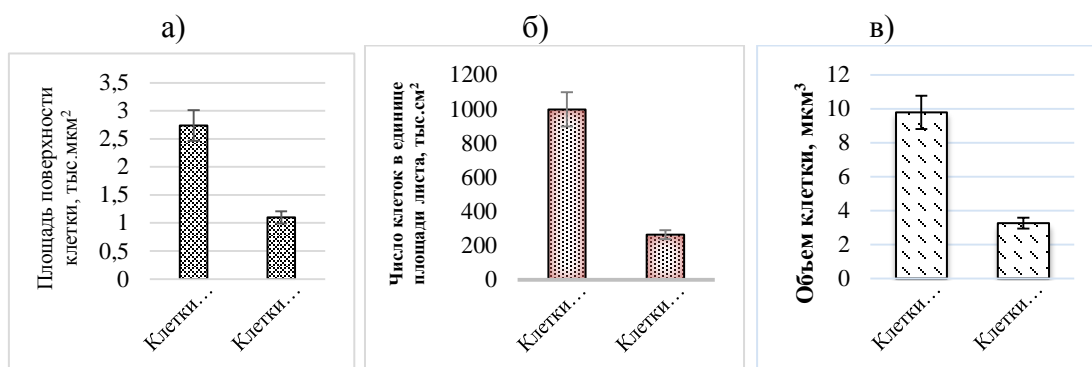


Рис. 4. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Halocnemum strobilaceum*:

- а) площадь поверхности клетки, тыс. мкм²;
 б) число клеток в единице площади листа, тыс. см²; в) объем клетки, мкм³

Число хлоропластов в клетках палисадного мезофилла составляет 42,85 шт., губчатого мезофилла – 29,25 шт. А число хлоропластов в единице площади листа у клеток палисадного мезофилла (42,7 млн. см²) в 5,5 раз больше клеток губчатого мезофилла (7,7 млн. см²). Объем клетки, соответствующий одному хлоропласту (КОХ) в клетках палисадного мезофилла равен 228,5 мкм³, а в клетках губчатого мезофилла – 111,5 мкм³ (рис. 5).

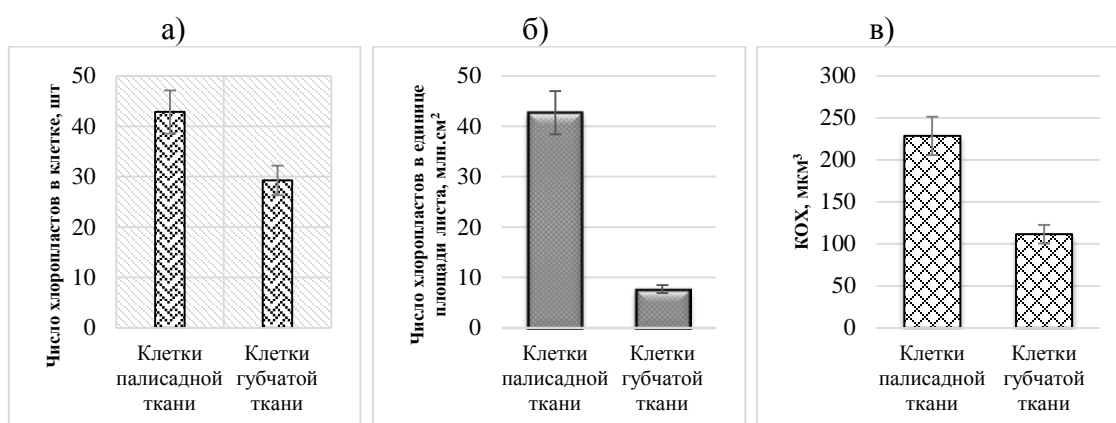


Рис. 5. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Halocnemum strobilaceum*:

- а) число хлоропластов в клетках, шт;
 б) число хлоропластов в единице площади листа, млн. см²; в) объем клетки, соответствующие одному хлоропласту (КОХ), мкм³

Индекс мембран клеток палисадного мезофилла составляет 27,3 см²/см², в клетках губчатого мезофилла – 2,9 см²/см². А индекс мембран хлоропластов в клетках палисадного мезофилла (6,1 см²/см²) в 5,5 раз больше клеток губчатого мезофилла (1,1 см²/см²) (рис. 6).

Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетических аппаратов исследуемых галофитов показал, что отличительной чертой мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Salicornia perennans* является существенно более низкое количество клеток мезофилла в единице площади листа – 116 тыс. на см² по сравнению с *Halocnemum strobilaceum*. Суммарное количество клеток в единице

площади листа у *Halocnemum strobilaceum* выше, что, по-видимому, объясняется более плотным сложением мезофилла листа, чем у *Salicornia perennans* (рис. 7).

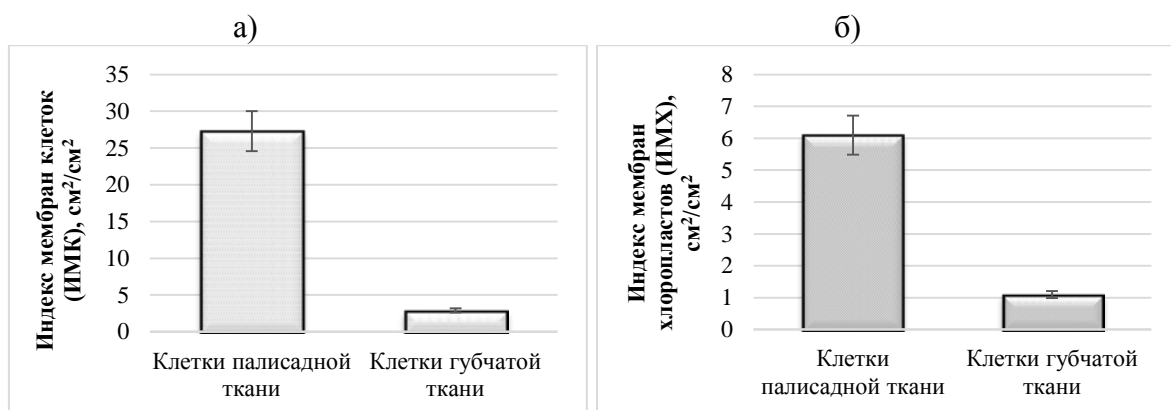


Рис. 6. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Halocnemum strobilaceum*:

- а) индекс поверхности наружных мембран клеток (ИМК), см²/см²;
- б) индекс поверхности наружных мембран хлоропластов (ИМХ), см²/см²

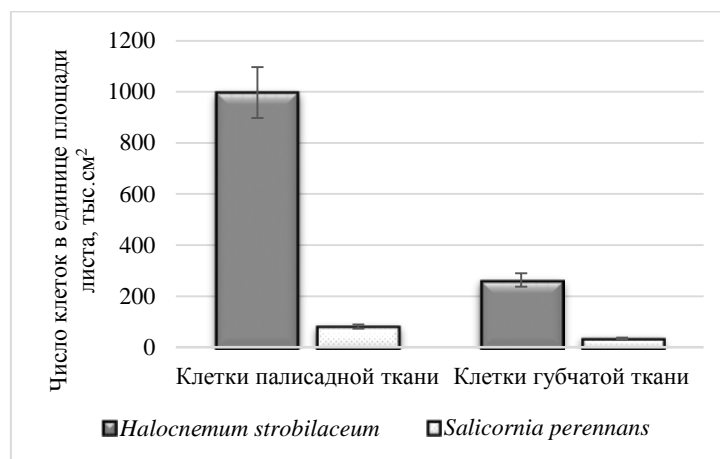


Рис. 7. Число клеток в единице площади листа в клетках палисадной и губчатой тканях *Halocnemum strobilaceum* и *Salicornia perennans*

