

УДК 57: [574/577 +57.04]

ВЛИЯНИЕ ИОНОВ Cd^{2+} НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ГАЛОФИТА *SUAEDA SALSA*

© 2018 О.А. Розенцвет, В.Н. Нестеров, Е.С. Богданова, В.А. Розенцвет

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Статья поступила в редакцию 29.10.2018

Исследовано влияние ионов Cd^{2+} и $NaCl$ на структурные и функциональные параметры галофита *Suaeda salsa*. Установлено, что корни растений накапливали ионы металла в 38 раз больше, чем листья. Реакция пигментного фонда и липидов, ответственных за структуру мембран, на действия Cd^{2+} в лабораторных экспериментах была аналогична действию засоления почвы на растениях естественных условиях произрастания. Полученные данные позволяют заключить, что механизмы устойчивости к засолению и действию ионов Cd^{2+} у галофитов, во многом, реализуются за счет структурных перестроек мембранного аппарата и активации окислительных процессов.
Ключевые слова: *Suaeda salsa*, галофиты, засоление, кадмий, липиды, пигменты.

ВВЕДЕНИЕ

Галофиты являются экологически специализированными видами растений с высоким потенциалом биологической устойчивости к засолению. Несмотря на общее название, отражающее отношение к одному экологическому фактору, галофиты представляют крайне неоднородную группу растений, к которым относятся представители разных таксонов, жизненных форм, экологических типов, флор [1]. Принято разделять галофиты в зависимости от способности к накоплению/исключению солей на «соленакапливающие» – эугалофиты, «солевыделяющие» – криногалофиты, «соленепроницаемые» – гликогалофиты и псевдогалофиты. Устойчивость галофитов к $NaCl$ связана с разнообразными физиологическими и молекулярными механизмами. К ним относятся: ограничение поступления ионов; выделение соли через железки; накопление соли в вакуолях; участие ферментов и низкомолекулярных соединений в противостоянии окислительному стрессу антиоксидантной защите [2-4]. Многие из этих механизмов обнаруживаются и у растений, проявляющих высокую устойчивость к ионам тяжелых металлов (ТМ) [5, 6].

В настоящее время существуют работы, свидетельствующие о способности галофитов накапливать большие концентрации тяжелых металлов (ТМ) [7]. Существует определенная аналогия в классификации галофитов по признаку накопления ТМ: аккумуляторы; индикаторы; исключатели. При этом о степени и характере накопления и распределению металлов по органам растений можно судить по индексу транслокации (отношение содержания металла в надземной части к его содержанию в корнях). Одни виды являются фитоэкстракторами (содержание ТМ больше в листьях), другие – фитостабилизаторами почвы (содержание ТМ больше в корнях). Это дает основание предполагать использование галофитов в технологиях фиторемедиации засоленных почв и загрязненных ТМ [8].

Одним из потенциальных кандидатов для этих целей являются растения *Suaeda salsa* сем. Chenopodiaceae. Это типичный эугалофит, произрастает на засоленных почвах при большом диапазоне минерализации почвенного раствора. В работах авторов [9, 10] приводятся данные, согласно которым растения *S. salsa* способны произрастать на почвах, содержащих не только значительные концентрации металлов, но и нефтепродукты. Побеги *S. salsa* могут содержать ионы Cu^{2+} , Cr^{3+} , Pb^{2+} и As^{2+} в концентрации 100, 40, 5 и 2 мг/г сухой массы. Показано также, что клетки корней накапливают ионы Cd^{2+} через неселективные Ca^{2+} -каналы, локализованные в мембранах клеток корней [11]. Результаты полевых исследований показали, что данный эугалофит прекрасно адаптируется к сильно загрязненной среде, коэффициент покрытия растениями составляет более 60%, что способствует постепенному восстановлению растительного покрова и загрязненных земель [4, 10].

Среди металлов Cd^{2+} относится к высокотоксичным элементам. Значение данного металла

Розенцвет Ольга Анатольевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник.

E-mail: olgarozen55@mail.ru

Нестеров Виктор Николаевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник.

E-mail: nesvik1@mail.ru

Богданова Елена Сергеевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник.

E-mail: cornales@mail.ru

Розенцвет Виктор Александрович, доктор химических наук, ведущий научный сотрудник.

E-mail: rozentsvet@mail.ru

для растений до конца не установлено, но известно, что в небольших концентрациях ионы металла могут стимулировать рост растений [12]. Фитотоксичность проявляется в нарушении активности ферментов, торможении фотосинтеза, нарушении транспирации, а также ингибировании восстановления NO_2 до NO . Ионы Cd^{2+} являются антагонистами ряда элементов питания (Zn , Cu , Mn , Ni , Se , Ca , Mg , P) [13].

