

Морфологические и физиолого-биохимические особенности адаптации кальцефитов рода *Hedysarum*

О. А. РОЗЕНЦВЕТ¹, Е. С. БОГДАНОВА¹, Г. Н. ТАБАЛЕНКОВА², С. Н. РОЗИНА³

¹Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003, Тольятти, ул. Комзина, 10

²Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982, Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28

³Самарский национальный исследовательский университет им. академика С. П. Королева
443086, Самара, Московское шоссе, 34
E-mail: cornales@mail.ru

Статья поступила 24.03.2021

После доработки 12.04.2021

Принята к печати 19.04.2021

АННОТАЦИЯ

Исследованы морфологические и физиолого-биохимические особенности адаптации двух видов кальцефитов *Hedysarum grandiflorum* Pall. и *Hedysarum gmelinii* Ledeb. Растения *H. gmelinii* произрастали на более увлажненном и засоленном почвенном субстрате. Листовые параметры растений *H. grandiflorum* характеризовались большей толщиной, площадью и содержали существенно больше воды по сравнению с листьями *H. gmelinii*. Удельная плотность поверхности листа *H. gmelinii* в 1,5 раза выше, чем у *H. grandiflorum*. Пигментный фонд *H. grandiflorum* более обогащен хлорофиллами. Уровень перекисного окисления липидов в клетках растений *H. grandiflorum* ниже за счет большей (более чем в два раза) активности ферментов – каталазы, пероксидазы, полифенолксидазы. Липиды листьев *H. grandiflorum* отличались большей насыщенностью жирных кислот (ЖК) (46,0 % от суммы ЖК), чем *H. gmelinii* (31,5 %), но концентрация α -линоленовой кислоты в листьях *H. gmelinii* в 1,5 раза выше, чем у *H. grandiflorum*. Сделан вывод, что существование кальцефитных растений в своеобразных почвенно-климатических условиях накладывает специфические морфологические и физиолого-биохимические особенности даже у близкородственных видов *H. grandiflorum* и *H. gmelinii*.

Ключевые слова: *Hedysarum grandiflorum*, *Hedysarum gmelinii*, жирные кислоты, пигменты, ферменты, элементный состав.

Растения-кальцефиты представляют собой уникальную малоизученную группу растений, эволюционно приспособленных к существованию на почвах, богатых кальцием [Попова и др., 2012; Демина и др., 2016]. Помимо специфических почвенных условий рас-

тения подвергаются постоянному воздействию ветров, высокой температуры воздуха, избыточной инсоляции, чему способствует и отражение падающего светового потока меловыми массами с высоким альбедо [Escudero et al., 2014]. Растительный покров, формирующийся

на карбонатных почвах, состоит преимущественно из светлюбивых ксерофитов, стелющихся по наклонной поверхности благодаря хорошо развитой корневой системе [Новикова и др., 2019; Ильина и др., 2020]. В частности многие виды многочисленного рода *Hedysarum* L. (более 200 видов) (Fabaceae) формируют ценопопуляции на разнообразных карбонатных субстратах: от обнажений мела, мергеля и карбонатных глин до литосолей карбонатных и слабо развитых дерново-карбонатных почв [Попова и др., 2012].

Особенностью растений рода *Hedysarum* является наличие ксероморфных признаков [Ильина и др., 2020], наиболее существенные среди которых – густое опушение и мелкие размеры листьев [Лаврентьев, Болдырев, 2017]. Последнее свойство связано с короткой стадией деления клеток и быстрой дифференциацией тканей в процессе онтогенеза [Карнаухова и др., 2018]. Особенностью растений данного рода является также способность ускорять или замедлять жизненный цикл в течение онтогенеза. Показано, что большинство особей *Hedysarum grandiflorum* Pall. развивается в нормальном и ускоренном темпе, а *H. gmelinii* Ledeb. – в нормальном и замедленном [Ильина, 2013]. Различия между этими близкородственными видами не ограничиваются только способностью к изменению темпа онтогенеза. Оба вида являются светлюбивыми, травянистыми многолетниками, по отношению к субстрату – кальцефитами, произрастают в условиях карбонатных грунтов с недостаточной увлажненностью [Лаврентьев, Болдырев, 2017]. *H. grandiflorum* – ксерофит, предпочитает открытые пространства с разреженным травостоем. Произрастает в каменистых степях, по кустарниковым опушкам, на склонах известняковой, меловой, доломитовой, мергелистой литологии [Красная книга ..., 2017]. Этот вид чаще всего встречается в верхних частях склонов и на вершинах холмов.

В свою очередь растения *H. gmelinii* являются мезоксерофитами. Они произрастают небольшими, но иногда обильными группами как в каменистых известняковых степях, так и на мергелистых и меловых склонах в средней и нижней частях, реже на вершинах холмов, на задернованных почвах с плотным или разреженным травостоем [Красная кни-

га..., 2017; Ильина и др., 2020]. В последнем случае создаются более благоприятные условия в отношении влаги и температуры, что способствует большему прорастанию семян и развитию молодых растений [Ильина, Митрошенкова, 2017; Ильина и др., 2020].