Клетки палисадного мезофилла содержат больше хлоропластов, чем клетки губчатого мезофилла как у *Salicornia perennans*, так и у *Halocnemum strobilaceum*. В клетках палисадного мезофилла *Halocnemum strobilaceum* хлоропластов больше в 1,5 раза, чем в клетках губчатого мезофилла. Эти различия небольшие, что свидетельствует о близкой фотосинтетической активности двух типов мезофилла. Свет, проникающий вглубь мезофилла до губчатого мезофилла, имеет сильно измененный спектральный состав, и хлоропласты, по-видимому, хорошо адаптированы к этим изменениям. Близкое содержание хлоропластов свидетельствует о существенном вкладе как палисадной, так и губчатой паренхимы в общую продуктивность фотосинтеза (рис. 8).

Анализ количественных показателей ассимиляционного аппарата, показал, что объем клеток палисадного и губчатого мезофилла, а также число хлоропластов в листьях *Salicornia perennans* больше, что обеспечивает более высокую фотосинтетическую способность этого вида в данных условиях произрастания (рис. 9).

В губчатых тканях исследуемых растений значения КОХ выше, чем в палисадной, что свидетельствует о ее водозапасающей функции, вызванной засолением субстрата (рис. 10).

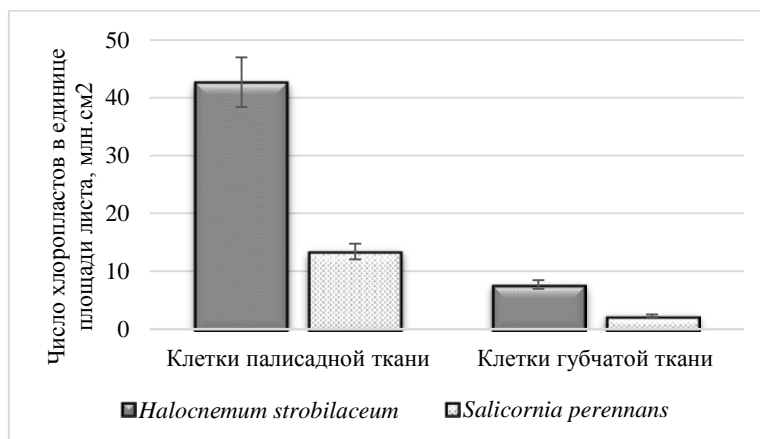


Рис. 8. Число хлоропластов в единице площади листа в клетках палисадной и губчатой тканях *Halocnemum strobilaceum* и *Salicornia perennans*

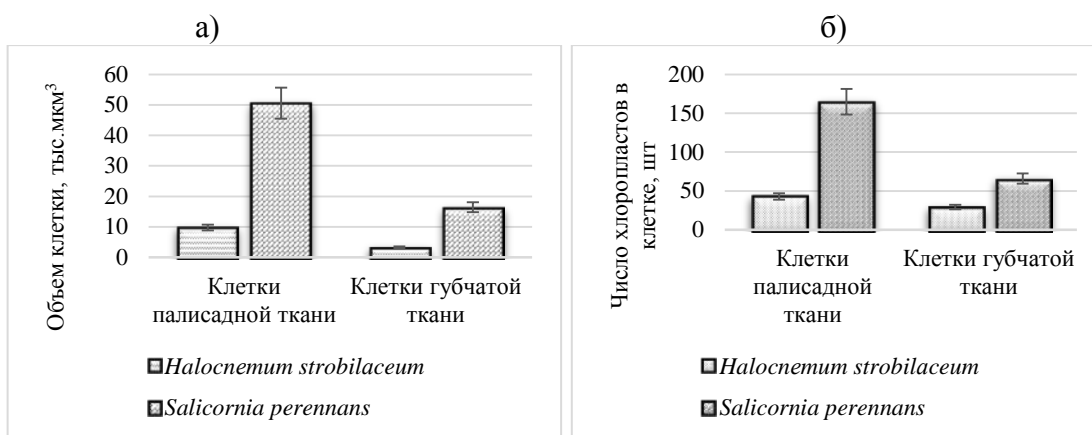


Рис. 9. Показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата *Halocnemum strobilaceum* и *Salicornia perennans* в клетках палисадной и губчатой тканях:
 а) объем клетки, тыс.мкм³;
 б) число хлоропластов в клетке, шт