Одним из общих проявлений токсического действия NaCl и ТМ является изменение свойств биомембран, вызванных нарушением баланса между генерацией и утилизацией активных форм кислорода, что становится причиной окисления липидов. В результате меняются барьерные и защитные функции мембран, их проницаемость, меняется водный баланс растений; изменяются фотосинтетические процессы [14]. Реакции фотосинтетического аппарата и состояние мембран – важных составляющих адаптационного потенциала на действие NaCl и ТМ, у растений галофитов остаются мало изученными.

Цель работы – провести сравнительный анализ влияния Cd^{2+} и NaCl на параметры фотосинтетического аппарата и структурные компоненты мембран *S. salsa*. В задачу исследования входило изучение пигментного фонда, интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) и состава липидов мембран.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были листья растений *S. salsa*, выращенные в лабораторных условиях, и дикорастущих (Sw) растений, собранных в естественных условиях произрастания в приустьевых участках рек бассейна оз. Эльтон (Волгоградская обл.) в 2012–2015 гг. Содержание соли (NaCl) в почве исследованного района составляло 5–30 г/л. Температура воздуха в период исследования варьировала в интервале $+30$ – $+40^\circ\text{C}$, а интенсивность солнечной радиации в полдень достигала $2000 \text{ мкмоль/м}^2 \text{ с}^{-1}$.

Постановка эксперимента. Семена *S. salsa* высевали в сосуды с песком, полив осуществляли питательным раствором Робинсона: $(\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}, \text{KNO}_3, \text{KH}_2\text{PO}_4, \text{MgSO}_4, \text{H}_2\text{BO}_4, \text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}, \text{Na}_2, \text{MnCl}_2 \times 4\text{H}_2\text{O}, \text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}, \text{CuSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}, \text{MoO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O})$. Растения выращивали при температуре 20 – 22°C при освещенности $1200 \text{ мкмоль/м}^2 \text{ с}^{-1}$. Одновозрастные растения разделяли на две группы: контрольные (SK) и опытные образцы (SCd). К опытным растениям в течение 10 дней добавляли раствор, содержащий $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$ до достижения конечной концентрации 200 мкг/л .

Для каждого вида анализов отбирались листья, из усредненной массы составляли три независимых биологических пробы по $0,5$ – 2 г сырой массы.

Количество ТМ в тканях галофитов определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрометре «МГА-915» (Россия) после мокрого озоления [15].

Содержание ионов Na^+ определяли в сухом размолотом материале, после минерализации проб с применением метода оптической и эмиссионной спектроскопии с индуктивно связанной плазмой на приборе «SPECTRO CIROS-CCD» [16].

Экстракцию фотосинтетических пигментов проводили общепринятым методом с использованием охлажденного ацетона (90%). Определение концентрации проводили на спектрофотометре ПромЭкоЛаб ПЭ-3000 УФ (Россия) при длине волны $\lambda = 662, 645$ и 470 нм . Расчет концентрации хлорофиллов *a*, *b* (Хл *a*, *b*) и каротиноидов (Кар) производили по методу [17].

Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях растений оценивали по содержанию малонового диальдегида после реакции с тиобарбитуровой кислотой [14], определение проводили на спектрофотометре «Specol» (Германия) при длине волны 532 нм .

Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола (1:2) с одновременным механическим разрушением тканей. Разделение липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии [18]. Количество фосфолипидов (ФЛ) определяли по содержанию неорганического фосфора, гликолипидов (ГЛ) и нейтральных липидов (НЛ) – денситометрическим методом, используя программу «Денскан-04» (Ленхром, Россия). Хроматограммы анализировали в режиме параболической аппроксимации по градировочным зависимостям, используя моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ) и холестерин в качестве стандартов [14].

Метанолиз жирных кислот (ЖК) осуществляли кипячением в 5% -ном растворе HCl в метаноле. Полученные эфиры анализировали на хроматографе «Хроматэк Кристалл 5000.1» (Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром $0,25 \text{ мм}$ «RESTEK» (США). Температура колонки – 180°C , испарителя и детектора – 260°C , скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин .

Для оценки достоверности различий между разными видами использовали критерии Стьюдента при доверительном интервале $P < 0,05$. Значения в таблицах и рисунках представляют средние арифметические из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценка влияния NaCl на растения *S. salsa* в естественных условиях произрастания и ионов Cd^{2+} в условиях эксперимента не выявила каких-либо визуальных признаков, свидетельству-

ющих о токсичности этих двух абиотических факторов. По данным атомно-абсорбционной спектрометрии установлено, что общее содержание Cd^{2+} в почвенном субстрате, на котором выращивали экспериментальные растения, составляло 0,020 мг/г сухой массы почвы. В корнях *S. salsa* содержалось 0,12 мг/г Cd^{2+} , а в листьях – 0,0032 мг/г сухой массы, что в 38 раз ниже показаний, полученных для корней. Концентрация ионов Na^+ в листьях составляла 150,0 мг/г сухой массы.

Данные о влиянии $NaCl$ и ионов Cd^{2+} на оводненность тканей разных органов растений приведены на рисунке 1. Листья растений SK, SCd и Sw характеризовались высоким уровнем оводненности – 91,0–94,0% от сырой массы. В корневой части галофитов содержание воды было не только ниже в сравнении с листьями, но существенно различалась между контрольными образцами, растениями, обработанными Cd^{2+} , и дикорастущими растениями. Так в растениях SK уровень оводненности соответствовал значению 82,1%. Внесение Cd^{2+} в почву приводило к снижению данного параметра в корнях растений SCd в 1,2 раза. Аналогичные результаты были получены и для корней растений Sw, содержание воды в них в 1,3 было ниже, по сравнению с галофитами SK.

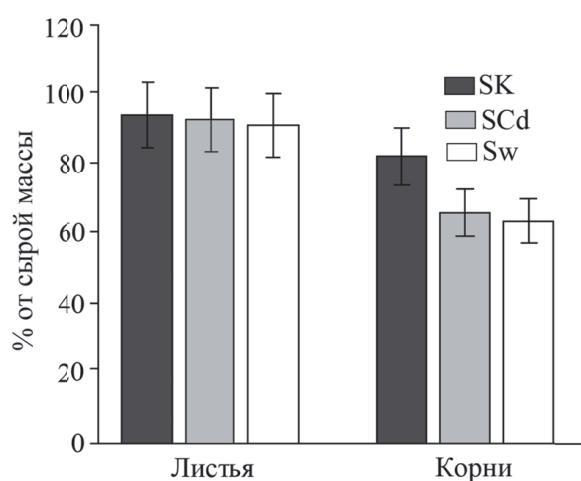


Рис. 1. Содержание воды в листьях и корнях *S. salsa*. Обозначения: SK – контроль, SCd – растения, выращенные на среде с добавлением Cd^{2+} , Sw – дикорастущие растения засоленных почв

Одним из основных параметров, характеризующих процесс фотосинтеза, является кон-

центрация пигментов. В листьях исследованных растений сумма зеленых пигментов составляла 0,17–0,49 мг/г сырой массы (табл. 1). Наибольшее содержание Хл и Кар отмечено у растений, выращенных на среде, содержащей Cd^{2+} . Галофиты, произрастающие в естественных условиях, характеризовались более низким содержанием фотосинтетических пигментов по сравнению с лабораторными растениями.

В листьях растений, выращенных на среде, содержащей ионы Cd^{2+} , отмечали двукратное увеличение интенсивности ПОЛ по сравнению с контролем, что свидетельствует об окислительном стрессе, вызванном действием ионов металла (Рис. 2). Аналогичные данные были получены и для Sw растений.

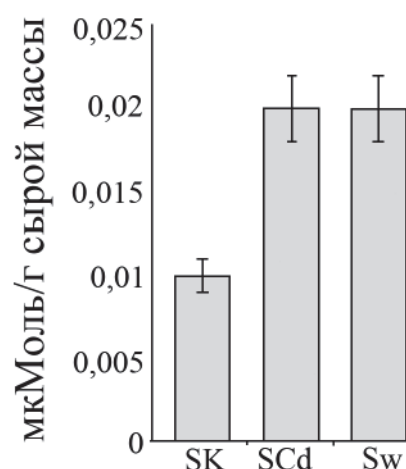


Рис. 2. Интенсивность перекисного окисления липидов в листьях *S. salsa*. Обозначения как на рис. 1

Суммарное содержание липидов в листьях исследованных растений составляло от 4,2 до 6,0 мг/г сырой массы. (Рис. 3 а). Для дикорастущих растений выявлено высокое содержание НЛ, за которыми следуют ГЛ и ФЛ, а в контрольных вариантах – ГЛ, затем НЛ и ФЛ. В присутствии Cd^{2+} увеличивалось содержание всех типов липидов (Рис. 3 а).