Можно предположить, что видовая экологическая специализация связана со структурно-метаболическими особенностями данных видов кальцефитов. Наиболее полную информацию о свойствах этой специфической группы растений можно получить из анализа их функциональных признаков, и особенно параметров листьев. Под функциональными признаками растений понимают морфологические, структурные или физиологические показатели, тесно связанные с основными жизненными функциями растений. Например, масса листа на единицу площади – удельная плотность поверхности листа (УППЛ), толщина и оводненность листа отражают адаптацию функционирования фотосинтеза к преобладающим условиям окружающей среды и нацелены на обеспечение требуемого уровня поглощения CO₂ [Ivanova et al., 2018]. Они контролируются такими переменными окружающей среды, как радиация, водоснабжение, температура, соленость, питательные вещества и др. Величина УППЛ может существенно изменяться как на межвидовом, так и внутривидовом уровне [Ivanova et al., 2018].

Содержание и качественный состав пигментов также определяются условиями окружающей среды [Esteban et al., 2015; Дымова, Головкин, 2019; Иванов и др., 2020]. Показано, что в наибольшей степени условия среды оказывают влияние на содержание хлорофилла (Хл) в массе листа, чем на качественный состав пигментов. Пигменты интегрированы в мембраны хлоропластов и связаны с белками реакционных центров и светособирающих комплексов (ССК). Ремоделирование состава липидов и их жирных кислот (ЖК) обеспечивает динамические и структурные свойства мембран и участвует в приспособлении растений к различным неблагоприятным условиям окружающей среды [Kobayashi, 2016; Liu et al., 2019]. Важную роль при адаптации растений к действию неблагоприятных факторов среды играет регуляция про-/антиоксидантного метаболизма клетки. Индукция окислительных процессов оценивается по перекисно-

му окислению липидов (ПОЛ), а элементами антиоксидантной системы являются ферменты антиоксидантной защиты, такие, как, например, каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза [Demidchik, 2015; Rozentsvet et al., 2017].

Цель работы состояла в выявлении морфологических и физиолого-биохимических особенностей близкородственных видов кальцефитов *H. grandiflorum* и *H. gmelinii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Шигонском районе Самарской обл. в пределах южной оконечности Сингелеевских гор. Образцы растений отбирали на площадках размером 20 × 20 м.

Растения вида *H. gmelinii* произрастали на меловых обнажениях верхней части склона юго-восточной экспозиции (53°29'66" с. ш., 49°00'61" в. д.), покрытого разреженным травостоем. Фитоценотический состав представлен ассоциацией *Thymus dubjanskyi* + *Anthemis troztkiana* + *Gypsophila Juzepczukii* [Новикова и др., 2019]. Растения *H. grandiflorum* произрастали в нижней части оврага степного склона на осыпях с выходом мелов (53°34'44" с. ш., 48°51'92" в. д.). Травостой также сильно разрежен и представлен преимущественно разнотравно-злаковым сообществом *Koeleria macrantha*, *Poa transbaicalica*, *Festuca valesiaca*, *Allium cretaceum*, *Atraphaxis frutescens*, *Bassia prostrata*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Hedysarum grandiflorum*, *Thymus dubjanskyi*, *Onosma volgensis*, *Chaenorhinum minus*, *Aster alpinus* [Шаронова, Курочкин, 2018].

Для измерения морфологических характеристик и биохимических опытов использовали свежие полностью сформированные листья, собранные с 15–20 растений, находившихся в фазе цветения и образования плодов, в первой половине июля 2019 г.

Из усредненной массы растений одного вида составляли три независимых пробы от 0,5 до 2 г сырой массы и использовали для анализов.

Одновременно отбирали пробы почвы на глубине 10–15 см для определения кислотности, влажности [Аринушкина, 1970]. Анализ минерального остатка почвенной вытяжки проводили в сертифицированной лаборатории ФГБУ САС “Самарская”.

Элементный состав листьев растений определяли в сухом размолотом материале после микроволнового разложения проб. Анализ выполняли с применением метода оптической эмиссионной спектроскопии с индуктивно связанной плазмой на приборе Spectro Ciroc CCD (“SPECTRO” Analytical Instruments, Германия) после минерализации проб 65%-й HNO₃ в присутствии H₂O₂. Измерение массовой доли углерода и азота в растениях проводили на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS-O) после сжигания пробы в реакционной кварцевой трубке, нагретой до 1000 °C в присутствии кислорода.

Удельную площадь поверхности листа определяли по формуле: УППЛ = M/S , где M – масса сухого вещества листовой пластинки, мг; S – площадь листовой пластинки, см² [Ivanova et al., 2018]. Толщину листа определяли с помощью электронного микрометра (“ST-02” People’s Republic of China).