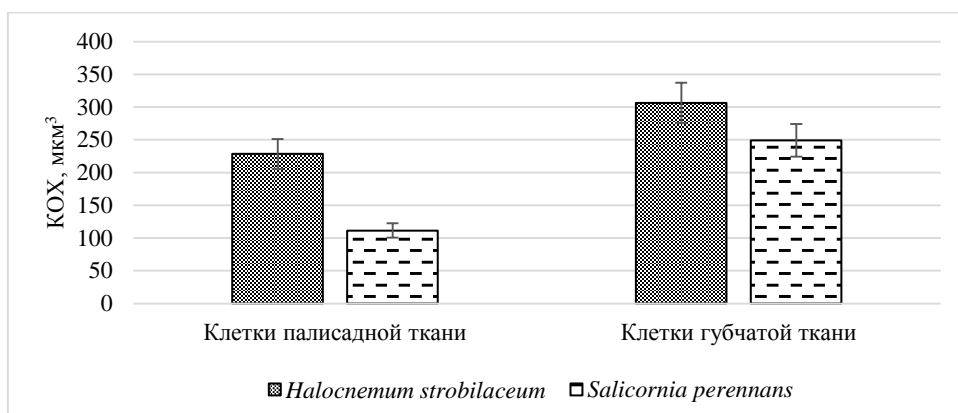


Рис. 10. Объем клетки, соответствующий одному хлоропласту палисадной и губчатой тканях *Halocnemum strobilaceum* и *Salicornia perennans*

Показатель ИМК имеет важное функциональное значение, поскольку характеризует развитие наружных мембран клеток. Сравнительный анализ показал, что показатель ИМК *Halocnemum strobilaceum* в 2–5 раз больше, чем у *Salicornia perennans*. Это объясняется тем, что у *Salicornia perennans* низкая концентрация числа клеток и хлоропластов в единице площади листа (рис. 11).

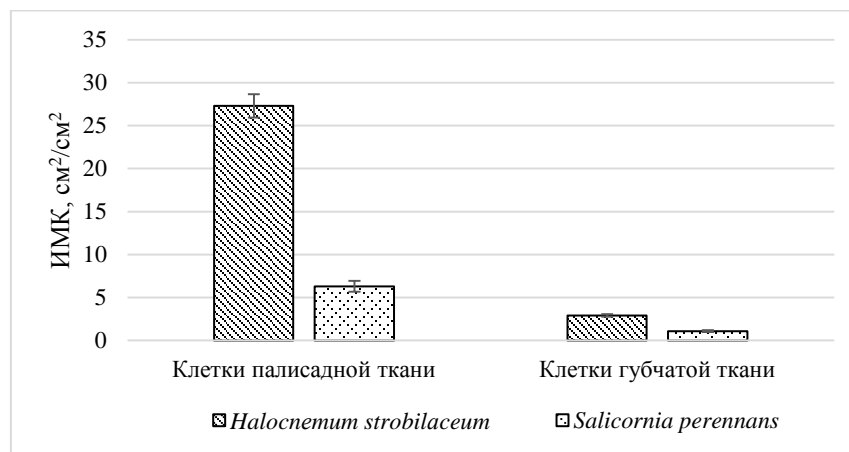


Рис. 11. Индекс поверхности наружных мембран клеток палисадной и губчатой тканях *Halocnemum strobilaceum* и *Salicornia perennans*

ИМК и ИМХ тесно взаимосвязаны и положительно коррелируют между собой. При сравнении значений показатель ИМХ у *Salicornia perennans* примерно вдвое меньше, чем у *Halocnemum strobilaceum*, что позволяет предположить у этого вида большее мезофильное сопротивление диффузии углекислоты и меньшие скорости фотосинтеза в расчете на единицу поверхности листа (рис. 12).