При этом наблюдали перестройки в составе основных компонентов, образующих мембраны тилакоидов. Так, в листьях SK растений они располагались в следующем порядке: МГДГ – 53,9%, дигалактозилдиацилглицерин (ДГДГ) – 33,9% и сульфолипид (СХДГ) – 12,2% (Рис. 3 б). В растениях SCd и Sw содержание МГДГ существенно

Таблица 1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях *S. salsa* (мг/г сырой массы).

Параметры	SK	SCd	Sw
Хл а	0,33±0,01	0,35±0,05	0,11±0,03
Хл б	0,12±0,02	0,14±0,01	0,05±0,01
Кар	0,09±0,01	0,10±0,01	0,04±0,01

Примечание: SK – контроль, SCd – растения выращенные на среде с добавлением Cd^{2+} , Sw – дикорастущие растения засоленных почв.

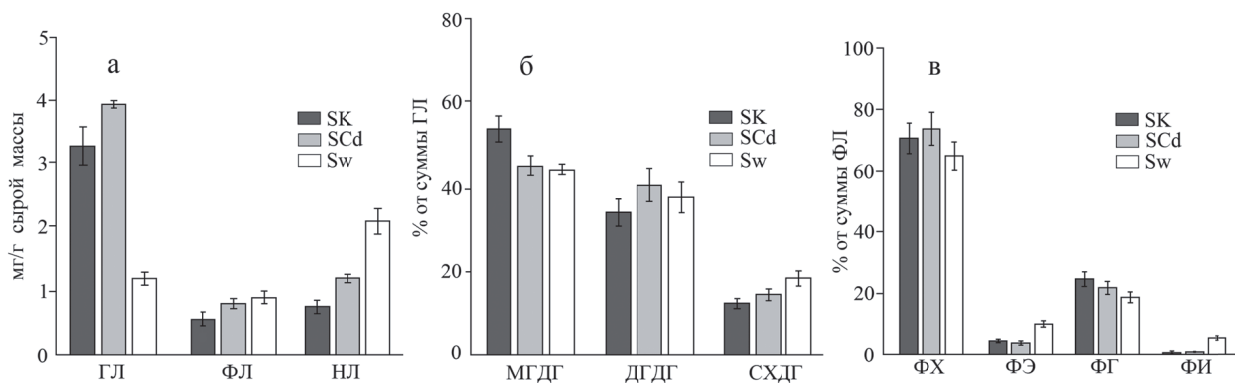


Рис. 3. Соотношение разных групп и содержание индивидуальных липидов листьев *S. salsa*. Обозначения как на рис. 1

снижалось, при этом увеличивалась доля ДГДГ и СХДГ. Подобные изменения в соотношении между МГДГ и ДГДГ рассматриваются, как ответная реакция на изменение факторов внешней среды.

Структурными компонентами плазмалеммы и эндоэпителиальной мембраны являются ФЛ. Среди них основную часть составляет фосфатидилхолин (ФХ). За ним следуют фосфатидил-глицерол (ФГ), -этаноламин (ФЭ) и -инозит (ФИ). Сравнение данных по составу ФЛ показывает, что в листьях растений, выращенных на среде, содержащей ионы Cd^{2+} , количество ФХ было выше, чем в контроле (Рис. 3 в). В листьях Sw растений содержание ФХ было самым низким. Однако у этих же растений содержание ФЭ и ФИ было в 2 раза выше, а количество ФГ в 1,3 раза ниже по сравнению с растениями SK и SCd.

Как известно, функции биологических мембран зависят от их текучести, которая определяется составом ЖК, входящих в молекулы липидов [19]. Количество насыщенных ЖК в листьях исследованных растений варьировало от 22,0 до 28,7% от суммы ЖК (Табл. 2). У всех растений основными насыщенными кислотами (НЖК) были пальмитиновая (16:0) и стеариновая (18:0) кислоты, их содержание составляло от 18,3 до 21,3% и от 1,8 до 2,8%, соответственно. Суммарное ко-

