УДК 588. 132 +526. 53 + 632. 112

# ОСНОВИ СОЛЕСТІЙКОСТІ РОСЛИН ТА МЕТОДИ ЇЇ ВИВЧЕННЯ

Пюрко О.Є., аспірант, Мусієнко М.М., д.б.н., професор, член-кор. УААН, *Казаков Є.О., к.б.н., доцент, *Христова Т.Є., к.б.н., доцент

*Київський національний університет ім. Тараса Шевченка*
**Мелітопольський державний педагогічний університет*

Проблема практичного використання засолених грунтів (ЗГ) у сільськогосподарському виробництві набуває особої актуальності для зон ризикованого землеробства у зв'язку з глобальною аридизацією клімату та значним поширенням посушливих і засолених регіонів [1…3].

Українське Приазов'я та суміжні території розташовані в степовій зоні і характеризуються помірно-континентальним кліматом з м'якою зимою (морози дорівнюють –12 – 15 °С) та сухим спекотним літом (температура в тіні часто перевищує +40 °С) з коефіцієнтом зволоження менше одиниці та періодичними повітряними і грунтовими посухами (П) [4,5]. Наявність морської акваторії (Азовське море, Молочний лиман) та інтенсивне випаровування обумовлюють ЗГ узбережжя хлоридами (NaCl) та сульфатами натрію ($Na_2SO_4$), обмеженість культурної та бідність і специфічність природної флори [6,7]. Вагомий негативний внесок здійснює нераціональне штучне зрошення, яке сприяє ЗГ і виведенню із сільськогосподарського виробництва значних площ [8,9]. Найбільш ефективними прийомами боротьби з ЗГ є: промивання їх прісною водою; розсолення за допомогою рослин, які накопичують у своєму організмі значні кількості солей (фіторозсолення); вирощування на ЗГ солестійких рослин; використання ЗГ під природні луки та пасовиська. Доцільність проведення кожного заходу визначається економічною ефективністю, і тому найбільш широко застосовуються останні два [10].

Рослини, які пристосовані до існування на ЗГ, називаються галофітами і поділяються на такі групи:

- евгалофіти, які накопичують у тканинах до 10% солей по відношенню до вмісту води (Salicornia europaea L.);
- криногалофіти, які поглинуті солі виділяють особливими солевидільними залозами (Tamarix ramosissima Ledeb.);
- глікогалофіти, які підтримують високий осмотичний тиск у клітинах за рахунок фотоасимілятів (Artemisia arenaria DC.) [11].

При наявності значної кількості публікацій у цій галузі (близько 60 монографій та понад 5500 статей) багато питань стосовно особливостей життєдіяльності галофітів залишаються дискусійними. Запропоновано ряд гіпотез загибелі рослин при підвищенні концентрації солей у субстратах. Деякі автори вважають, що загибель глікофітів на ЗГ обумовлюється відсутністю в достатній кількості доступної води. Інші дослідники припускають, що при ЗГ домінує токсичний ефект іонів, або в тканинах накопичуються токсичні продукти обміну. Не виключено, що загибель рослин визивається отруєнням тканин надлишками шкідливих метаболітів. Останнім часом показано, що головною причиною загибелі рослин є дефіцит калію, кальцію та порушення фосфорного обміну при надлишку іонів $Na^+$ та $Cl^-$ у тканинах рослин. Заслуговує на увагу колоїдно-біологічна теорія солестійкості рослин, яка базується на адаптаційно-пристосувальних перебудовах фізіолого-біохімічних процесів у рослин при ЗГ. Специфічність флори таких грунтів обумовлюється концентрацією та хімічним складом солей [12, 13].

У теоретичному і практичному планах велику цінність представляє встановлення ряду токсичності лужних катіонів та галогенів-аніонів для більшості рослин: $Cs^+ > Li^+ > Rb^+ > Na^+ < K^+$

$$^{v}Cl^- < Br^- < F^- < I^-.$$

Особливе положення калію в цьому ряді визначається його біологічною цінністю та фізіологічною багатогранністю [14].

