

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ, МЕХАНИЗМЫ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ И ПРИКЛАДНОЕ ПРИМЕНЕНИЕ ГАЛОФИТОВ

В условиях глобального прогрессирующего засоления почвы, особенно распространенного в аридных зонах, галофиты начинают занимать доминантное положение. В связи с этим их рассматривают в качестве главного потенциального источника растительных ресурсов на планете. На сегодняшний день актуальным является всесторонний анализ мирового опыта решения проблемы повышения галотолерантности культурных растений в экологических условиях, сложившихся в аридных зонах, в том числе в северо-западном Причерноморье Украины. На основании результатов анализа систематической структуры, физико-химических и молекулярно-генетических механизмов солеустойчивости галофитов сделан вывод о целесообразности их вовлечения в хозяйственную деятельность путем доместикации.

Учитывая недостаточные возможности существующих молекулярно-генетических методов повышения солеустойчивости культурных растений, в современном растениеводстве расширяется использование методов интродукции с целью увеличения ресурсного потенциала полезных растений.

Ключевые слова: галофиты, механизмы солеустойчивости, растительные ресурсы, доместикация.

В условиях аридного климата в результате засоления почвы и утраты плодородия земель в структуре фитоценозов существующих ландшафтов доминантными видами становятся галофиты. География этих негативных процессов в последнее время существенно расширилась. В Украине подобные нежелательные изменения ландшафтов на морском побережье и в прибрежных зонах соленых озер и лиманов уже приобрели глобальный характер.

Первые сведения о галофитах и распределении галофильной растительности по территории Украины появились в конце XIX ст. Большой вклад в их изучение внесли Г.И. Панфильев, Г.И. Билык, В.А. Соломаха, Ю.Р. Шеляг-Сосонко и другие исследователи [2, 3]. В северо-западном Причерноморье Украины выявлено 417 видов галофитов. В этом регионе расположено более десятка соленых озер и лиманов, вокруг которых стремительно увеличивается площадь участков почвенного покрова, заселяемых галофитами [10, 13].

Деграционные процессы на некогда пригодных для успешного хозяйственного использования землях вызывают обоснованные опасения в научных кругах и тревогу общественности.

Если в культурных фитоценозах процессы деградации до определенной степени можно сдерживать путем направленного регулирования структуры и условий жизнеобеспечения растительных насаждений, то в естественных фитоценозах такие процессы, как правило, носят необратимый характер [33]. Фактор конкуренции в ценологических популяциях, проявляемой галотолерантными видами за счет их аллелопатической активности, по-видимому, сыграл в этом не последнюю роль [4, 9]. В сложившейся ситуации галофиты в ближайшей перспективе придется рассматривать как источник генофонда растений, потенциально пригодных для использования в хозяйственных целях [12, 23]. В этом отношении изучение физико-химических механизмов галотолерантности галофитов могло бы помочь селекционерам и молекулярным биологам повысить солеустойчивость традиционных сельскохозяйственных культур [18].

В Украине разноплановое изучение галофитов, связанное с синтаксономией [2], физиологическими механизмами галотолерантности и биопродуктивностью галофитов, экологической реставрацией аридных экосистем [5, 8] обусловило необходимость разработки новых стратегий землепользования на засоленных почвах на локальном и глобальном уровнях и выбора методических подходов к использованию генофонда галофитов в практических целях.

Таксономическое прогнозирование галотолерантности

Галофиты относятся к формам растений, которые возникли независимо в неродственных семействах [26].

Классификации галофитов разработаны с учетом морфологических и физиологических свойств, спецификации мест обитания и стратегии роста галофитов. Известны попытки сопоставить анатомию листьев с зонами распространения галофитов. Были выделены эугалофиты (настоящие солянки), псевдогалофиты (избегающие действия соли) и криногалофиты (солизвергающие) [39]. Однако подобные классификации нельзя использовать для прогнозирования толерантности к засолению и для зонирования галофитов. Относительно удобной представляется классификация, разделяющая галофиты на три группы: гипергалофиты, эугалофиты, галогликофиты [12].

К гипергалофитам отнесены растения, сохраняющие способность к возобновлению и образованию ценозов на очень сильно засоленных почвах. Такими свойствами обладают соленакапливающие представители семейства *Chenopodiaceae*. Повышенное содержание солей в почве благоприятно сказывается на развитии и накоплении биомассы этих галофитов.

К группе эугалофитов отнесены растения, характеризующиеся большим диапазоном галотолерантности, в пределах которого они могут успешно развиваться и сохранять доминирующую роль в ценозах как на сильно

засоленных почвах, так и на почвах с меньшей засоленностью. Эта группа представлена соленакапливающими и солевывделяющими галофитами — растениями разных жизненных форм (от деревьев до однолетних трав).

К группе галогликофитов отнесены растения, у которых выработались приспособительные реакции к слабозасоленным почвам. Представители этой группы часто встречаются на незасоленных почвах. Различия в галотолерантности, в частности, прослеживаются в способности семян галофитов к прорастанию в разных по содержанию NaCl почвенных субстратах.

В каждой из групп существуют виды, которые можно отнести в равной мере и к другой группе. Например, прибрежница солончаковая (*Aeluropus litoralis* (Gouan) Parl.) способна доминировать в фитоценозах как на сильнозасоленных, так и на средnezасоленных почвах. В прибрежных зонах соленых водоемов на относительно малом пространстве расположены разные по степени засоленности участки ландшафта, на которых могут произрастать галофиты, относящиеся к разным группам. Так, в прибрежной зоне Куяльницкого лимана (г. Одесса) на ряде обследованных нами участков были обнаружены галофиты, относящиеся ко всем трем группам [13]:

— гипергалофиты: сведа высокая (*Suaeda altissima* (L.) Pall.), прибрежница солончаковая, солерос европейский (*Salicornia europaea* L.) Доминантом выступала *Salicornia europaea*, произрастающая мозаично расположенными сплошными массивами вдоль побережья Куяльницкого лимана;

— эугалофиты: солянка восточная (*Salsola orientalis* L.), полынь кемрудская (*Artemisia kemrudica* L.), лебеда мелкоцветковая (*Atriplex micrantha* С.А. Меу.);

— галогликофиты: кохия стелющаяся (*Kochia prostrata* (L.) Schrad.), мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.).