Содержание воды в листьях растений определяли после высушивания при 60 °C до постоянного веса, рассчитывали как разницу между сырым и сухим весом и выражали в г/г сухой массы [Иванова и др., 2016].

Содержание пигментов определяли в ацетоновой вытяжке (90 %) на спектрофотометре ПромЭкоЛаб ПЭ-3000 УФ (Россия). Концентрацию хлорофиллов a и b (Хл a и b) измеряли при $\lambda = 662$ и 645 нм соответственно, каротиноидов (Кар) – при 470 нм. Расчет концентрации выделенных пигментов производили по методу [Lichtenthaller, 1987]. Долю Хл светособирающего комплекса (ССК) рассчитывали по формуле: $[(1,2 \text{ Хл } b + \text{Хл } b) / \Sigma(\text{Хл } a + \text{Хл } b)]$.

Активность ПОЛ в листьях оценивали по содержанию продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБК-РП), как описано в работе [Heath, Packer, 1968]. Определение ТБК-РП проводили спектрофотометрически на приборе ПромЭкоЛаб ПЭ-3000 УФ (Россия) при $\lambda = 532$ нм.

Активность ферментов определяли в сыром растительном материале: каталазы (ЕС.1.11.1.6) – по количеству разложившейся H₂O₂ [Королук и др., 1988]; пероксидазы (ЕС. 1.11.1.7) – согласно методу, основанному на определении скорости реакции окисления бензидина; полифенолоксидазы (ЕС. 1.10.3.1) – измерением оптической плотности продуктов реакции, образовавшихся при окислении пи-

рокатехина за определенный промежуток времени [Ермаков и др., 1987].

Метанолиз ЖК осуществляли кипячением в 5%-м растворе HCl в метаноле в течение одного часа. После охлаждения метиловые эфиры ЖК экстрагировали гексаном, затем эфиры анализировали на хроматографе Хроматэк Кристалл 5000.1 (Россия) в изотермическом режиме 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.

Статистическую обработку результатов анализов проводили с использованием программ STATISTICA 6.0 for Windows, Microsoft Excel 2007. Данные представлены как средние арифметические ($\bar{M}$) из трех биологических и аналитических повторностей и их стандартные ошибки (SE). Сравнение количественных характеристик данных проводили с использованием дисперсионного анализа (One-way ANOVA) с последующим использованием критерия Тьюки для сравнения средних значений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1 представлены результаты химического анализа почвы в местах произрастания кальцефитов *H. gmelinii* и *H. grandiflorum*. Почвы имеют одинаково высокий уровень pH, не различаются по содержанию анио-

нов и большинства катионов, за исключением калия. Вместе с тем почва в местах произрастания растений *H. gmelinii* в 1,4 и 1,5 раза соответственно более увлажнена и засолена в сравнении с почвой, на которой произрастали растения *H. grandiflorum*.

Анализ состава химических элементов показал, что углерод составляет значительную долю от массы листа. Его содержание в двух видах составляло 42–44 % от сухой массы (табл. 2). Содержание азота в листьях *H. grandiflorum* было на 30 % выше, чем в *H. gmelinii*, что может свидетельствовать о более активном функционировании фотосинтеза. В листьях этого же растения отмечено более высокое содержание фосфора и калия, в 2,6 и 1,6 раза выше по сравнению с *H. gmelinii*, но меньшее содержание кальция.

Листовые параметры растений *H. grandiflorum* характеризовались большими показателями толщины и площади (в 2,2 и 1,3 раза соответственно), чем листья *H. gmelinii*. Ассимилирующие органы *H. grandiflorum* на 30 % более оводнены, чем у *H. gmelinii* (1,8 г/г сухой массы) (табл. 3). В результате показатель УППЛ, характеризующий морфофизиологические свойства растения, у *H. gmelinii* в 1,5 раза выше, чем у *H. grandiflorum*.

Наряду с морфометрическими параметрами обнаружено, что суммарное содержание Хл в листьях *H. grandiflorum* было в 1,3 раза выше, чем в листьях *H. gmelinii* (рис. 1). При

Т а б л и ц а 1
Характеристика почвы в местах произрастания представителей рода *Hedysarum*

Параметр	<i>H. gmelinii</i>	<i>H. grandiflorum</i>
pH	8,4	8,3
Влажность, %	4,8*	3,5
Соленость (мг/100 г почвы)	150*	100
Содержание легкорастворимых солей мМоль/100 г почвы		
CO ₃	<0,1	<0,1
HCO ₃	0,9	0,8
Cl	0,2	0,2
SO ₄	0,1	0,1
Ca	0,8	0,8
Mg	0,3	0,3
Na	0,2	0,2
K	0,14*	0,06

* Статистически достоверные различия между вариантами опытов ($p < 0,05$).

