



УДК: 581.526.52

МЕХАНИЗМЫ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ *NITRARIA SCHOBERI* L., *ATRIPLEX CANA* C.A. MEY. И *LYCIUM RUTHENICUM* MURRAY В УСЛОВИЯХ ПРИАРАЛЬЯ: АНАЛИЗ ЛИТЕРАТУРЫ

Муминова Махлиё Бекмурод қизи 

базовый докторант

e-mail: muminovamakhliyo12@gmail.com

Аллабердиев Рустам Хамраевич 

доцент, кандидат биологических наук

Национальный университет Узбекистана имени Мирзо Улугбека

Аннотация. В статье представлен обзор современного состояния изученности трёх видов кустарниковых галофитов – *Nitraria schoberi* L., *Atriplex cana* C.A. Mey. и *Lycium ruthenicum* Murray, произрастающих на осушенном дне Аральского моря (Аралкум). Анализируются их биологические, экологические и физиолого-биохимические особенности, определяющие потенциал для фитомелиорации засоленных земель. Особое внимание уделяется выявлению пробелов в знаниях о тканевой локализации ионов в естественных условиях произрастания. Приводятся результаты предварительных исследований автора на других видах галофитов (*Lycium barbarum*, *Elaeagnus angustifolia*, *Halimodendron halodendron*), обосновывается выбор новых объектов для дальнейшего изучения.

Ключевые слова: Приаралье, Аралкум, галофиты, фитомелиорация, *Nitraria schoberi*, *Atriplex cana*, *Lycium ruthenicum*, солеустойчивость.

Abstract. The article presents a review of the current state of knowledge on three shrub halophyte species – *Nitraria schoberi* L., *Atriplex cana* C.A. Mey., and *Lycium ruthenicum* Murray, growing on the dried bed of the Aral Sea (Aralkum). Their biological, ecological, and physiological-biochemical features determining the potential for phytoremediation of saline lands are analyzed. Special attention is paid to identifying gaps in knowledge about tissue localization of ions under natural growing conditions. The results of the author's preliminary research on other halophyte species (*Lycium barbarum*, *Elaeagnus*



AGRO KIMYO HIMOYA VA O'SIMLIK KARANTINI

angustifolia, *Halimodendron halodendron*) are presented, and the selection of new objects for further study is substantiated.

Keywords: Aral Sea region, Aralkum, halophytes, phytoremediation, *Nitraria schoberi*, *Atriplex cana*, *Lycium ruthenicum*, salt tolerance.

Annotatsiya. Maqolada Orol dengizining qurigan tubida (Orolqum) o'sadigan uch buta galofit tur – *Nitraria schoberi* L., *Atriplex cana* C.A. Mey. va *Lycium ruthenicum* Murray – larning hozirgi zamon o'rganilganlik holati tahlil qilingan. Ularning sho'rlangan yerlarni fitomelioratsiyalashdagi salohiyatini belgilovchi biologik, ekologik hamda fiziologik-biokimyoviy xususiyatlari ko'rib chiqilgan. Alohida e'tibor tabiiy o'sish sharoitlarida ionlarning to'qimalarda joylashishi haqidagi bilimlardagi bo'shliqlarni aniqlashga qaratilgan. Muallifning boshqa galofit turlari (*Lycium barbarum*, *Elaeagnus angustifolia*, *Halimodendron halodendron*) bo'yicha oldingi tadqiqotlari natijalari keltirilgan va yangi ob'ektlarni tanlash asoslab berilgan.

Kalit so'zlar: Orolbo'yi, Orolqum, galofitlar, fitomelioratsiya, *Nitraria schoberi*, *Atriplex cana*, *Lycium ruthenicum*, sho'rga chidamlilik.

ВВЕДЕНИЕ

Осушенное дно Аральского моря — Аралкум — представляет собой один из наиболее масштабных антропогенных ландшафтов, сформировавшихся в XX веке. Площадь этой новообразованной пустыни в настоящее время превышает 5,5 млн га, и она продолжает расширяться, оставаясь основным источником соле-пылевых выносов в Центральной Азии [1; 2]. Ежегодно с поверхности осушенного дна поднимается от 15 до 75 млн тонн токсичных аэрозолей, содержащих высокие концентрации хлоридов, сульфатов и остаточных пестицидов. Эти воздушные массы переносятся на расстояние до 500 км, оказывая негативное воздействие на здоровье населения, вызывая деградацию почвенного покрова и снижение продуктивности сельскохозяйственных угодий на обширных территориях [1; 3].