Д. Аронсоном [14] в рамках программы сбора мировой коллекции галофитов и выявления новых культур был составлен список галофитов, содержащий 1560 видов из 550 родов

и 117 семейств. В этот список в основном были включены виды, потенциально пригодные для хозяйственных целей. Список Д. Аронсона имеет вид пирамиды, в основании которой расположены виды, обладающие слабой солеустойчивостью. Выявленное автором таксономическое разнообразие галофитов стало толчком для попыток повышения солеустойчивости культурных растений путем скрещивания с их дикими родственниками. Однако таким путем повысить солеустойчивость удалось лишь частично [24].

Таким образом, хотя галофиты имеют преимущество в проявлении преадаптации к засолению, обусловившее их высокую солеустойчивость, передать этот признак гликофитам оказалось чрезвычайно трудно. Вот почему таксономическое разнообразие галофитов в списке Д. Аронсона предпочтительнее было бы рассматривать как генетический материал для дальнейшего отбора и доместикации интродукционным путем.

Физико-химические и молекулярно-генетические механизмы солеустойчивости галофитов

Осморегуляция поглощения солей. К настоящему времени сформировались четкие представления о физиологии солеустойчивости галофитов и выявлено несколько ключевых ферментных систем и генетических механизмов ее контроля, в частности, протекторные механизмы с участием пролина [8]. У галофитов обнаружено контролируемое поглощение катиона Na^+ (уравновешивающееся поглощением аниона Cl^- и других анионов) в клеточную вакуоль.

Ключевая роль поглощения ионов Na^+ в проявлении солеустойчивости была продемонстрирована в опытах на двудольных и однодольных галофитах, а также на примере лебеды полкустарниковой (*Atriplex cana* С.А. Мей.) — ксерогалофита, адаптированного и к засухе, и к солевому стрессу [23].

Считается, что у галофитов концентрация ионов Na^+ в цитоплазме поддерживается на нетоксическом уровне путем транспорта

ионов через цитоплазматическую мембрану и тонопласт [17, 42] при условии возможного существования усиливающего галотолерантность многокомпонентного механизма компартментальной локализации ионов Na^+ [36].

У галофитов имеются 3 типа приспособления к засолению:

- наличие компартмента для контролируемого быстрого поглощения ионов Na^+ и Cl^- в клетку с целью поддержания тургор-управляемого роста;
- эффективная изоляция ионов Na^+ и Cl^- в клеточной вакуоли;
- усиление эффектов поступления NaCl внутрь растения.

У галофитов известны два типа просачивания, которые могли бы быть ответственными за проникновение ионов Na^+ в организм растения: транспирационный поток через корень в межклеточное пространство и к листьям [22], через кортикальные клетки симплазмы корня путем конкуренции с транспортерами ионов калия или с помощью катионных каналов [23]. У растений, произрастающих при низком засолении, внутриклеточная концентрация ионов Cl^- и Na^+ может превышать внешнюю и опережать поглощение K^+ . Например, у сведы приморской (*Suaeda maritima* (L.) Dumort.), растущей на почве, содержащей 340 ммоль NaCl , поглощение корнями ионов Na^+ в 10 раз интенсивней, чем поглощение ионов K^+ [41].

Ионы натрия должны активно перекачиваться в вакуоль из цитоплазмы вследствие их низкой концентрации в цитоплазме, а ионы Cl^- могут проникать внутрь пассивно, через анионные каналы, из-за разницы в электрических зарядах по обе стороны мембраны [34]. Считается, что просачивание ионов Na^+ в тонопласт происходит посредством Na^+/H^+ -антипортеров [35].

Впервые активность антипортера в тонопласте солеустойчивых высших растений была описана в опытах со свеклой. Позднее это свойство было уставлено у корней и листьев разных галофитов — видов рода лебеда (*Atriplex*) и некоторых гликофитов [16].

В опытах с *Salicornia europaea* [5] было установлено, что с повышением засоленности почвы (в диапазоне солёности 2–4 %) увеличивается скорость роста растения в высоту. Последнее было отнесено к адаптивным изменениям, направленным на нейтрализацию токсического влияния ионов Cl^- и SO_4^{2-} на организм этого вида.

Гликофиты также увеличивают поглощение воды в ответ на солевой стресс, однако у них в отличие от галофитов отсутствует ступенчатый контроль открывания устьиц в листьях [32].

Вакуоли солеустойчивых видов растений способны аккумулировать ионы Cl^- в концентрациях от 200 до 1000 ммоль без дополнительных затрат энергии клетки [23]. Учитывая обеспечение этих процессов преимущественно электрохимическими механизмами на клеточной мембране, последнее выглядит недостаточно убедительным. Нами [6] было показано, что переход мембраны из нормального стационарного состояния в деполяризованное при высоких концентрациях NaCl во внешней среде является необратимым. У галофитов этого не происходит. Поэтому, наиболее вероятно, что поглощение ионов Na^+ и Cl^- внутрь клеток галофитов должно происходить преимущественно с помощью везикул, не ограничиваясь свойствами плазмаллемы и наличием метаболических насосов, обеспечивающих активный транспорт ионов. Эта концепция подтверждается наличием пиноцитарных везикул на клеточной мембране и везикулярных тел в вакуолях галофитов, установленных с помощью электронных микрографов, что является доказательством осуществления ионного транспорта из апопласта в вакуоли надземных органов галофита преимущественно посредством пиноцитоза [27]. В тонопласте растительных клеток были обнаружены разные типы каналов для пассивного движения ионов, работа которых осуществляется посредством механизма транспортировки ионов Cl^- в вакуоль [17]. При интродукционном отборе последнее можно было бы учитывать как потенциально ключевой

признак галотолерантности. Однако этому препятствуют недостаточная изученность механизмов галотолерантности, что необходимо для идентификации минимального набора необходимых адаптаций на молекулярно-генетической основе, а также несовершенство методик, затрудняющее проведение массового отбора генетического материала по данному признаку.