Т а б л и ц а 2

Элементный состав фитомассы листьев представителей рода *Hedysarum* (мг/г сухой массы)

Элемент	<i>H. gmelinii</i>	<i>H. grandiflorum</i>
Углерод	428,0 ± 15,0*	448,0 ± 16,0
Азот	23,6 ± 2,0*	31,0 ± 3,0
Фосфор	0,8 ± 0,1*	2,0 ± 0,2
Калий	6,0 ± 0,6*	10,0 ± 1,0
Кальций	37,0 ± 11,0*	20,0 ± 6,0
Магний	4,7 ± 1,4	4,0 ± 1,2
Натрий	0,056 ± 0,01	0,072 ± 0,01

* Статистически достоверные различия между вариантами опытов ($p < 0,05$).

Т а б л и ц а 3

Морфометрические характеристики листьев представителей рода *Hedysarum*

Параметр	<i>H. gmelinii</i>	<i>H. grandiflorum</i>
Площадь листа, см ²	20,8 ± 1,8*	46,8 ± 3,7
Толщина листа, см	0,09 ± 0,01*	0,12 ± 0,01
УППЛ, мг/см ²	17,3 ± 1,5*	6,4 ± 0,5
Содержание воды г/г сухой массы	1,8 ± 0,2*	2,3 ± 0,2

* Статистически достоверные различия между вариантами опытов ($p < 0,05$).

этом концентрация Кар у двух видов была одинаковая. Обнаружены различия в соотношении форм пигментов. Так, в растениях *H. gmelinii* отношение Хл *a/b* было выше, чем в *H. grandiflorum*. Доля пигментов, локализованных в ССК, у растений *H. gmelinii* составляла 52,1 %, а у *H. grandiflorum* – 60,1 % от общего фонда зеленых пигментов. В листьях растений *H. grandiflorum* обнаружены более низкая доля Хл *b* и увеличенное содержание Кар по отношению к Хл.

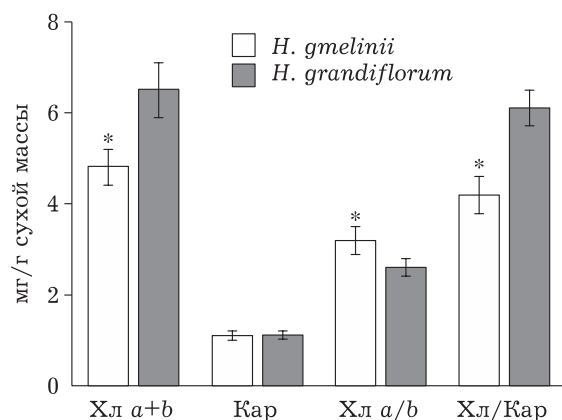


Рис. 1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях представителей рода *Hedysarum*. * – статистически достоверные различия между видами растений ($p < 0,05$)

В липидах листьев *H. grandiflorum* содержится больше насыщенных ЖК (НЖК) (46,0 % от суммы ЖК), чем у *H. gmelinii* (31,5 %), за счет большей доли пальмитиновой (29,6 %) и стеариновой (4,5 %) кислот (табл. 4). Основной вклад в ненасыщенность ЖК вносит α-линоленовая кислота. В листьях *H. gmelinii* концентрация этой кислоты в 1,5 раза выше, чем у *H. grandiflorum*.

Интенсивность ПОЛ принято рассматривать как один из показателей уровня окислительного стресса. Мы оценивали активность ПОЛ по накоплению в листьях ТБК-РП. Обнаружено, что их содержание в клетках растений *H. gmelinii* было в 1,3 раза выше, чем в растениях *H. grandiflorum* (рис. 2, а).

При этом активности пероксид утилизирующих ферментов – каталазы и пероксидазы, в листьях растений *H. gmelinii* были ниже в 3,9 и 2,6 раза соответственно, чем в листьях растений *H. grandiflorum* (рис. 2, б, в). Фермент полифенолоксидаза катализирует окисление как одноатомных, так и двухатомных фенолов [Taranto et al., 2017]. Активность этого фермента в листьях *H. grandiflorum*, так же как и двух предыдущих, многократно выше, чем в листьях *H. gmelinii* (рис. 2, г).

Содержание основных жирных кислот в листьях представителей рода *Hedysarum* (% от суммы ЖК)

Жирная кислота	<i>H. gmelinii</i>	<i>H. grandiflorum</i>
Пальмитиновая	19,1 ± 1,0*	29,6 ± 1,3
Стеариновая	3,5 ± 0,2*	4,5 ± 0,5
Пальмитолеиновая	1,4 ± 0,5*	3,4 ± 0,4
Олеиновая	6,5 ± 1,0	6,1 ± 1,1
Линолевая	10,1 ± 1,0	10,6 ± 0,9
Цис-вакценовая	–	1,5 ± 0,3
γ-Линоленовая	–	0,2 ± 0,1
α-Линоленовая	50,1 ± 2,0*	32,0 ± 1,3
НЖК	31,5 ± 1,5*	46,0 ± 1,5
ННЖК	68,0 ± 2,0*	53,9 ± 1,5

* Статистически достоверные различия между вариантами опытов ($p < 0,05$).