Індивідуальні особливості росту та розвитку рослин визначаються генетичною програмою, ступінь реалізації якої в значній мірі залежить від умов середовища, зокрема ЗГ. Вплив останнього проявляється на всіх рівнях організації, починаючи з молекулярного і закінчуючи фітоценозом. Різноманіття "реакцій-відповідей" у рослин лежить в основі їх пристосування до умов існування і проявляється не тільки в структурних (анатомо-морфологічних (АМ), а і функціональних (фізіолого-біохімічних (ФБ)

адаптаційних перебудовах (АП), які потребують певних матеріальних та енергетичних витрат. Цим обумовлені зміни в інтенсивності та напрямку всіх процесів життєдіяльності: фотосинтезу (Ф), дихання (Д), водного режиму (ВР), мінерального живлення (МЖ), росту і розвитку (РР) та формування врожаю (Вр) [15].

На клітинах пшениці в суспензійній культурі показано, що при дії хлориду натрію в них відбуваються кількісні та якісні зміни в білковому складі. Виявлено збільшення вмісту поліпептиду з молекулярною масою 56 кД і появу солеіндукованих поліпептидів з молекулярною масою 35 та 38 кД [16]. Одночасно на проростках пшениці встановлена різна чутливість біомембран до сольового та водного стресів. Так, компонент повільної флуоресценції, характеризуючий електрохімічний градієнт протонів, більш чутливий до сольового (дія проявляється через 30 хвилин), ніж осмотичного (зміни спостерігаються через 120 хвилин) стресу, при цьому білковий спектр тілакоїдів змінюється в основному при дії NaCl і супроводжується появою нових електрофоретичних зон в області 38 та 49 кД з одночасним зникненням білків 16 та 25 кД [17].

Не зважаючи на важливу роль кореневих систем у пристосуванні рослин до ЗГ, найбільш кардинальні і значні АМ і ФБ АП відбуваються в надземних вегетативних органах, які безпосередньо контактують з повітряною фазою зовнішнього середовища і здійснюють газообмін у процесах фотосинтезу, дихання та транспірації [18,19]. Для більшості галофітів характерна кранц-анатомія з великим ступенем модифікацій будови мезофілу та всі види відомих механізмів біохімічної фіксації $CO_2$, органічне поєднання яких створює складний адаптаційно-пристосувальний синдром, завдяки компартментації, специфічності зв'язування $CO_2$, особливостям біосинтезу та транспорту фотопродуктів, майже відсутності фотодихання, продуктивного використання води та багатьом іншим. На основі АМ АП Carolin із співавторами [20] виділили чотири основні типи кранц-анатомії в родині Chenopodiaceae: атриплексоїдний, кохіоїдний, сальзолоїдний та сведоїдний, які аналогічні загальним кранцевим типам дводольних рослин, запропонованих раніше [21,22]. У функціонально-біохімічному аспекті галофітам характерні всі види $C_4$ фотосинтезу: НАДФ-МДГ; НАД-МДГ; ФЕП-КК; НАДФ-НАД-МДГ; та КМТ, завдяки яким формується їх біопродуктивність [23,24].

Вода, як фактор зовнішнього середовища та складовий компонент внутрішньої будови рослини, у галофітів відіграє надзвичайно важливу роль, особливо її метаболічний фонд (МФД), який регулює інтенсивність фотосинтезу на субстратному рівні і виступає найбільш слабким конкурентом серед інших водопотребуючих процесів. Взагалі, існування рослин на ЗГ можливе лише за умов поглинання води з грунтовного розчину при наявності осмотичного градієнта. Збільшення останнього у рослин відбувається як за рахунок поглинання солей із зовнішнього середовища (активного при низьких концентраціях, та пасивного при високих), так і збільшення долі мономерів (цукрів, органічних кислот, амінокислот та ін.) утворених у біосинтетичних (фотосинтез) та гідролітичних (дихання) процесах. При цьому іони солей накопичуються в основному у вакуолях, а для підтримання хімічної (донанівської) рівноваги і пониження її рівня в клітині, акумуляція органічних метаболітів відбувається в цитоплазмі і пул останніх формується за рахунок зниження темпів росту та перерозподілу в клітині енергетичних і матеріальних ресурсів [25].