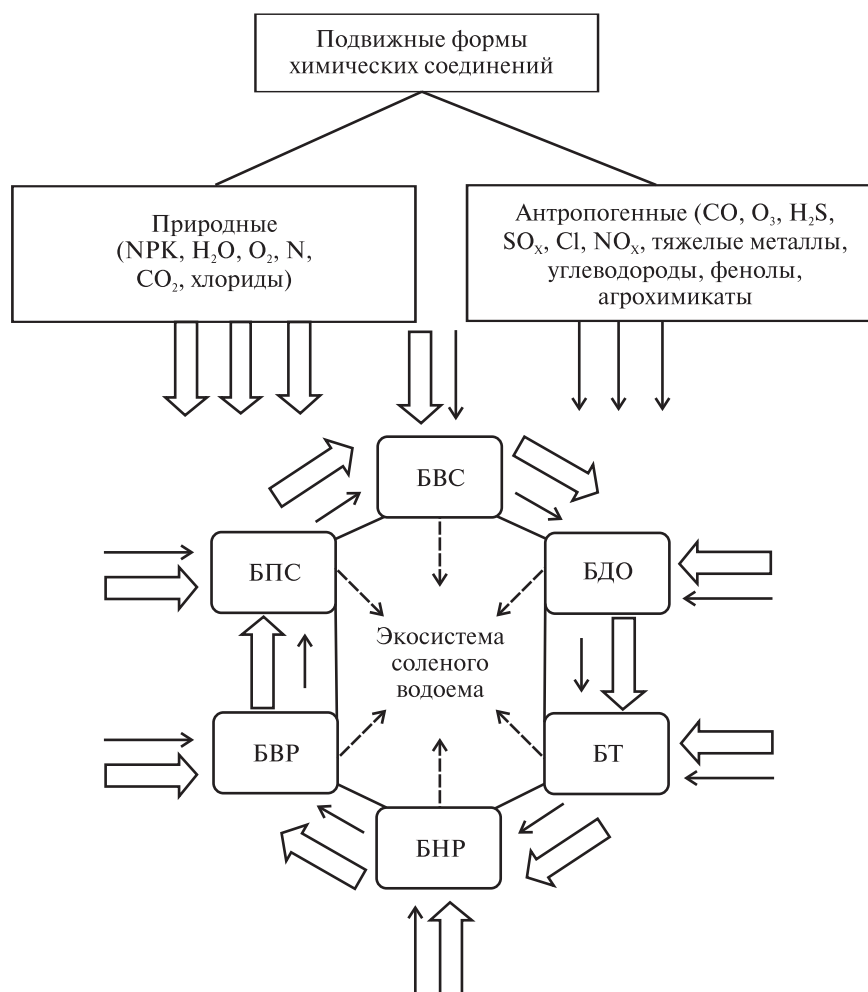
Повышение (индуцирование) солеустойчивости с помощью генного переноса. Почти все современные культуры не отличаются высокой солеустойчивостью. Внимание большинства исследователей привлекает возможность повышения солеустойчивости культурных растений путем использования генетического материала солеустойчивых видов, каковыми являются галофиты [25, 40], в частности предпринимались попытки осуществить прямой трансфер генов галофитов в гликофиты и наоборот — генов гликофитов в галофиты [29].

С учетом того, что, вероятно, существуют много генов, необходимых для проявления устойчивости к солям, представляется интересной попытка проверить эффективность влияния добавления отдельных генов на галотолерантность гликофитов [18]. Однако из-за мультигенной природы солеустойчивости галофитов [20] молекулярные подходы пока еще не стали надежной основой для селекции галотолерантных растений.

На сегодняшний день более реалистичным представляется подход, основанный на развитии галотолерантного растениеводства путем прямого культивирования галофитов, отобранных интродукционными методами.

Прикладные аспекты использования галофитов

Роль галофитов как биогеохимических барьеров. В условиях повышенного засоления галофиты могут рассматриваться в качестве ключевых биогеохимических барьеров миграции подвижных форм химических соединений антропогенного и природного происхождения, как показано на примере экосистемы соленого водоема (рисунок).



Участие галофитов в качестве биогеохимических барьеров экосистемы соленого водоема: БВС – барьеры водной среды; БДО – барьеры донных отложений; БТ – барьеры техногенные; БНР – барьеры наземной растительности (в том числе галофиты); БВР – барьеры водной растительности; БПС – барьеры почвенной среды. Стрелками показано: перемещение природных (\rightleftharpoons) и антропогенных (\rightarrow) химических соединений через биогеохимические барьеры экосистемы, (\dashrightarrow) – миграция сохранившихся подвижных форм химических соединений внутрь экосистемы

По сравнению с гликофитами [7] у галофитов в системе «почва – растение – атмосферный воздух» накопление соли и других чужеродных веществ можно представить как суммарное выражение соотношения интенсивности разных процессов, протекающих в определенном порядке:

- попадание химических веществ на поверхность и в ткани растения из атмосферного воздуха и через корневую систему – в листья (для соленакапливающих видов);

- выделение в неизменном виде токсиантов или продуктов их трансформации из листьев в атмосферу или вместе с листьями в почву;

- перенос в почву прямым стоком с поверхности листьев (для сольизвергающих видов);

- отток токсиантов в другие органы растения;

- обратный ток токсиантов и продуктов их распада из почвы через корневую систему;

— детоксикация чужеродных веществ биохимическим путем с участием растений и микробиоты ризосферы.

Примером функционирования схемы, показанной на рисунке, могут быть результаты оценки концентрирования тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb, Cr, Cd, V, Mn) в разных звеньях экосистемы Куяльницкого лимана (донные отложения — почва — растения) [13]. Валовое содержание Mn, V и Zn было наибольшим в наземной растительности (доминант — *Salicornia europaea*). Относительно высокий показатель концентрирования сообществами *Salicornia europaea* тяжелых металлов позволяет рассматривать их в качестве биоиндикаторов и биофильтров для очистки природной среды от загрязнений.

Агрокультура галофитов. Впервые возможность использования галофитов в качестве агрокультуры изучили израильские ученые Хуго и Элизабет Бойко (1959 г). Позднее интерес к этой проблеме возобновился из-за попыток вывести солеустойчивые зерновые культуры путем отбора и доместикации диких галофитов [19, 31] и проведения опытов с поливами насаждений галофитов морской водой [14]. Последнее представляло интерес для аридных зон в разных регионах планеты.