личество ненасыщенных ЖК (ННЖК) было существенно выше и составляло от 69,5 до 78,0%. В исследованных растениях главными ННЖК являются линолевая (18:2n6c) и линоленовая (18:3n3) кислоты. Внесение ионов Cd^{2+} в корнеобитаемую среду приводило к увеличению концентрации 18:3n3 в липидах листьев *S. salsa*. Результаты таблицы 2 показывают, что естественные условия в большей степени влияли на количественный и качественный состав ЖК. Это проявлялось в низком содержании 18:3n3 и образовании кислот с большей длиной углеводородной цепи (С 20:0).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Способность растений поглощать ионы Cd^{2+} во многом зависит от их видовых особенностей. Обычно большая часть металла задерживается корнями растений, и лишь небольшое количество может поступать в надземную часть [12]. Проведенные исследования показали, что выращивание растений в среде, содержащей ионы Cd^{2+} , не обнаружило видимых симптомов токсичности, подобно растениям, произрастающим в естественных условиях, что говорит об устойчивости *S. salsa* к действию данных абиотических факторов. Количество накопленного Na^+ в надземной части растений, свидетельствует о

Таблица 2. Состав жирных кислот листьев *S. salsa*, % от суммы

Кислоты	SK	SCd	Sw
> C16	1,03±0,03	0,8±0,1	0,9±0,1
C16:0	20,3±2,0	18,3±1,3	21,3±1,3
C18:0	2,1±0,1	1,8±0,3	2,8±0,8
C16:1	2,1±0,3	1,8±0,3	2,2±0,2
C18:1n9c	2,9±0,5	2,0±0,4	5,1±0,1
C18:2n6c	14,0±1,4	15,2±1,2	17,4±0,4
C18:3n3	56,3±6,0	58,5±1,5	40,5±
< C20	0,4±0,01	0,4±0,02	5,9±0,1
Σ НЖК	24,3±0,4	22,0±0,1	28,7±0,7
Σ ННЖК	75,3±0,5	78,0±0,8	69,5±0,5

Примечание: обозначения как в таблице 1.

высокой транслокационной способности растений в отношении соли. В свою очередь, многократно более низкая концентрация ионов Cd^{2+} в листьях растений *SCd* по сравнению с корнями говорит о том, что данный металл практически не транспортируется в надземные ткани, а накапливается в корнях. С позиций фиторемедиации растения *S. salsa* следует отнести к растениям аккумуляторам катионов Na^+ и Cd^{2+} , но по отношению к Cd^{2+} *S. salsa* является фитостабилизатором почвы, загрязненной ионами Cd^{2+} , а по отношению к Na^+ – фитоэкстрактором.

Устойчивость *S. salsa* к $NaCl$ и Cd^{2+} обеспечивается разными механизмами. Прежде всего, это касается различий в ион-транспортных процессах – катионы Na^+ и Cd^{2+} транспортируются различными семействами транспортных белков и разными ионными каналами [20-22].

Несмотря на различия, связанные с поглощением и дальнейшей транспортировкой ионов Na^+ и Cd^{2+} , выявлены одинаковые изменения водного статуса корневой системы *S. salsa*. В обоих случаях наблюдали снижение оводненности тканей и увеличение сухой массы растений, что может свидетельствовать о замедлении роста корня, уменьшении числа корневых волосков, что влияет на всасывающую поверхность корней и, как следствие, на поступление воды и необходимых элементов питания.

Фотосинтез, как правило, отличается очень высокой чувствительностью к воздействию ТМ, которые влияют на многие стороны этого процесса – снижение скорости ассимиляции CO_2 , структурные и функциональные изменения в фотосинтетическом аппарате растений [12, 23]. Следует отметить, что ионы Cd^{2+} , накапливаемые в корнях, не влияли на содержание пигментов в листьях в условиях эксперимента. Листья растений в естественных условиях отличались более низким количеством пигментов. Данное обстоятельство, по-видимому, связано с тем, что галофиты в естественных условиях кроме засоления испытывают действие высоких уровней инсоляции и температуры. Не исключено, что более низкий уровень пигментов является реакцией растений, направленной на защиту фотосинтетического аппарата.

Недостаток влаги и элементов питания могли стать причиной окислительного стресса. Одной из первых реакций растений на стресс является индукция окислительных процессов, включая процессы ПОЛ. В нашем исследовании показано, что окислительный стресс был вызван как действием Cd^{2+} , так и $NaCl$. Окислительный стресс тесно связан с повреждениями мембран. Действительно, в составе липидов и ЖК обнаружены существенные изменения, свидетельствующие о структурных перестройках, как в плазмалемме, так и эндомембранах. Поскольку