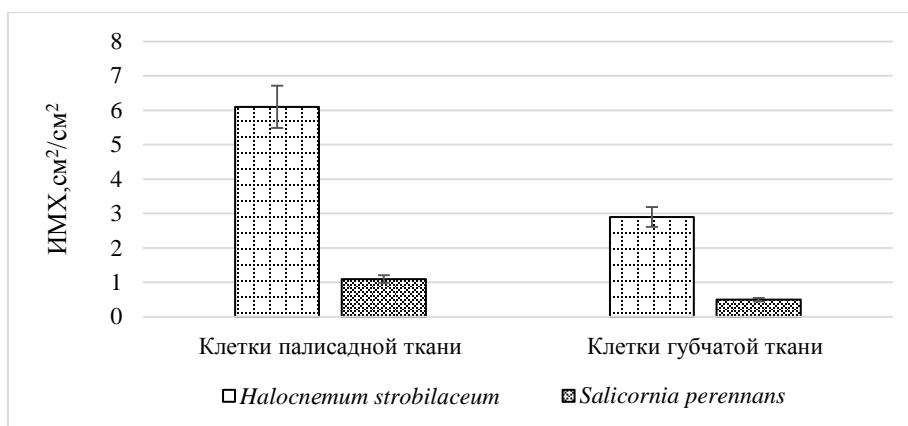


Рис. 12. Индекс поверхности наружных мембран хлоропластов в клетках палисадной и губчатой тканях *Halocnemum strobilaceum* и *Salicornia perennans*

Низкие значения этих показателей могут ограничивать скорость газообмена растений.

ВЫВОДЫ

1. У *Salicornia perennans* высокая фотосинтетическая способность в данных условиях произрастания, чем у *Halocnemum strobilaceum*. Это обеспечивается большим объемом клеток мезофилла, а также числом хлоропластов в листьях. У *Halocnemum strobilaceum* наблюдалась близкая фотосинтетическая активность

двух типов мезофилла, так как у этого вида близкое содержание хлоропластов в клетках палисадной и губчатой тканях.

2. У исследуемых галофитов выявлены низкие показатели ИМК и ИМХ, что свидетельствует об ограничении скорости газообмена растений.

3. У *Salicornia perennans* и *Halocnemum strobilaceum* клеточный объем хлоропласта в клетках губчатых тканей больше, что свидетельствует о ее водозапасающей функции, вызванной засолением субстрата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзенкова Р.А., Храмцова Е.В. Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений. Екатеринбург: Уральский государственный университет, 2006. 25 с.

Красная книга Новосибирской области. Новосибирск: Арта, 2008. 528 с.

Мокронос А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск. 1978. С. 5-30.

Моренко М.О. Галофиты Алтайской горной системы на примере семейства Маревые (*Chenopodiaceae*). Томск: Биологические науки, 2006. С. 222-223.

Строгонов Б.П. Физиологические основы солеустойчивости растений при разнокачественном засолении. М.: АН СССР, 1962. 366 с. – **Строгонов Б.П.** Солеустойчивость растений. М.: АН СССР, 1967. С. 270-325. – **Строгонов Б.П.** Структура и функция клеток растений при засолении. М.: Наука, 1970. – 315 с.

Чудина Л.А., Орлова Н.В. Физиология устойчивости растений. Пермь: Пермский университет, 2006. 124 с.

Шамсутдинов З.Ш., Савченко И.В., Шамсутдинов Н.З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. М.: РАСХН, 2000 391 с.

Nesterov V.N., Bogdanova E.S., Rozentsvet O A. Biochemical Aspects of Ecology of Endemic Species Suaeda Eltonica Pjin // Internet: <http://www.auris-verlag.de> 2016. P. 6-11.