Полевые опыты с выращиванием галофитов при поливах морской водой (40 г/л) показали, что урожайность большинства видов галофитов составляет от 13,6 до 17,9 т/га сухого вещества, что сопоставимо с урожайностью обычных культур, орошаемых пресной водой. Среди испытанных видов были однолетние растения, многолетние травы, стелящиеся растения с суккулентными листьями и другие засухо-солеустойчивые виды [24]. В университете Бен Гуриона (Израиль) проведено успешное испытание 120 видов галофитов при орошении морской водой [15].

Оптимум солености для большинства галофитов находится в пределах 200–340 ммоль NaCl [23]. Однако в этих условиях необходимо строго контролировать величину засоления почвы во избежание ее повреждения.

С. Миямото [30] определил оптимум солености почвы — менее 20 г/л для разных видов эугалофитов при графике поливов, обеспечивающем 50 % влажности почвы между поливами. Был сделан вывод, что при использовании для орошения соленой воды требуются контрольные замеры засоленности почвы для поддержания ее на уровне, при котором рост растения ингибируется незначительно.

В опытах с поливом видов *Salicornia* и *Atriplex nummularia* в дренированных лизиметрах, установленных в поле с аналогичными видами растений, биомасса урожая возрастала прямо пропорционально количеству поливной воды [24].

Галофиты являются традиционной пищей для человека. Отдельные виды рода *Atriplex* потенциально можно употреблять в свежем виде как овощ [21]. Другие данные указывают на возможность использования галофитов в народной медицине в качестве лекарственных растений, содержащих диетические волокна, антиоксиданты, антидиабетики и другие полезные вещества [28].

Как фуражная культура галофиты характеризуются высоким содержанием белка (20 % сухого вещества). Однако они также имеют высокое содержание солей (15–50 % соли на сухое вещество листьев) и представляют собой бедный источник энергии. Тем не менее, галофиты рода *Atriplex* могли бы быть включены в рацион овец [37].

В орошаемых условиях имеется потребность в высокосолеустойчивых видах (сортах) растений, способных к рециклированию стоков агротехнически загрязненной воды и соответственно к снижению засоленности почвы. Эту функцию в аридных зонах могут выполнять галофиты [11, 38].

Выводы

Вопросы, связанные с вовлечением галофитов в хозяйственную деятельность человека, сводятся к двум методическим подходам:

1. Повышение галотолерантности обычных культур селекционно-генетическими методами.
2. Отбор и доместикация диких галофитов.

В рамках первого подхода установлено, что галофиты представляют собой группы растений с разной степенью галотолерантности и способностью накапливать NaCl в клеточных вакуолях с помощью Na⁺/H⁺-антипортерной системы, а также посредством ионных каналов и везикул. Анализ причинно-следственных связей физико-химических процессов, обуславливающих работу антипортерных систем, выявил недостаточную изученность механизмов галотолерантности, что необходимо для идентификации минимального набора требуемых адаптаций на молекулярно-генетической основе, из-за этого попытки повысить способность галофитов к выносу соли путем галофитно-гликофитной гибридизации не дали ощутимых результатов.

Таким образом, реализация первого из подходов связана со значительными трудностями, обусловленными отсутствием соответствующих методик и специальных исследований на молекулярно-генетическом уровне.

Методический подход, основанный на отборе и доместикации диких галофитов, представляется перспективным, о чем свидетельствуют полученные обнадеживающие результаты прикладного использования галофитов [12, 38].

В целом, исследования, проведенные с галофитами, продемонстрировали возможность использования их как высокоустойчивых культур, обладающих подходящей продуктивностью. Кроме того, галофиты оказались перспективными для использования в качестве биофильтров-индикаторов засоленности почв и уровня загрязнения их тяжелыми металлами.

Реализация задачи по практическому использованию галофитов требует проведения системных интродукционных испытаний существующего генофонда галофитов в качестве исходного материала для повышения галотолерантности культурных растений молекулярно-генетическими методами, а также для прямого использования перспективных видов галофитов, выделенных в результате интродукционного отбора. Исследования особенностей элементного и биохимического состава гало-

толерантных растений, миграции химических элементов по органам растений и в системе «почва — растения — приземный воздух» в экстремальных условиях окружающей среды позволят значительно расширить введение их в агрокультуру путем доместикации.

1. Биологическая утилизация техногенных загрязнений в системе «почва — растение — атмосферный воздух» / В.В. Петрушенко, Г.Н. Шихалеева, Т.В. Васильева, А.А. Эннан // Вестн. ИрГСХА. — 2011. — Вып. 44. — С. 92–98.
2. Войтюк Б.Ю. Галофільна рослинність Північно-Західного Причорномор'я (синтаксономія, сучасний стан, напрямки трансформації, охорона та використання) / Б.Ю. Войтюк: Автореф. дис. ... канд. біол.наук. — К., 2005. — 20 с.
3. Галофитная растительность / Д.В. Дубына, Т.П. Дзюба и др. — К.: Фитосоцицентр, 2007. — 315 с.
4. Котов С.Ф. Конкуренция и аллометрические соотношения растений в ценопопуляциях *Halimione pedunculata* (L.) Aell. / С.Ф. Котов, О.М. Грузинова // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В.И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». — 2009. — Т. 22(61), № 3. — С. 83–88.
5. Котов С.Ф. Анализ роста и продуктивности *Salicornia europaea* L. на градиенте засоленности / С.Ф. Котов, С.Н. Жалдак // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В.И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». — 2006. — Т. 19(58), № 2. — С. 26–31.
6. Петрушенко В.В. Адаптивные реакции растения. Физико-химический аспект / В.В. Петрушенко. — К.: Вища шк., 1981. — 184 с.
7. Петрушенко В.В. Методические аспекты отбора газостойчивых растений / В.В. Петрушенко, Г.Н. Шихалеева // Интродукція рослин. — 2005. — № 1. — С. 38–45.
8. Протекторный эффект хлорида натрия при адаптации растений хрустальной травы к избытку меди / К.С. Волков, В.П. Холодова, В.В. Швартау, В.В. Кузнецов // Физиология и биохимия культурных растений. — 2010. — Т. 42, № 5. — С. 414–423.
9. Симагина Н.О. Влияние эдафических факторов на проявление аллелопатического эффекта галофитов / Н.О. Симагина, Н.Ю. Лысякова // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В.И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». — 2009. — Т. 22 (61), № 3. — С. 140–147.
10. Синантропні види рослин у структурі фітоценозів узбережжя Куяльницького лиману / О.Ю. Бондаренко, Т.В. Васильева, В.В. Петрушенко, Г.М. Шихалеева // Аграрний вісник Причорномор'я. — 2012. — Вип. 61. — С. 26–30.