ГЛ являются структурными компонентами мембран тилакоидов, то выявленные изменения в содержании МГДГ и ДГДГ имеют компенсаторный характер, что позволяет сохранять физические свойства мембраны, плавно корректировать фазовые переходы и изгибы мембраны, при этом сохранять фотосинтетическую активность растений [24]. Структурные перестройки затрагивают и непластидные мембраны, особенно в растениях в естественных условиях. В частности для этих растений выявлены более существенные изменения в составе ФЛ по сравнению с растениями лабораторных экспериментов. Полученные данные согласуются с известными из литературных источников фактами. При сравнении разных видов растений, различающихся по степени солеустойчивости (устойчивые – *Salicornia europaea* и *Atriplex gmelinii*; средне-устойчивые – *Gossypium arboreum*, *Spinacia olearacea* и *Lycopersicum esculentum*; чувствительные – *Cucumis sativus*), также были обнаружены существенные различия в составе мембранных липидов, особенно в корневых тканях. При этом мембраны солеустойчивых видов были более проницаемы для ионов, чем мембраны чувствительных растений. По мере возрастания галофильности снижалось отношение МГДГ/ДГДГ и содержание ФЛ, но увеличивалось соотношение ГЛ/ФЛ [25]. В совокупности с результатами нашей работы это доказывает участие мембран в ответе на действие $NaCl$ и ионов металлов.

ВЫВОДЫ

Проведенными исследованиями показано, что растения *S. salsa* устойчивы не только к действию $NaCl$, но и к действию ТМ. Выявлены существенные различия в параметрах фотосинтетического аппарата и составе липидов у растений *S. salsa*, выращенных в лабораторных и естественных условиях произрастания. Реакция пигментного фонда и липидов, ответственных за структуру мембран, на действия ионов Cd^{2+} в лабораторных экспериментах была аналогична действию засоления почвы на растениях естественных условиях произрастания. Полученные данные позволяют заключить, что механизмы устойчивости к засолению и действию ионов ТМ у галофитов, во многом реализуются за счет структурных перестроек мембранного аппарата и активации окислительных процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шамсутдинов З.Ш., Савченко И.В., Шамсутдинов Н.З. Галофиты России, их экологическая оценка и использование. Москва: Эдель-М, 2001. 399 с.
2. Thapa G., Sadhukhan A., Panda S.K., Sahoo L. Molecular mechanistic model of plant heavy metal

- tolerance // *BioMetals*. 2012. Vol. 25. Pp. 489–505.
3. *Flowers T.J., Colmer T.D.* Salinity tolerance in halophytes // *New Phytologist*. 2008. Vol. 179. Pp. 945–963.
 4. *Manousaki E., Kalogerakis N.* Halophytes-an emerging trend in phytoremediation // *International Journal of Phytoremediation*. 2011. Vol. 13. Pp. 959–969.
 5. *Thomas J.C., Malick F.K., Endreszl C., Davies E.C., Murray K.S.* Distinct responses to copper stress in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* // *Physiologia Plantarum*. 1998. Vol. 102. Pp. 360–368.
 6. *Przymusiński R., Rucińska R., Gwóźdź E.A.* Increased accumulation of pathogenesis-related proteins in response of lupine roots to various abiotic stresses // *Environmental and Experimental Botany*. 2004. Vol. 52. Pp. 53–61.