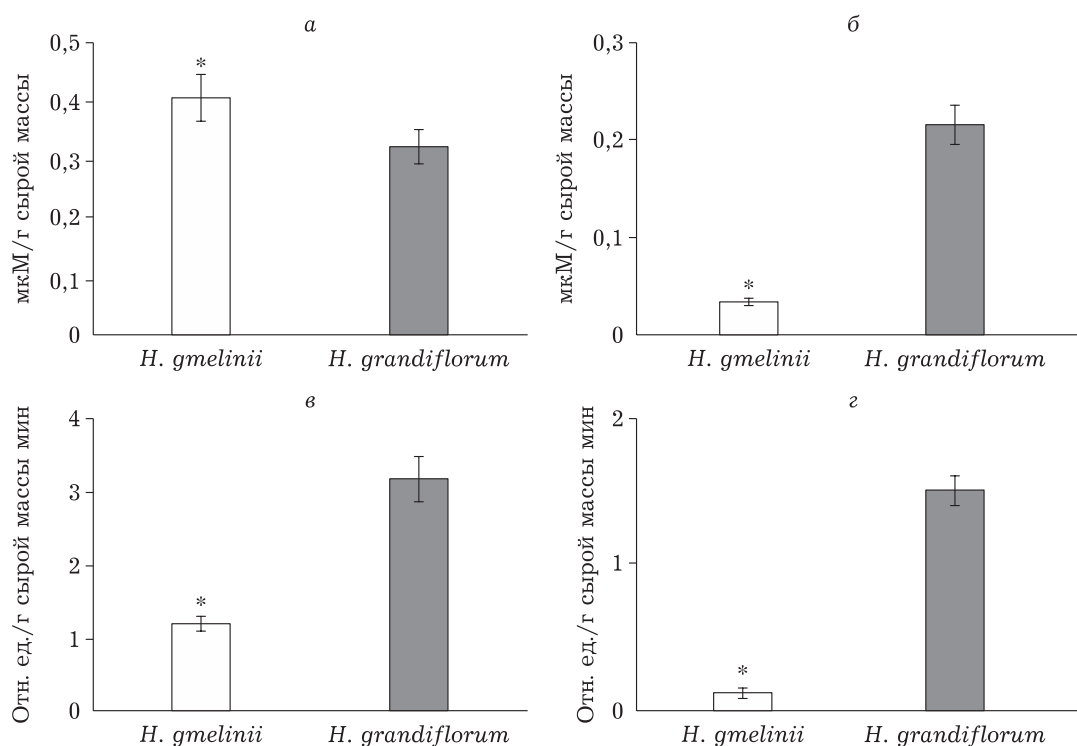


Рис. 2. Содержание продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (а), и ферментов каталазы (б), пероксидазы (в), полифенолоксидазы (г) в листьях представителей рода *Hedysarum*. * – статистически достоверные различия между видами растений ($p < 0,05$)

ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные представители рода *Hedysarum* произрастали в условиях, различающихся как по уровню влажности, так и засолению почвы, уровень засоления – 0,15–0,1 % от сухой массы – соответствует слабо- и среднезасоленным почвам [Засоленные почвы России, 2006]. Согласно данным ряда авторов,

растения рода *Hedysarum* тяготеют к засоленным почвам [Михляева, Худоногова, 2018; Ben Abdallah et al., 2018]. Например, растения *Hedysarum carnosum* могут произрастать в условиях умеренной солености [Kouas et al., 2010]. Результаты наших исследований подтверждают, что растения, произраставшие в условиях карбонатных грунтов, приуроче-

ны к умеренно-засоленным почвам и петрофитно-степному фитоценоотическому составу сообществ.

Элементный состав листьев растений имел существенные различия. Прежде всего это касается содержания макроэлементов. Азот и углерод относятся к числу наиболее важных элементов, входящих в состав растительной клетки [Табаленкова, Головки, 2010].

В листьях растений *H. grandiflorum* содержится больше азота, фосфора и калия – элементов, важных для выполнения фотосинтетической, энергетической и метаболической функций. Так, азот необходим для формирования ассимиляционной поверхности и обеспечения ее функциональной активности. Следует отметить, что для видов семейства Fabaceae характерны высокое содержание азота и повышенный уровень метаболической активности [Дымова, Головки, 2019]. Считается, что до 55 % ассимилированного в растительных тканях углерода используется в метаболизме азота [Семенов, 2020]. Фосфор входит в состав фосфопротеинов, нуклеиновых кислот, фосфолипидов, фосфорных эфиров сахаров, нуклеотидов, т. е. играет важную роль в энергетическом обмене клетки, поскольку именно в форме высокоэнергетических эфирных связей фосфора или пирогосфатных связей запасается энергия в живой клетке в виде сахара и крахмала [Протасова, Беляев, 2001]. Основная роль катионов калия заключается в поддержании определенного осмотического давления, удержании воды тканями и регуляции водного обмена. Кроме того, калий активирует ряд ферментов [Журова, Светличная, 2018]. Следовательно, повышенное содержание этих элементов может свидетельствовать о более активных метаболических процессах в листьях. Что касается кальция, то содержание данного элемента в листьях *H. gmelinii* и *H. grandiflorum* составляет 925 и 500 мкмоль/г сухой массы, что превышает средние значения для высших растений в среднем в 5 раз, и соответствует данным, полученным для других видов кальцефитов [Богданова и др., 2018].