Для Узбекистана, и в особенности для Республики Каракалпакстан, проблема деградации земель в Приаралье приобрела характер прямого вызова национальной безопасности. Муйнакский район, расположенный в эпицентре экологического кризиса, характеризуется наиболее высокими показателями засоления корнеобитаемых горизонтов. Содержание солей здесь варьирует от 1,5 до 3,5%, а в отдельных понижениях может достигать 5–7%. Грунтовые воды залегают на глубине 1–5 м и отличаются высокой минерализацией — от 3 до 10 г/л и более, что создаёт постоянный приток солей в корнеобитаемый горизонт за счёт капиллярного поднятия [1; 3]. Выполнение настоящего исследования служит реализации задач, предусмотренных Указом Президента Республики Узбекистан № УП-60 от 28 января 2022 года «О Стратегии



AGRO KIMYO HIMOYA VA O'SIMLIKLAR KARANTINI

развития Нового Узбекистана на 2022-2026 годы», Постановлением Президента Республики Узбекистан № ПП-2731 от 18 января 2017 года «О Государственной программе развития Приаральского региона», Постановлением Кабинета Министров Республики Узбекистан № 745 от 25 ноября 2020 года «О дополнительных мерах по созданию лесных насаждений на территориях республики, а также «Зеленых покровов» на территории Аральского моря и Приаралья», а также общенациональным проектом «Яшил макон» [4].

В сложившихся условиях фитомелиорация рассматривается мировым научным сообществом как единственная экономически и экологически состоятельная стратегия восстановления продуктивности деградированных земель. В основе этого подхода лежит способность растений-галофитов не только выдерживать высокие концентрации солей в почвенном растворе, но и активно накапливать избыточные электролиты в своих надземных органах, что позволяет впоследствии удалять их при уборке урожая [5; 6]. Среди многообразия галофитной флоры Центральной Азии три вида кустарниковых галофитов – *Nitraria schoberi* L., *Atriplex cana* C.A. Mey. и *Lycium ruthenicum* Murray – представляют особый интерес в силу их приуроченности к экстремальным условиям осушенного дна Аральского моря. На протяжении десятилетий эти виды эпизодически использовались в программах озеленения и фитомелиорации Приаралья, однако фундаментальные механизмы, обеспечивающие их устойчивость к экстремальному засолению в конкретных эдафических условиях Муйнакского района, остаются недостаточно изученными [7; 8].

В последние десятилетия в мировой науке накоплен значительный объём данных о механизмах солеустойчивости галофитов, однако изученность трёх рассматриваемых видов остаётся неравномерной. Внимание исследователей привлекает *Lycium ruthenicum*. Wang с соавторами (2011) установили, что при солевом стрессе у этого вида сохраняются более высокие соотношения K^+/Na^+ , Ca^{2+}/Na^+ , Mg^{2+}/Na^+ в листьях, стеблях и корнях по сравнению с культурным *L. barbarum* [10]. Li с соавторами (2022) подтвердили, что *L. ruthenicum* обладает эффективными механизмами регуляции ионного транспорта, позволяющими поддерживать K^+/Na^+ гомеостаз на высоком уровне [7]. Вместе с тем, авторы отмечают, что адаптационная стратегия этого вида на тканевом уровне остаётся слабо изученной, особенно в отношении локализации ионов в различных органах в естественных условиях произрастания.

Значительно меньше данных имеется по *Nitraria schoberi*. Najafi Zilaie с соавторами (2022) показали, что инокуляция галофильными ризобактериями повышает фитомассу *N. schoberi* на 66% и содержание хлорофилла *a* на 62% при концентрации 300 мМ NaCl [8]. Установлено также, что солевой стресс снижает содержание калия, железа и марганца в тканях, однако вид



AGRO KIMYO HIMOYA VA O'SIMLIKLAR KARANTINI

демонстрирует способность к компенсаторному увеличению содержания антоцианов, пролина и активности пероксидазы. Асадулаев с соавторами (2018) выполнили детальное анатомическое исследование на дагестанской популяции, выявив наличие специализированной водозапасающей ткани, вместилищ для солей и выраженную суберинизацию эндодермы корня [11]. Однако сведения о распределении ионов в тканях растений из популяций Аралкума в литературе не представлены.

Наиболее фрагментарные данные имеются по *Atriplex cana*. Прямых исследований этого вида крайне мало, и существующие представления о механизмах его солеустойчивости основываются преимущественно на изучении близкородственного *Atriplex canescens*. Guo с соавторами (2019) идентифицировали у *A. canescens* гены, участвующие в транспорте и вакуолярной компартментализации Na^+ [12]. Litalien с соавторами (2020) показали, что у этого вида солевые пузырьки выделяют минимальное количество солей на поверхность листа, что указывает на преимущественную роль внутренней компартментализации [13]. Возможность применения этих данных к *A. cana* требует прямой экспериментальной проверки.

Таким образом, сведения о распределении ионов в тканях корня, стебля и листа *Nitraria schoberi*, *Atriplex cana* и *Lycium ruthenicum* в природных условиях Муйнакского района в литературе не представлены. Без понимания того, где именно накапливаются токсичные ионы – в корнях, стеблях или листьях, в каких тканях и клетках – невозможно перейти от эмпирического подбора фитомелиорантов к их целенаправленной селекции, основанной на знании фундаментальных механизмов адаптации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для подготовки данного обзора был проведён систематический поиск научных публикаций в международных и отечественных базах данных, включая Scopus, Web of Science, Google Scholar, ScienceDirect, SpringerLink, а также в специализированных источниках по флоре Узбекистана и Центральной Азии. Поиск осуществлялся по ключевым словам: *Nitraria schoberi*, *Atriplex cana*, *Lycium ruthenicum*, галофиты, солеустойчивость, фитомелиорация, Приаралье, Аралкум. Временной охват включал публикации с 1950 по 2025 год, однако приоритет отдавался работам последних 10–15 лет. Всего было отобрано и проанализировано более 50 источников, из которых 13 наиболее репрезентативных включены в настоящий обзор.