11. Способ рекультивации засоленных почв / Э.М. Тазиева, И.Н. Файзуллин, Н.Г. Шарифуллина, Д.С. Музаффаров. DE, патент, 2034900 кл. А 01 В 79/02, 1995.
12. Шамсутдинов З.Ш. Использование галофитов в адаптационной системе кормопроизводства при глобальном изменении климата / З.Ш. Шамсутдинов, Н.З. Шамсутдинов, И.В. Савченко // Вестн. Рос. акад. с.х. наук. — 2006. — № 4. — С. 79–81.
13. Эколого-геохимическая оценка экосистемы Куяльницкого лимана / А.А. Эннан, Г.Н. Шихалеева, И.И. Шихалеев, О.Д. Чурсина, А.Н. Кирюшкина // Вісн. ОНУ. — 2012. — Т. 17, вип. 3 (43) Хімія. — С.62–70.
14. Aronson J.A. HALOPH: A data base of salt tolerant plants of the World / J.A. Aronson // Arid Land Studies. — University of Arizona, Tucson, AZ. 1989.
15. Aronson J.A., Pasternak D., Danon A. Introduction and first evaluation of 120 halophytes under seawater irrigation // Arid Lands Today and Tomorrow: Proceedings of an International Research and Development Conference, Ed by E.E. Whitehead, C.F. Hutchinson, B.N. Timmerman, R.G. Várady, Eds. — Westview Press, Boulder, CO., — 1988. — P. 737–746.
16. Ballesteros E. Na⁺/H⁺ antiport activity in tonoplast vesicles isolated from sunflower roots induced by NaCl stress / E. Ballesteros, E. Blumwald, J. Donaire, A. Belver // Physiol. Plant. — 1997. — Vol. 99. — P. 328–334.
17. Blumwald E. Secondary inorganic ion transport at the tonoplast / E. Blumwald, A. Gelli // Adv. Bot. Res. — 1997. — Vol. 25. — P. 401–407.
18. Bohnert H. Metabolic engineering for increased salt tolerance — the next step (with reply by T. Flowers and A. Yeo) / H. Bohnert, R. Jensen // Aust. J. Plant Physiol. — 1996. — Vol. 23. — P. 661–667.
19. Epstein E. Saline culture of crops: a genetic approach / E. Epstein, J. Norlyn, D. Rush, R. Kingsbury, D. Kelley, G. Cunningham, A. Wrona // Science. — 1980. — Vol. 210. — P. 399–404.
20. Flowers T. Breeding for salinity resistance in crop plants: where next? / T. Flowers, A. Yeo // Aust. J. Plant Physiol. — 1995. — Vol. 22. — P. 875–884.
21. Gallagher J.L. Halophytic crops for cultivation at seawater salinity / J.L. Gallagher // PLSOA. — 1989. — Vol. 89. — P. 323–336.
22. Garcia A. Sodium and potassium transport to the xylem are inherited independently in rice, and the mechanism of sodium: potassium selectivity differs between rice and wheat / A. Garcia, C. Rizzo, J. Uddin, S. Bartos, D. Senadhira, T. Flowers, A. Yeo // Plant Cell Environ. — 1997. — Vol. 20. — P. 1167–1174.
23. Glenn E.P. Salt tolerant and crop potential of halophytes / E.P. Glenn, J.J. Brown // Critical Reviews in Plant Sciences. — 1999. — Vol. 18(2). — P. 227–255.
24. Glenn E. Water use productivity and forage quality of the halophyte *Atriplex nummularia* grown on saline waste water in a desert environment / E. Glenn, R. Tanner, M. Miyamoto et al. // J. Arid Environ. — 1998. — Vol. 38. — P. 4562.
25. Jaradat A.A. The dwarf saltwort (*Salicornia bigelovii* Torr.): evaluation of breeding populations / A.A. Jaradat, M. Shahid // International Scholarly Research Network Agronomy. — 2012. — 10 p.
26. Kremer P. Evolutionary aspects of life forms in angiosperm families / P. Kremer, J. Van Andel // Acta Bot. Neerl. — 1995. — Vol. 44. — P. 469–479.
27. Kurkova E.B. Pinocytosis and its possible role in ion transport in halophyte salt-accumulating organ cells / E.B. Kurkova, YuV. Balnokin // Fiziol. Biokhim. Kul't. Rast. (Moscow). — 1994. — Vol. 41. — P. 578–582.
28. Lee J.H. Vacuum drying characteristics of *Salicornia herbacea* L. / J.H. Lee, H.G. Kim, J.W. Rhim // J. Agr. Sci. Tech. — 2012. — Vol. 14. — P. 587–598.
29. Li X.G. Expression of foreign genes, GUS and hygromycin resistance, in the halophyte *Kosteletzkya virginica* in response to bombardment with particle inflow gun / X.G. Li, J.L. Gallagher // J. Exp. Bot. — 1996. — Vol. 47. — P. 1437–1447.
30. Miyamoto S. Salt tolerance, water use and potential irrigation scheduling of halophytes / S. Miyamoto // Halophytes and Biosaline Agriculture. Choukr-Allah, R., Malcolm, C., and Hamdy, A., Eds. — New York: Marcel Dekker, 1996. — P. 181–220.
31. Mudie P. The potential economic uses of halophytes / P. Mudie // Ecology of Halophytes. Reimold, R. and Queen, W., Eds. — New York: Academic Press, 1974. — P. 565–597.
32. Perera L. Avoidance of sodium accumulation by the stomatal guard cells of the halophyte *Aster tripolium* / L. Perera, D. Silva, T. Mansfield // J. Exp. Bot. — 1997. — Vol. 48. — P. 707–711.
33. Petroushenko V.V. The estimation of the steppe phytocenoses state under the technogenic stress in Adjalyksky limanes area on the mathematical modeling basis / V.V. Petroushenko, V.V. Belov, Havas Paavo // Management and conservation of the northern-western Black sea coast: Proceedings of the EUCC intern. symp. — 1998. — P. 124–130.
34. Rausch T. Salt stress responses of higher plants: the role of proton pumps and Na⁺/H⁺-antiporters / T. Rausch, M. Kirsch, R. Low, A. Lehr, R. Viereck, A. Zhigang // J. Plant Physiol. — 1996. — Vol. 148. — P. 425–433.
35. Rea P.A. Vacuolar H⁺ — translocating pyrophosphatases: a new category of ion translocase / P.A. Rea, K. Yongcheol, V. Sarafian, R.J. Poole, J.M. Davies, D. Sanders // TIBS. — 1992. — Vol. 17. — P. 348–353.