Ця думка знаходить підтвердження в змінах інтенсивності, типу та напрямку засвоєння $CO_2$, ефективності фотосинтетичного та окислювального фосфорилування, співвідношення основних складових важливіших процесів: світлової (АТФ/НАДФ – $H_2$) та темнової (різноманіття продуктів) стадій фотосинтезу; дихання росту, дихання підтримки та адаптації; інтенсивності водообміну та продуктивності використання води; дінамики та темпів формування біопродуктивності та багатьох інших. Так, на пристосування до ЗГ у Suaeda prostrata Pall. енергетичні витрати дорівнюють 10%, а у Salicornia europaea L. – 21,7% від загального енергетичного фонду дихання. Це супроводжується певним затриманням ростових процесів, зниженням долі дихання росту при одночасному підвищенні складової дихання підтримки, зменшенням біологічної продуктивності, яке на 30% обумовлюється зниженням дихання і на 70% - пригніченням фотосинтезу [12].

Численність адаптаційно-пристосувальних перебудов у галофітів до засолення обумовлюють і використання широкого спектра методів для всебічного вивчення процесів їх життєдіяльності. Стійкість рослин до засолення є важливим інтегральним показником, який не має своїх одиниць вимірювання і тому характеризується у відносних значеннях інших показників, динамічна зміна яких у найбільшій мірі адекватна ступеню засолення. Для вивчення солестійкості рослин використовуються як прямі, так і опосередковані методи. Перші передбачають безпосереднє вирощування рослин на засоленому субстраті. Найбільш широко використовуються такі методи:

- лабораторні (культура ізольованих тканин, отримання проростків у чашках Петрі, кюветах та іншому посуді);
- захищеного грунту (вирощування рослин з програмованою регуляцією одного або декількох факторів);

- вегетаційні (вирощування рослин у вегетаційних посудинах різної конструкції на певних поживних сумішах);
- вегетаційно-польові (поєднання вегетаційних методів з польовими);
- польові (дрібно - ділянкові, крупно - ділянкові, комбіновані), детальне описання яких наведено в роботах [26…29].

Опосередковані методи передбачають реєстрацію змін певного параметра в дослідних рослин відносно рослин контролю в результаті ЗГ або при вирощуванні рослин на підвищеній концентрації солей у ґрунті. Опосередковано солестійкість рослин визначають за:

- швидкістю та ступенем розкриття продихів [30,31];
- наявністю та швидкістю плазмолізу в клітинах (за П.А. Генкелем) [32];
- концентрацією клітинного соку та значенням хімічного потенціалу [33];
- властивостями протоплазми, біоелектричним та енергетичним потенціалами [34] та багатьом іншим ознакам.

Останнім часом широко застосовуються методи комплексної оцінки солестійкості рослин на основі кореляційних змін АМ (кранц-анатомія та її модифікації) та ФБ (шляхи фіксації $CO_2$) параметрів, адаптаційно-пристосувальні зміни яких забезпечують виживання рослин в аридних та несприятливих умовах середовища. У зв'язку з тим, що ріст найбільш чутливий до дії факторів середовища, солестійкість рослин ми пропонуємо визначати за змінами ростових процесів під дією засолення згідно з математичним виразом:

$СС = [(в_д - а_д)/ а_д*100]/[(в_к - а_к)/ а_к*100)]$, де:

СС – солестійкість рослин у % відносно контролю, або іншого сорту, гібриду, виду;

$а_д$, $а_к$ – вихідні значення параметра в досліді (д) та контролі (к);

$в_д$, $в_к$ – кінцеві значення параметра в досліді (д) та контролі (к);

100 – коефіцієнт переводу значень у % [15];

Якщо відношення дорівнює одиниці, то засолення не впливає на ростові процеси в рослини і остання є солестійкою.

Наведений матеріал дозволяє стверджувати, що для вивчення особливостей життєдіяльності галофітів придатні більшість відомих методів анатомо-морфологічного аналізу та реєстрації фізіолого-біохімічних процесів на всіх рівнях організації рослинного організму. Ступінь вивченості окремих параметрів значно розрізняється, але на основі вже відомої інформації розроблена класифікація галофітів за анатомо-морфологічними ознаками [20,21], визначені типи фіксації $CO_2$ і встановлена можливість їх переключення залежно від умов існування [35…37], у загальних рисах розроблені моделі продуктивності [38,39].