Ассимилирующие органы исследованных видов растений различались по морфологическим параметрам. Например, величина УППЛ различается почти в 3 раза. Данный параметр представляет собой сумму удельных масс

функциональных, живых частей клеток и их механических компонентов, по соотношению вклада которых можно судить о функциональном состоянии растения в целом [Иванов и др., 2008, Васфилов, 2011]. Вариабельность УППЛ рассматривается как один из механизмов структурных преобразований, обеспечивающих рост и развитие растительного организма в разнообразных условиях среды. При дефиците воды УППЛ может увеличиваться, что связывают с уменьшением размеров клеток и увеличением плотности их упаковки, а также с усилением отложения крахмала из-за снижения скорости оттока ассимилянтов. Более высокий показатель УППЛ, обнаруженный в листьях *H. gmelinii*, сопряжен с низкой обводненностью тканей. Меньшая площадь листа *H. gmelinii* увеличивает тепловое рассеяние и снижает транспирационные потери [Ильина, Митрошенкова, 2017]. Эти морфологические особенности позволяют этому растению произрастать в более широком диапазоне экологических условий.

Различия в содержании пигментов в единице массы листа и в соотношении форм пигментов свидетельствуют о видовой специфичности. Растения *H. grandiflorum*, имеющие большую площадь листа, содержали больше фотосинтетических пигментов, чем *H. gmelinii*.

Функционирование пигментного комплекса тесно связано с физическим состоянием мембран. Липиды и их ЖК обеспечивают не только целостность мембран, а также поддерживают функциональную активность интегральных белков, вовлеченных в фотохимическую функцию, ионное гомеостатирование, электрон-транспортные и другие процессы [Kobayashi, 2016, Liu et al., 2019]. Известно, что α -линоленовая кислота является главной ненасыщенной ЖК высших растений. В зависимости от вида растений ее содержание может достигать 60 % от суммы ЖК [Torres-Franklin et al., 2009]. Высокая концентрация α -линоленовой кислоты в растениях *H. gmelinii* может существенно увеличивать “текучесть” мембран и позволяет клетке более успешно адаптироваться к различным факторам среды [Wang et al., 2017].

Различные стрессовые условия для фотосинтезирующих организмов способствуют активизации процессов окисления различными видами активных форм кислорода (АФК) (су-

пероксид, гидроксильные радикалы, пергидрокси- и алкоксирадикалы, синглетный кислород и пероксид водорода) [Demidchik, 2015]. Образование АФК обычно происходит в клеточных структурах, участвующих в активном переносе электронов, таких как хлоропласты, митохондрии, пероксисомы, апопласты и их мембраны [Asada, 2006]. Низкое накопление ТБК-РП в листьях растений *H. grandiflorum* регулировалось ферментативной антиоксидантной системой, которая отличается большей активностью и, вероятно, эффективно в сравнении с растением *H. gmelinii*.

Можно полагать, что выявленные особенности элементарного и биохимического состава листьев изученных растений вносят определенный вклад в формирование морфологического своеобразия видов и их способности адаптироваться к условиям произрастания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение морфологических и физиолого-биохимических параметров близкородственных видов кальцефитов *H. grandiflorum* и *H. gmelinii* позволило выявить особенности их адаптации к условиям произрастания. Для *H. gmelinii* приспособленность к произрастанию в умеренно-засоленных условиях выражалась в уменьшении площади к массе листа при его значительной удельной плотности и низком содержании воды. Высокий уровень ПОЛ при низкой активности ферментов антиоксидантной системы сопровождался накоплением α -линоленовой кислоты, которая способна существенно увеличивать “текучесть” мембран и, вероятно, повысить адаптационные возможности клетки. Все это позволяет *H. gmelinii* существовать в широком диапазоне экологических условий. Особенностью *H. grandiflorum* является большая листовая поверхность, низкий уровень ПОЛ за счет большей (более чем в 2 раза) активности ферментов – каталазы, пероксидазы, полифенолоксидазы. Следовательно, существование кальцефитных растений в своеобразных почвенно-климатических условиях накладывает специфические морфологические и физиолого-биохимические особенности даже у близкородственных видов *H. grandiflorum* и *H. gmelinii*.