36. *Sulian Lv*. Multiple compartmentalization of sodium conferred salt tolerance in *Salicornia europaea* / Lv Sulian, Jiang Ping, Xianyang, Fan Pengxiang, Xuchu Wang, Li Yinxin // *Plant Physiology and Biochemistry*. — 2012. — Vol. 51. — P. 47–52.
 37. *Swingle R*. Growth performance of lambs fed mixed diets containing halophyte ingredients / R. Swingle, E. Glenn, V. Squires // *Anim. Feed Sci. Technol.* — 1996. — Vol. 63. — P. 137–148.
 38. *Thiyagarajah M*. In vitro salt tolerance of cell wall enzymes from halophytes and glycophytes / M. Thiyagarajah, S. Fry, A. Yeo // *J. Exp. Bot.* — 1996. — Vol. 47. — P. 1717–1724.
 39. *Weiglin C*. Leaf structures of xerohalophytes from an East Jordanian Salt Pan / C. Weiglin, E. Winter // *Flora (Jena)*. — 1991. — Vol. 185. — P. 405–424.
 40. *Yadav N.S*. The SbSOS1 gene from the extreme halophyte *salicornia brachiata* enhances Na⁺ loading in xylem and confers salt tolerance in transgenic tobacco / N.S. Yadav, P.S. Shukla, A. Jha, et al. // *BMC Plant Biology*. — 2012. — Vol. 12. — P. 188. doi: 10.1186/1471-2229-18-188.
 41. *Yeo A*. Ion transport in *Suaeda maritima*: its relation to growth and implications for the pathway of radial transport of ions across the root / A. Yeo, T. Flowers // *J. Exp. Bot.* — 1986. — Vol. 37. — P. 143–159.
 42. *Zhu J.K*. Molecular aspects of osmotic stress in plants / J.K. Zhu, P.M. Hasegawa, R.A. Bressan // *Clin. Rev. Plant Sci.* — 1997. — Vol. 16. — P. 253–277.
- REFERENCES
1. *Petrushenko, V.V., Shyhaleeva, G.N., Vasyl'eva, T.V. and Ennan, A.A.* (2011), Byologicheskaja utylizacija tehnogennyh zagriznennyh v sisteme «pochva — rastenye — atmosferyjnyj vozduh» [Biological utilization of man-made contaminants in the system “soil — plant — atmosphere”]. *Vestnyk YrGSHA [Bulletin IrGSKHA]*, vol. 44, pp. 92–98.
 2. *Vojtjuk, B.Ju.* (2005), Galofil'na roslynnist' Pivnichno-Zahidnogo Prychernomor'ja (syntaksonomija, suchasnyj stan, naprjamky transformacii, ohorona ta vykorystannja) [Halophilic vegetation north-west Prychernomor'ja (syntaxonomy, current status, trends transformation, protection and use)]. *Avtoreferat dysertacii' na zdobuttja naukovoju stupenja kandydata biologichnyh nauk [Abstract of dissertation for the degree of Doctor of Science]*. Kyi'v, 20 p.
 3. *Dubyna, D.V., Dzjuba, T.P., y dr.* (2007), Galofytnaja rastytel'nost' [Halophytic vegetation]. Kyiv, *Fytosocjocentr*, 315 p.
 4. *Kotov, S.F. and Gruzynova, O.M.* (2009), Konkurencija y allometrycheskye sootnoshenija rastenij v cenopuljacyjah *Halimione pedunculata* (L.) Aell. [Competition and allometric relations of plants in populations *Halimione pedunculata* (L.) Aell.]. *Uch. zap. Tavrycheskogo nacyonal'nogo unyversyteta ym. V.Y. Vernadskogo. Ser. «Byologija, hymija» [Scientific notes of V.I. Vernadsky Taurida National University. Series «Biology, chemistry»]*, vol. 22(61), N 3, pp. 83–88.
 5. *Kotov, S.F. and Zhaldak, S.N.* (2006), Analiz rosta y produktyvnosti *Salicornia europaea* L. na gradyente zasolenosti [Analysis of growth and productivity of *Salicornia europaea* L. On salinity gradient]. *Uchenye zapysky Tavrycheskogo nacyonal'nogo unyversyteta ym. V.Y. Vernadskogo, Seryja «Byologija, hymija» [Scientific notes V.I. Vernadsky of Taurida National University. Series «Biology, chemistry»]*, vol. 19(58), N 2, pp. 26–31.
 6. *Petrushenko, V.V.* (1981), Adaptivnye reakcyi rastejnja. Fyzyko-hymycheskyj aspekt [Adaptive responses of plants. Physical and chemical aspects]. Kyiv, *Vyshsha shkola*, 184 p.
 7. *Petrushenko, V.V. and Shyhaleeva, G.N.* (2005), Metodicheskye aspekty otbora gazoustojchyvyh rastenij [Methodical aspects of selecting gas resistance of plants]. *Introdukciya Roslyn [Introduktsiya Roslyn]*, N 1, pp. 38–45.
 8. *Volkov, K.S., Holodova, V.P., Shvartau, V.V., and Kuznecov, V.V.* (2010), Protektoryj effekt hloryda natryja pry adaptacii rastejnij hrustal'noj travy k yzbytku medy [Protective effect of sodium chloride at a crystal grass plant adaptation to an excess of copper]. *Fyziologija y byohymija kul't. Rastenij [Physiology and biochemistry of the cult. plant]*, Vol. 42, N 5, pp. 414–423.
 9. *Symagyna, N.O. and Lysjakova, N.Ju.* (2009), Vlyjanye edafycheskyh faktorov na provljenje allelopacheskogo efekta galofytov [Influence of edaphic factors on the expression of allelopacheskogo effect halophytes]. *Uchenye zapysky Tavrycheskogo nacyonal'nogo unyversyteta ym. V.Y. Vernadskogo. Ser. «Byologija, hymija» [Scientific notes of V.I. Vernadsky Taurida National University. Series «Biology, chemistry»]*, vol. 22(61), N 3, pp. 140–147.
 10. *Bondarenko, O.Ju., Vasyl'jeva, T.V., Petrushenko, V.V., and Shyhaleeva, G.M.* (2012), Synantropni vydy roslyn u strukturi fitocenozi v zberezhzhja Kujal'nyc'kogo lymanu [Synanthropic species in the structure of plant communities coast estuary Kuyalnik]. *Agrarnyj visnyk Prychernomor'ja [Agricultural Bulletin Black]*, vol. 61, pp. 26–30.
 11. *Tazyeva, E.M., Fajzullyn, Y.N., Sharyfullyn, N.G. and Muzaffarov, D.S.* (1995), Sposob rekul'tyvacyi zasolenykh pochv [A method of reclamation of saline soils]. DE, patent, 2034900 kl. A 01 V 79/02.
 12. *Shamsutdynov, Z.Sh., Shamsutdynov, N.Z. and Savchenko, Y.V.* (2006), Yspol'zovanye galofytov v adaptacynnoj sisteme kormoproizvodstva pry global'nom yzmenenij klymata [The use of halophytes in the adaptation of forage production system with global climate