 7. *Van Oosten M.J., Maggio A.* Functional biology of halophytes in the phytoremediation on heavy metal contaminated soil // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. Vol. 111. Pp. 135–146.
 8. *Shabala S., Bose J., Hedrich R.* Salt bladders: do they matter? // *Trends Plant Science*. 2014. Vol. 19. Pp. 687–691.
 9. *Zhu M.H., Ding Y.S., Zheng D.C., Tao P., Ji Y.X., Cui Y., Gong W.M., Ding D.W.* Accumulation and tolerance of Cu, Zn, Pb and Cd in plant *Suaeda heteroptera* Kitag in tideland // *Journal Marine Environmental Science*. 2005. Vol. 24. Pp. 13–16.
 10. *Xu C., Liu X., Liu Z., Wang J., Jiang Z., Cao J.* Remedial effect of *Suaeda salsa* (L.) Pall. planting on the oil-polluted coastal zones // *Journal Safety Environmental*. 2007. Vol. 7. Pp. 37–39.
 11. *Flowers T.J., Galal H.K., Bromham L.* Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plant // *Functional Plant Biology*. 2010. Vol. 37. Pp. 604–612.
 12. *Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдунен Г.Ф.* Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2007. 172 с.
 13. *Яхин О.И., Лубянов А.А., Серегин И.В., Яхин И.А.* Влияние регуляторов роста на накопление тяжелых металлов и проявление их токсического действия у высших растений // *Агрохимия*. 2014. № 12. С. 61–78.
 14. *Rozentsvet O.A., Kosobryukhov A.A., Zakhozhiy I.G., Tabalenkova G.N., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.* Photosynthetic parameters and redox homeostasis of *Artemisia santonica* L. under conditions of Elton region // *Plant Physiology Biochemistry*. 2017. Vol. 118. Pp. 385–393.
 15. *Голубкина Н.А.* Флуорометрический метод определения селена // *Журнал аналитической химии*. 1995. Т. 50. С. 492–497.
 16. Методические указания по проведению разрушения органических веществ в природных, питьевых, сточных водах и пищевых продуктах на микроволновой системе «Минотавр-2». Спб.: юмэкс, 2005. 20с.
 17. *Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic biomembranes. Dous R., Packer L. (Eds.), *Methods in Enzymology*. Academic Press Inc, New York (1987), pp. 350–382.
 18. *Кеймс М.* 1975. Техника липидологии. М. 323 с.
 19. *Лось Д.А.* Десатуразы жирных кислот. М. : Изд. Научный мир, 2014. 370 с.
 20. *Rozema J., Schat H.* Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of saline agriculture // *Environmental and Experimental Botany*. 2013. Vol. 92. Pp. 83–95.
 21. *Li L., Liu X., Peijnenburg W.J.G.M., Zhao J., Chen X., Yu J., Wu H.* Pathways of cadmium fluxes in the root of the halophyte *Suaeda salsa* // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2012. Vol. 75. Pp. 1–7.
 22. *Blumwald E., Aharon G.S., Apse M.P.* Sodium transport in plant cells // *Biochimica et Biophysica Acta*. 2000. Vol. 1465. Pp. 140–151.
 23. *Vassilev A., Yordanov I., Tsonev T.* Effect of Cd²⁺ on the physiological state and photosynthetic activity of young barley plants // *Photosynthetica*. 1997. Vol. 34. Pp. 293–302.
 24. *Dowhan W., Bogdanov M.* Functional roles of lipids in membranes. Vance D.E., Vance J.E. (Eds.), *Biochemistry of Lipids, Lipoprotein and Membranes* (4th Edn.) Elsevier Science (2002) Pp. 1–34.
 25. *Hirayama O., Mihara M.* Characterization of membrane lipids of higher plants different in salt tolerance // *Agricultural and Biological Chemistry*. 1987. Vol. 51. Pp. 3215–3221.