Работа выполнена в рамках плана научных исследований в соответствии с государственным за-

данием (№ АААА-А17-117112040039-7), п/тема 1.8 “Изучение механизмов адаптации в регуляции устойчивости ресурсных видов растений в экосистемах в связи с прогнозируемым изменением климата” и частично – “Фототрофные организмы как компонент живой природы и индикатор климатических изменений” (№ АААА-А18-118012290132-0).

ЛИТЕРАТУРА

- Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 489 с.
- Богданова Е. С., Розенцвет О. А., Нестеров В. Н. Оценка физиологического состояния некоторых кальцефитов правобережья Средней Волги // Ботан. журн. 2018. Т. 103, № 11. С. 1390–1406.
- Васфиллов С. П. Анализ причин изменчивости отношения сухой массы листа к его площади у растений // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 436–454.
- Демина О. Н., Королюк А. Ю., Рогаль Л. Л. Кальцефитные степи Ростовской области // Растительность России. 2016. № 29. С. 21–45.
- Дымова О. В., Головкин Т. К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной таежной зоны европейской части северо-востока России // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 3. С. 198–206.
- Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Ярош Н. П., Луковникова Г. А. Методы биохимического исследования растений. Л.: Агропромиздат, 1987. С. 41–44.
- Журова В. Г., Светличная М. С. Изучение влияния ионов калия, кальция и магния на рост и развитие растений // Достижения науки и образования. 2018. № 14. С. 13–15.
- Засоленные почвы России. М., 2006. С. 13–14.
- Иванова Т. В., Майорова О. В., Орлова Ю. В., Кузнецова Э. И., Халилова Л. А., Мясоедов Н. А., Балнокин Ю. В., Цыдендамбаев В. Д. Ультраструктура и жирнокислотный состав липидов клеток вегетативных органов *Chenopodium album* L. в условиях солевого стресса // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 6. С. 783–795.
- Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Иванова Л. А. Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 3. С. 332–339.
- Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К., Золотарева Н. В., Калашникова И. В., Иванова Л. А. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 3. С. 278–288.
- Ильина В. Н. О биоэкологических особенностях копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall., Fabaceae) в Самарской области // Самар. науч. вестн. 2013. № 4. С. 78–80.
- Ильина В. Н., Митрошенкова А. Е. Распространение *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *H. grandiflorum* Pall. и *H. razoumovianum* Fisch. et Helm (Fabaceae) в Самарской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2017. Т. 26, № 3. С. 204–213.