- change]. Vestnyk Rossyjskoj akademyy s.h. nauk [Bulletin of the Russian Academy of SH Sciences], N 4, pp. 79–81.
13. Ennan, A.A., Shyhaleeva, G.N., Shyhaleev, Y.Y., Chursyna, O.D. and Kyryushkyna, A.N. (2012), Ekologo-geohymycheskaja ocenka ekosystemy Kujal'nyckogo lymana [Eco-geochemical assessment of ecosystem estuary Kuyal'nitskogo], Visnyk ONU [Bulletin of ONU], vol. 17, vyp. 3(43), Himija, pp. 62–70.
 14. Aronson, J.A. (1989), HALOPH: A Data Base of Salt Tolerant Plants of the World. Arid Land Studies, University of Arizona, Tucson, AZ.
 15. Aronson, J.A., Pasternak, D., and Danon, A. (1988), Introduction and first evaluation of 120 halophytes under seawater irrigation. Arid Lands Today and Tomorrow: Proceedings of an International Research and Development Conference. Whitehead, E.E., Hutchinson, C.F., Timmerman, B.N, and Varady, R.G., Eds., Westview Press, Boulder, CO., pp. 737–746.
 16. Ballesteros, E., Blumwald, E., Donaire, J., and Belver, A. (1997), Na⁺/H⁺ antiport activity in tonoplast vesicles isolated from sunflower roots induced by NaCl stress. *Physiol. Plant.*, vol. 99, pp. 328–334.
 17. Blumwald, E. and Gelli, A. (1997), Secondary inorganic ion transport at the tonoplast. *Adv. Bot. Res.*, vol. 25, pp. 401–407.
 18. Bohnert, H. and Jensen, R. (1996), Metabolic engineering for increased salt tolerance — the next step (with reply by T. Flowers and A. Yeo). *Aust. J. Plant Physiol.*, vol. 23, pp. 661–667.
 19. Epstein, E., Norlyn, J., Rush, D., Kingsbury, R., Kelley, D., Cunningham, G., and Wrona, A. (1980), Saline culture of crops: a genetic approach. *Science*, vol. 210, pp. 399–404.
 20. Flowers, T. and Yeo, A. (1995), Breeding for salinity resistance in crop plants: where next? *Aust. J. Plant Physiol.*, vol. 22, pp. 875–884.
 21. Gallagher, J.L. (1985), Halophytic crops for cultivation at seawater salinity. *PLSOA*, vol. 89, pp. 323–336.
 22. Garcia, A., Rizzo, C., Ud-Din, J., Bartos, S., Senadhira, D., Flowers, T., and Yeo, A. (1997), Sodium and potassium transport to the xylem are inherited independently in rice, and the mechanism of sodium: potassium selectivity differs between rice and wheat. *Plant Cell Environ.*, vol. 20, pp. 1167–1174.
 23. Glenn, E.P. and Brown, J.J. (1999), Salt tolerant and crop potential of halophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences.*, vol. 18(2), pp. 227–255
 24. Glenn, E., Tanner, R., Miyamoto, M., Fitzsimmons, K., and Boyer, J. (1998), Water use productivity and forage quality of the halophyte *Atriplex nummularia* grown on saline waste water in a desert environment. *J. Arid Environ.*, vol. 38, pp. 45–62.
 25. Jaradat, A.A. and Shahid, M. (2012), The dwarf saltwort (*Salicornia bigelovii* Torr.): evaluation of Breeding Populations. *International Scholarly Research Network Agronomy*, 10 p.
 26. Kremer, P. and Van Andel, J. (1995), Evolutionary aspects of life forms in angiosperm families. *Acta Bot. Neerl.*, vol.44, pp. 469–479.
 27. Kurkova, E. B. and Balnokin, Yu V. (1994), Pinocytosis and its possible role in ion transport in halophyte salt-accumulating organ cells. *Fiziol. Biokhim. Kul't. Rast. (Moscow)*, vol. 41, pp. 578–582.
 28. Lee, J.H, Kim, H.G, and Rhim, J.W. (2012), Vacuum drying Characteristics of *Salicornia herbacea* L. *J. Agr. Sci. Tech.*, vol.14, pp. 587–598.
 29. Li, X.G. and Gallagher, J.L. (1996), Expression of foreign genes, GUS and hygromycin resistance, in the halophyte *Kosteletzkya virginica* in response to bombardment with particle inflow gun. *J. Exp. Bot.*, vol. 47, pp. 1437–1447.
 30. Miyamoto, S. (1996), Salt tolerance, water use and potential irrigation scheduling of halophytes. *Halophytes and Biosaline Agriculture*. Choukr-Allah, R., Malcolm, C., and Hamdy, A., Eds., Marcel Dekker, New York, pp. 181–220.
 31. Mudie, P. (1974), The potential economic uses of halophytes. *Ecology of Halophytes*. Reimold, R. and Queen, W., Eds., Academic Press, New York., pp. 565–597.
 32. Perera, L., Silva, D., and Mansfield, T. (1997), Avoidance of sodium accumulation by the stomatal guard cells of the halophyte *Aster tripolium*. *J. Exp. Bot.*, vol. 48, pp. 707–711.
 33. Petroushenko, V.V., Belov, V.V. and Paavo, Havas (1998), The estimation of the steppe phytocenoses state under the techogenous stress in Adjalyksky limanes area on the mathematical modeling basis. *Management and conservation of the northern-western black sea coast. Proceedings of the EUCC intern. symp.*, pp. 124–130.
 34. Rausch, T., Kirsch, M., Low, R., Lehr, A., Viereck, R., and Zhigang, A. (1996), Salt stress responses of higher plants: the role of proton pumps and Na⁺/H⁺ -antiporters. *J. Plant Physiol.*, vol. 148, pp. 425–433.
 35. Rea, P.A., Yongcheol, K., Sarafian, V., Poole, R.J, Davies, J. M., and Sanders, D. (1992), Vacuolar H⁺ -translocating pyrophosphatases: a new category of ion translocase. *TIBS*, vol.17, pp. 348–353.
 36. Sulian, Lv, Ping, Jiang, Xianyang, Pengxiang, Fan, Xuchu, Wang and Yinxi Li (2012), Multiple compartmentalization of sodium conferred salt tolerance in *Salicornia europaea*. *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 51, pp. 47–52.
 37. Swingle, R., Glenn, E. and Squires, V. (1996), Growth performance of lambs fed mixed diets containing halophyte ingredients. *Anim. Feed Sci. Technol.*, vol. 63, pp. 137–148.
 38. Thiagarajah, M., Fry, S. and Yeo, A. (1996), In vitro salt tolerance of cell wall enzymes from halophytes and glycophytes. *J. Exp. Bot.*, vol. 47, pp. 1717–1724.