Таким чином, знання АМ та ФБ АП у галофітів дозволяють констатувати ступінь ЗГ, визначати різноманіття та життєві форми рослинності фітоценозів, оцінювати можливість використання їх у сільськогосподарському виробництві та значення при оцінці екологічного стану конкретного регіону не тільки на сьогодення, а і на далеке майбутнє.

## ЛІТЕРАТУРА


1. Білик Г.І. Рослинність засолених грунтів України. – Київ: АН УРСР, 1963. – 299 с.
2. Гончарова Э.А., Драговцев В.А. Системный подход к стресс - устойчивости и адаптации генофонда культурных растений в трудах профессора Г.В. Удовенко (1929 –1999 гг.) // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, №6. – С. 965-968.
3. Пьянков В.И., Мокроносов А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, №4. – С. 515-531.
4. Казаков Є.О., Христова Т.Є., Казакова С.М. Посухостійкість рослин та проблема її вивчення // Питання біоіндикації та екології. – 2000. – Вип. 5. - №1. – С. 3-12.
5. Пюрко О.Є., Мусієнко М.М., Христова Т.Є. Проблема галофітизму та методи її вивчення // Тези міжнародної конференції "Проблеми сучасної екології" (20 – 22 вересня, 2000р., Запоріжжя). – 2000. – С. 117.
6. Котов С.В. Механизмы конкурентных взаимодействий в моноценозах Salicornia europaea L. // Тези міжнародної конференції "Проблеми сучасної екології" (20-22 вересня, 2000р., Запоріжжя). – 2000. – С. 102.

7. Разнополов О.М., Пюрко О.Є. Эколого-физиологические особенности галофитной растительности Приазовья. // Тези міжнародної конференції “Проблеми сучасної екології” (20-22 вересня, 2000р., Запоріжжя). – 2000. – С. 118.

8. Гуляев Б.И. Очерк направлений экофизиологии // Итоги науки и техники. Ботаника. – Москва. - 1984. – 5. – С. 3-138.

9. Тарчевский И.А. Фотосинтез и засуха. – Казань: Изд-во Казан. ун-та,. 1964. – 198 с.

10. Шахов А.А. Солестойкость растений. – М.: Издательство АН СССР. 1956. - 421 с.

11. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. – К.: Вища школа. 1995. – 503 с.

12. Семихатова О.А., Иванова Т.И., Юзина О.С. Дыхательная цена произрастания растений в условиях засоления // Физиология растений. - 1993. – Т. 40, №4. – С. 558-566.

13. Строганов Б.П. Метаболизм растений в условиях засоления. - М.: Наука, 1973. – 50 с.

14. Кабанов В.И. Физиология галофитов и гликофитов при засолении среды хлористым натрием. Автореф.дис... д-ра биол. наук: 03.00.12 / Моск. ин-т физиологии растений. – К., 1985. – 63 с.

15. Строганов Б.П., Кабанов В.В., Шевякова Н.И., Лапина Л.П., Комизерко Е.И., Попов Б.А., Достанова Р.Х., Приходько Л.С. Структура и функции клеток растений при засолении. – М.: Наука, 1970. – 318 с.

16. Серазетдинова Л.Д., Полимбетова Н.С., Лесова Ж.М., Жуловчинова С.О., Каниев Б.К., Аликулов З.А., Карабаев М.П., Жардемали Ж.К. Действие хлорида натрия и полиэтиленгликоля в различных концентрациях на рост суспензионной культуры клеток пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. – 2000. – Т. 22, №4. – С. 302-308.

17. Ганиева Р.А., Курбанова И.М., Дадашева С.В. Флюоресценция хлорофилла и полипептидный состав тилакоидов при воздействии NaCl и полиэтиленгликоля на проростки пшеницы // Физиология и биохимия культур. растений. – 2000. – Т. 22, №4. – С. 273-278.

18. Глаголева Т.А., Вознесенская Е.В., Кольчевский К.Г., Козарян Н.И., Пахомова М.В., Чулановская М.В., Гамалей Ю.В. Структурно-функциональная характеристика галофитов Араратской долины // Физиология растений. - 1990. – Т. 37. - Вып. 6. – С. 1080-1089.