- Ильина В. Н., Абрамова Л. М., Мустафина А. Н. Структура и состояние ценопопуляций редкого вида *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) в различных частях ареала // Самар. науч. вестн. 2020. Т. 9, № 1. С. 42–49.
- Карнаухова Н. А., Дорогина О. В., Селютин И. Ю. Анатомическое строение листа видов секции Gamotium Basin. рода *Hedysarum* L. (Fabaceae) Южной Сибири // Turczaninowia. 2018. Т. 21, № 4. С. 150–160.
- Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов / под ред. С. А. Сенатора, С. В. Саксонова. Самара: Изд-во Самар. гос. обл. академии, 2017. С. 120–121.
- Королук М. А., Иванова Л. И., Майорова И. Г., Токарев В. Е. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. 1988. № 1. С. 16–19.
- Лаврентьев М. В., Болдырев В. А. Характеристика местообитаний и адаптации к ним *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae, Dicotyledones) в южной части Приволжской возвышенности // Поволжск. экол. журн. 2017. № 1. С. 54–61.
- Михляева А. А., Худогова Е. Г. Экологические особенности *Hedysarum alpinum* L. в условиях Предбайкалья // Вестн. ИРГСХА. 2018. № 88. С. 36–44.
- Новикова Л. А., Саксонов С. В., Васюков В. М., Горлов С. Е., Сенатор С. А., Соловьева В. В. К изучению растительности памятника природы “Левашовская лесостепь” (Самарская область) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28, № 1. С. 81–91.
- Попова И. А., Плаксина Т. И., Куркин В. А., Рыжов В. М., Тарасенко Л. В. Рациональное использование видов рода *Hedysarum* L., произрастающих в Самарской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1. С. 2279–2281.
- Протасова Н. А., Беляев А. Б. Химические элементы в жизни растений // Соросовский образоват. журн. 2001. Т. 7, № 3. С. 25–32.
- Семенов В. М. Функции углерода в минерализационно-иммобилизационном обороте азота в почве // Агрохимия. 2020. № 6. С. 78–96.
- Табаленкова Г. Н., Головкин Т. К. Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2010. 231 с.
- Шаронова И. В., Курочкин А. С. Материалы о распространении на территории Самарской области видов растений и животных, внесенных в Красную книгу. Сообщение 3 (для Нефтегорского, Пестравского, Похвистневского, Сергиевского, Хворостянского, Шеналинского и Шигонского районов Самарской области) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 2. С. 189–226.
- Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // Plant Physiol. 2006. N 141. P. 391–396.
- Ben Abdallah H., Mai H. J., Slatni T., Fink-Straube C., Abdelly C., Bauer P. Natural variation in physiological responses of Tunisian *Hedysarum carnosum* under iron deficiency // Front. Plant Sci. 2018. Vol. 9.
- Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology // Environ. and Exp. Botany. 2015. Vol. 109. P. 212–228.
- Escudero A., Palacio S., Maestre F. T., Luzuriaga A. L. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets // Biol. Reviews. 2014. Vol. 90, N 1. P. 1–18.
- Esteban R., Barrutia O., Artetxe U., Fernandez-Marin B., Hernandez A., Garcia-Plazaola J. I. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach // New Phytologist. 2015. Vol. 206, N 1. P. 268–280.
- Heath R. L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // Arch. Biochem. Biophys. 1968. Vol. 125, N 1. P. 189–198.
- Ivanova L. A., Yudin P. K., Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Hölzel N. Quantitative mesophyll parameters rather than whole-leaf traits predict response of C₃ steppe plants to aridity // New Phytologist. 2018. Vol. 217, N 2. P. 558–570.
- Kobayashi K. Role of membrane glycerolipids in photosynthesis, thylakoid biogenesis and chloroplast development // J. Plant Research. 2016. Vol. 129. P. 565–580.
- Kouas S., Slatni T., Ben Salah I., Abdelly C. Eco-physiological responses and symbiotic nitrogen fixation capacity of salt-exposed *Hedysarum carnosum* plants // African J. Biotechnol. 2010. Vol. 9, N 44. P. 7462–7469.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
- Liu X., Ma D., Zhang Z., Wang S., Du S., Deng X., Yin L. Plant lipid remodeling in response to abiotic stresses // Environ. and Exp. Botany. 2019. Vol. 165. P. 174–184.
- Rozentsvet O., Kosobryukhov A., Zakhochiy I., Tabalenkova G., Nesterov V., Bogdanova E. Photosynthetic parameters and redox homeostasis of *Artemisia santonica* L. under conditions of Elton region // Plant Physiol. Biochem. 2017. Vol. 118. P. 385–393.
- Taranto F., Pasqualone A., Mangini G., Tripodi P., Miazzi M. M., Pavan S., Montemurro C. Polyphenol oxidases in crops: biochemical, physiological and genetic aspects // Int. J. Mol. Sci. 2017. Vol. 18, N 2. P. 1–16.
- Torres-Franklin M.-L., Repellin A., Huynh V.-B., d'Arcy-Lameta A., Zuily-Fodil Y., Pham-Thi A.-T. Omega-3 fatty acid desaturase (FAD3, FAD7, FAD8) gene expression and linolenic acid content in cowpea leaves submitted to drought and after rehydration // Environ. and Exp. Botany. 2009. Vol. 65, N 2-3. P. 162–169.
- Wang J., Juliani H. R., Jespersen D., Huang B. Differential profiles of membrane proteins, fatty acids, and sterols associated with genetic variations in heat tolerance for a perennial grass species, hard fescue (*Festuca trachyphylla*) // Environ. and Exp. Botany. 2017. Vol. 140. P. 65–75.

Morphological, physiological and biochemical characteristics of adaptation of calciphytes of the genus *Hedysarum*

O. A. ROZENTSVET¹, E. S. BOGDANOVA¹, G. N. TABALENKOVA², S. N. ROZINA³

¹Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS
445003, Toliatti, Komzina str., 10

²Institute of Biology of Komi Science Center of the Ural Branch of the RAS
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28

³Samara National Research University
443086, Samara, Moskovskoye shosse, 34
E-mail: cornales@mail.ru

The morphological and physiological biochemical features of calciphytes *Hedysarum grandiflorum* Pall. and *Hedysarum gmelinii* Ledeb are investigated. Plants *H. gmelinii* grown on a more moisturized and saline soil substrate. The leaf parameters of plants *H. grandiflorum* were characterized by a greater thickness, an area and contained significantly more water compared to the leaves of *H. gmelinii*. The leaf mass per unit area of *H. gmelinii* is 1.5 times higher than that of *H. grandiflorum*. Pigment foundation of *H. grandiflorum* is more enriched with chlorophylls. The level of lipid peroxidation in *H. grandiflorum* plant cells lower more than twice compare with *H. gmelinii*. The activity of enzymes catalase, peroxidase, polyphenoloxidase on the contrary it was higher in *H. grandiflorum*. In addition, *H. grandiflorum* leaf lipids were distinguished by a greater saturation of fatty acids (SFA) (46.0 % of the amount of SFA) than *H. gmelinii* (31.5 %), but the concentration of α -linolenic acid in the leaves of *H. gmelinii* 1.5 times higher than *H. grandiflorum*. It was concluded that the existence of calciphyte plants in peculiar soil-climatic conditions imposes specific morphological and physiological and biochemical features even among closely related species *H. grandiflorum* and *H. gmelinii*.

Key words: *Hedysarum grandiflorum*, *Hedysarum gmelinii*, elemental composition, enzymes, fatty acids, pigments.