INFLUENCE OF Cd²⁺ ON STRUCTURAL AND FUNCTIONAL PARAMETERS OF HALOPHYTE *SUAEDA SALSA*

© 2018 O.A. Rosentsvet, V.N. Nesterov, E.S. Bogdanova, V.A. Rosentsvet

Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, Togliatti

The effect of Cd²⁺ ions on the structural and functional parameters of the halophyte *Suaeda salsa* was studied. The roots of plants accumulated Cd²⁺ ions in 38 times more than the leaves. The reactions of the pigments and membrane lipids were similar to the effects of Cd²⁺ and soil salinity. The mechanisms of resistance to salinity and the action of Cd²⁺ ions in halophytes are realized due to structural rearrangements of the membrane apparatus and activation of oxidative processes.

Keywords: *Suaeda salsa*, cadmium, halophyte, lipids, pigments, salinization

REFERENCES

1. *SHamsutdinov Z.SH., Savchenko I.V., SHamsutdinov N.Z.* Galofity Rossii, ih ehkologicheskaya ocenka i ispol'zovanie. Moskva: EHdel'-M, 2001. 399 s
2. *Thapa G., Sadhukhan A., Panda S.K., Sahoo L.* Molecular mechanistic model of plant heavy metal tolerance // *BioMetals*. 2012. Vol. 25. Pp. 489–505.
3. *Flowers T.J., Colmer T.D.* Salinity tolerance in halophytes // *New Phytologist*. 2008. Vol. 179. Pp. 945–963.
4. *Manousaki E., Kalogerakis N.* Halophytes-an emerging trend in phytoremediation // *International Journal of Phytoremediation*. 2011. Vol. 13. Pp. 959–969.
5. *Thomas J.C., Malick F.K., Endreszl C., Davies E.C., Murray K.S.* Distinct responses to copper stress in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* // *Physiologia Plantarum*. 1998. Vol. 102. Pp. 360–368.
6. *Przymusiński R., Rucińska R., Gwóźdź E.A.* Increased accumulation of pathogenesis-related proteins in response of lupine roots to various abiotic stresses // *Environmental and Experimental Botany*. 2004. Vol. 52. Pp. 53–61.
7. *Van Oosten M.J., Maggio A.* Functional biology of halophytes in the phytoremediation on heavy metal contaminated soil // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. Vol. 111. Pp. 135–146.
8. *Shabala S., Bose J., Hedrich R.* Salt bladders: do they matter? // *Trends Plant Science*. 2014. Vol. 19. Pp. 687–691.
9. *Zhu M.H., Ding Y.S., Zheng D.C., Tao P., Ji Y.X., Cui Y., Gong W.M., Ding D.W.* Accumulation and tolerance of Cu, Zn, Pb and Cd in plant *Suaeda heteroptera* Kitag in tideland // *Journal Marine Environmental Science*. 2005. Vol. 24. Pp. 13–16.
10. *Xu C., Liu X., Liu Z., Wang J., Jiang Z., Cao J.* Remedial effect of *Suaeda salsa* (L.) Pall. planting on the oil-polluted coastal zones // *Journal Safety Environmental*. 2007. Vol. 7. Pp. 37–39.
11. *Flowers T.J., Galal H.K., Bromham L.* Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plant // *Functional Plant Biology*. 2010. Vol. 37. Pp. 604–612.
12. *Titov A.F., Talanova V.V., Kaznina N.M., Lajdinen G.F.* Uстойчивost' rastenij k tyazhelym metallam. Petrozavodsk: KarNC RAN. 2007. 172 s.
13. *YAhin O.I., Lubyarov A.A., Seregin I.V., YAhin I.A.* Vliyanie regulatorov rosta na nakoplenie tyazhelyh metallov i proyavlenie ih toksicheskogo dejstviya u vysshih rastenij // *Agrohimiya*. 2014. № 12. S. 61–78.
14. *Rozentsvet O.A., Kosobryukhov A.A., Zakhozhiy I.G., Tabalenkova G.N., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.* Photosynthetic parameters and redox homeostasis of *Artemisia santonica* L. under conditions of Elton region // *Plant Physiology Biochemistry*. 2017. Vol. 118. Pp. 385–393.
15. *Golubkina N.A.* Fluorometricheskij metod opredeleniya selena // *ZHurnal analiticheskoy himii*. 1995. T. 50. S. 492–497.
16. Metodicheskie ukazaniya po provedeniyu razrusheniya organicheskikh veshchestv v prirodnyh, pit'evykh, stochnykh vodah i pishchevykh produktah na mikrovolnovoj sisteme «Minotavr-2». Spb.: yumehks, 2005. 20s
17. *Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic biomembranes. Dous R., Packer L. (Eds.), *Methods in Enzymology*. Academic Press Inc, New York (1987), pp. 350–382.
18. *Kejts M.* 1975. *Tekhnika lipidologii*. M. 323 s.
19. *Los' D.A.* Desaturazy zhirnyh kislot. M. : Izd. Nauchnyj mir, 2014. 370 s.
20. *Rozema J., Schat H.* Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of saline agriculture // *Environmental and Experimental Botany*. 2013. Vol. 92. Pp. 83–95.
21. *Li L., Liu X., Peijnenburg W.J.G.M., Zhao J., Chen X., Yu J., Wua H.* Pathways of cadmium fluxes in the root of the halophyte *Suaeda salsa* // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2012. Vol. 75. Pp. 1–7.
22. *Blumwald E., Aharon G.S., Apse M.P.* Sodium transport in plant cells // *Biochimica et Biophysica Acta*. 2000. Vol. 1465. Pp. 140–151.
23. *Vassilev A., Yordanov I., Tsonev T.* Effect of Cd²⁺ on the physiological state and photosynthetic activity of young barley plants // *Photosynthetica*. 1997. Vol. 34. Pp. 293–302.
24. *Dowhan W., Bogdanov M.* Functional roles of lipids in membranes. Vance D.E., Vance J.E. (Eds.), *Biochemistry of Lipids, Lipoprotein and Membranes* (4th Edn.) Elsevier Science (2002) Pp. 1–34.
25. *Hirayama O., Mihara M.* Characterization of membrane lipids of higher plants different in salt tolerance // *Agricultural and Biological Chemistry*. 1987. Vol. 51. Pp. 3215–3221.

Olga Rosentsvet, Doctor of Biology, Chief Research Fellow. E-mail: olgarozen55@mail.ru

Viktor Nesterov, Candidate of Biology, Research Fellow. E-mail: nesvik1@mail.ru

Elena Bogdanova, Candidate of Biology, Research Fellow. E-mail: cornales@mail.ru

Viktor Rosentsvet, Doctor Chemistry, Leading Research Fellow. E-mail: rozentsvet@mail.ru