19. Глаголева Т.А., Зейналова М.Г., Гамалей Ю.В. Структурно-функциональные особенности суккулентных пустынных растений из семейства Chenopodiaceae // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 70, № 39. – С. 1175-1185.

20. Carolin R.C., Jacobs S.W.L., Vesk M. Kranz Cells and Mesophyll in the Chenopodiales // Aust. J. Bot. – 1978. – Vol.26. – P. 683-698

21. Вознесенская Е.В., Гамалей Ю.В. Ультраструктурная характеристика листьев с кранц-анатомией // Ботанический журнал. - 1986. – Т. 71, №10. – С. 1231-1307.

22. Гамалей Ю.В. Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70, №10. - С. 302-1313.

23. Биль К.Я., Любимов В.Ю., Демидова Р.Н., Гадемов Т. Ассимиляция $CO_2$ растениями семейства Chenopodiaceae с тремя типами автотрофных тканей в листьях // Физиология растений. – 1981. – Т. 28. - Вып.6. – С. 1119-1128.

24. Гамалей Ю.В., Вознесенская Е.В., Структурно-биохимические типы $C_4$ – растений // Физиология растений. – 1986. – Т. 33. - Вып. 4. –С. 802-818.

25. Журавлёва Н.А. Механизм устьичных движений, продукционный процесс и эволюция. – Новосибирск: Наука, 1992. – 140 с.

26. Евлаков П.М., Кичитов В.К., Каспарова И.С. Автоматизованая гидрокопная установка для выращивания растений в условиях экологического стресса // Докл. АН Тадж. ССР. – 1986. – Т. 29, № 11. – С. 690-692.

27. Казаков Є.О. Пристрій для автоматизованого поливу рослин в вегетаційних дослідах з урахуванням їх індивідуальних водовитрат // Физиология и биохимия культур. растений. – 1999. – Т. 31, №5. – С. 392-396.

28. Казаков Є.О. Методологічні основи постановки експерименту з фізіології рослин. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 272 с.

29. Казаков Е.А., Казакова С.М. Учебно-научный комплекс по физиологии растений // 2ой съезд Всесоюзного общества физиологов растений. (Минск, 24-29 сентября, 1990г.). Тезисы докл. – М.: Вып. 5.4, 1992. z. 2 - С.85.

30. Гуляев Б.И., Шведова О.Е. Устьичный порометр и его использование для оценки состояния листового аппарата // Физиология и биохимия культурных растений. – 1984. – Т. 16, №5. – С. 504-506.

31. Давыдов В.А. Простой метод получения эпидермальных отпечатков с помощью органического стекла и клейкой ленты // Физиология растений. – 1991. –Т. 38. - Вып. 3. – С. 605-609.

32. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. –М.: Наука, 1982. – 280 с.

33. Кармадонов Ю.К. Прибор для определения осмотического давления в микрообъёмах жидкостей // Физиология и биохимия культур. растений. – 1986. – Т. 18, №1. – С. 91-93.

34. Григорюк И.А., Ткачёв В.И., Савинский С.В., Мушенко Н.Н., Петренко Н.И., Шведова О.Е. Методы исследования и способы оценки устойчивости растений к засухе и высокой температуре. – К.: Знання, 1999. – 90 с.

35. Пьянков В.И., Артюшева Е.Г., Дж. Эдвардс. Формирование $C_4$ –синдрома в листьях и семядолях Kochia scoparia и Salsola collina, Chenopodiaceae // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, №4. – С. 527-542.

36. Пьянков В.И., Вознесенская Е.В., Кузьмин А.Н., Демидов Э.Д., Васильев А.А., Дзюбенко О.А. $C_4$ – фотосинтез высокогорных видов Памира // Физиология растений. – 1992. – Т. 39. - Вып. 4. – С. 658-670.

37. Пьянков В.И., Кузьмин А.Н., Демидов Э.Д., Маслов А.И. Разнообразие биохимических путей фиксации $CO_2$ у растений семейств Poaceae и Chenopodiaceae аридной зоны Средней Азии // Физиология растений. – 1992. –Т. 34, №4. – С. 645-657.

38. Биль К.Я. Экология фотосинтеза. – М.: Наука, 1993. – 224 с.

39. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // Фотосинтез и продукционный процесс. –М.: Наука, 1988. - С. 5-28.