39. Weiglin, C. and Winter, E. (1991), Leaf structures of xerohalophytes from an East Jordanian Salt Pan. *Flora* (Jena), vol. 185, pp. 405–424.
40. Yadav, N.S., Shukla, P.S., Jha, A., Agarwal, P.K. and Jha B. (2012), The SbSOS1 gene from the extreme halophyte *salicornia brachiata* enhances Na⁺ loading in xylem and confers salt tolerance in transgenic tobacco. *BMC Plant Biology*.-12:188 doi: 10.1186/1471-2229-18-188.
41. Yeo, A. and Flowers, T. (1986), Ion transport in *Suaeda maritima*: its relation to growth and implications for the pathway of radial transport of ions across the root. *J. Exp. Bot.*, vol. 37, pp. 143–159.
42. Zhu, J.K., Hasegawa, P.M. and Bressan, R.A. (1997), Molecular aspects of osmotic stress in plants. *Clin. Rev. Plant Sci.*, vol.16, pp. 253–277.

Рекомендовал к печати П.Е. Булах
Поступила в редакцию 26.09.2014 г.

*В.В. Петрушенко, Г.М. Шихалеева,
А.А. Еннан, І.І. Шихалеев*

Фізико-хімічний інститут захисту
навколишнього середовища і людини НАН України
та МОН України, Україна, м. Одеса

ГЕНЕТИЧНІ РЕСУРСИ, МЕХАНІЗМИ СОЛЕСТІЙКОСТІ ТА ПРИКЛАДНЕ ЗАСТОСУВАННЯ ГАЛОФІТІВ

В умовах глобального прогресуючого засолення ґрунтів, особливо поширеного в аридних зонах, галофіти починають займати домінуюче становище. В зв'язку з цим їх розглядають як головне потенційне джерело рослинних ресурсів на планеті. Нині актуальним є всебічний аналіз світового досвіду вирішення проблеми підвищення галотолерантності культурних рослин в екологічних умовах, які склалися в аридних зонах, зокрема у північно-західному Причорномор'ї України. На підставі аналізу систематичної структури, фізико-хімічних і молекулярно-генетичних механізмів соле-

стійкості галофітів зроблено висновок щодо доцільності їх залучення у господарський обіг шляхом доместикації. З огляду на недостатні можливості існуючих молекулярно-генетичних методів підвищення солестійкості культурних рослин, у сучасному рослинництві розширюється використання методів інтродукції з метою збільшення ресурсного потенціалу корисних рослин.

Ключові слова: галофіти, механізми солестійкості, рослинні ресурси, доместикація.

*V.V. Petrushenko, G.N. Shykhalyeyeva,
A.A. Ennan, I.I. Shykhalyeyev*

Physicochemical Institute of Environmental
and Human protection, National Academy of Sciences
of Ukraine and Ministry of Education and Science
of Ukraine, Ukraine, Odessa

GENETIC RESOURCES, MECHANISMS OF SALT TOLERANCE AND APPLICATION OF HALOPHYTES

Halophytes are dominant species under the global progressive soil salinization, especially common in arid zones. So they are considered as a potential major source of plant resources on our planet. Currently, there is a comprehensive analysis of international experience for the improvement halotolerant crops in ecological conditions prevailing in arid zones, including the Northwest Black Sea Coast of Ukraine. According to the analysis of systematic structure, physical-chemical and molecular genetic mechanisms saltresistance of halophytes we made a conclusion regarding the advisability of their involvement into economic circulation at this stage by means of domestication. Given the limited ability of existing molecular genetic techniques for increasing saltresistance of cultivated plants in modern agriculture, the urgent problem is widespread use of introduction methods for increasing the resource potential of useful plants.

Key words: halophytes, mechanisms of salt tolerance, plant resources, domestication.