Кроме того, в работе использованы данные полевых и лабораторных исследований автора, проведённых в 2022–2023 гг. на территории Нукусского района Республики Каракалпакстан в рамках выполнения магистерской диссертации. Объектами изучения выступали *Lycium barbarum* L., *Elaeagnus angustifolia* L. и *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss. – виды, обладающие галофитными свойствами и произрастающие в сходных почвенно-





AGRO KIMYO HIMOYA VA O'SIMLIKLAR KARANTINI

климатических условиях. Определение содержания ионов (Na^+ , K^+ , Cl^- , SO_4^{2-}) в растительных образцах и почвенных вытяжках проводилось методами ионной хроматографии и пламенной фотометрии. Отбор проб осуществлялся в разные сезоны вегетации для выявления динамики накопления ионов. Все анализы выполнялись в трёхкратной повторности с последующей статистической обработкой результатов. Для сопоставления с растительными образцами использованы осреднённые показатели почв за период наблюдений, поскольку почвенные условия на участках сохраняли относительную стабильность [9].

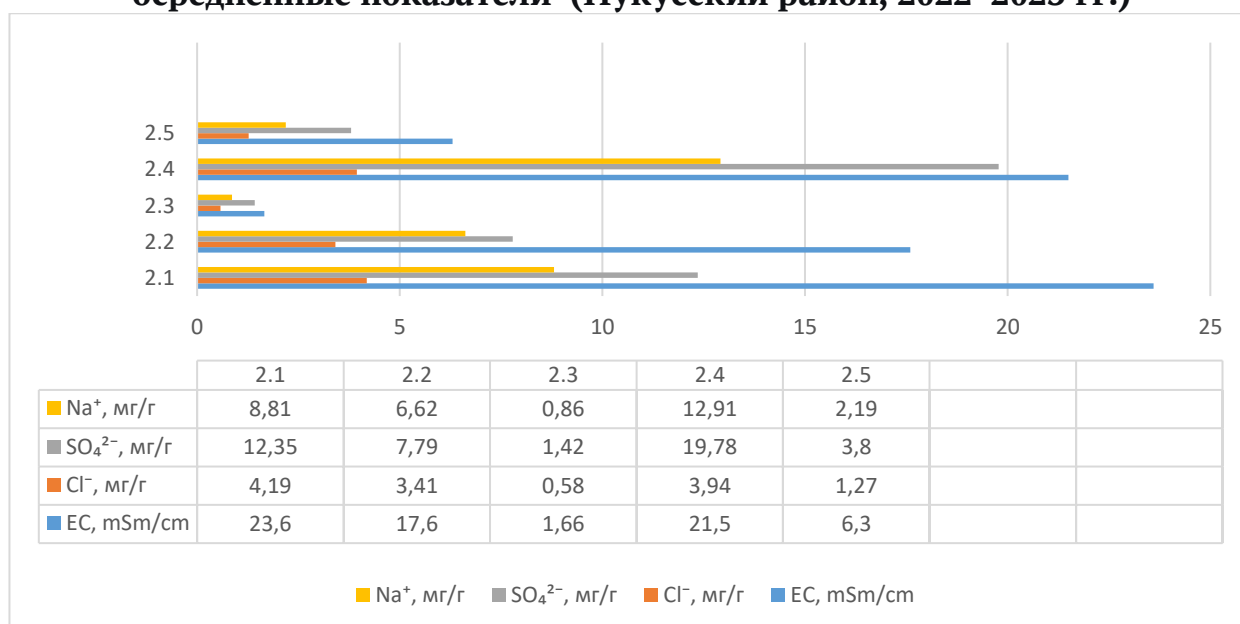
РЕЗУЛЬТАТЫ ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В 2022–2023 гг. на территории Нукусского района были проведены исследования ионного состава трёх видов галофитов, произрастающих на участках с различной степенью засоления. Почвенные образцы отбирались на участках 2/1–2/5, где совместно встречались *Lycium barbarum* L., *Elaeagnus angustifolia* L. и *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss.

Почвенные условия на исследованных участках заметно различались. Наибольшие значения электропроводности зафиксированы на участках 2/1 (23,6 mSm/cm) и 2/4 (21,5 mSm/cm), где содержание натрия составляло 8,81 и 12,91 мг/г соответственно. Участок 2/2 характеризовался средними значениями (ЕС 17,6 mSm/cm, Na^+ 6,62 мг/г). Участки 2/3 и 2/5 отличались низким засолением: ЕС не превышала 6,3 mSm/cm, содержание натрия составляло 0,86 и 2,19 мг/г соответственно. Для сопоставления с растительными образцами использованы осреднённые показатели почв за период наблюдений (диагр 1).

Диаграмма 1.

Минерализация почв на участках произрастания изученных видов, осреднённые показатели (Нукусский район, 2022–2023 гг.)





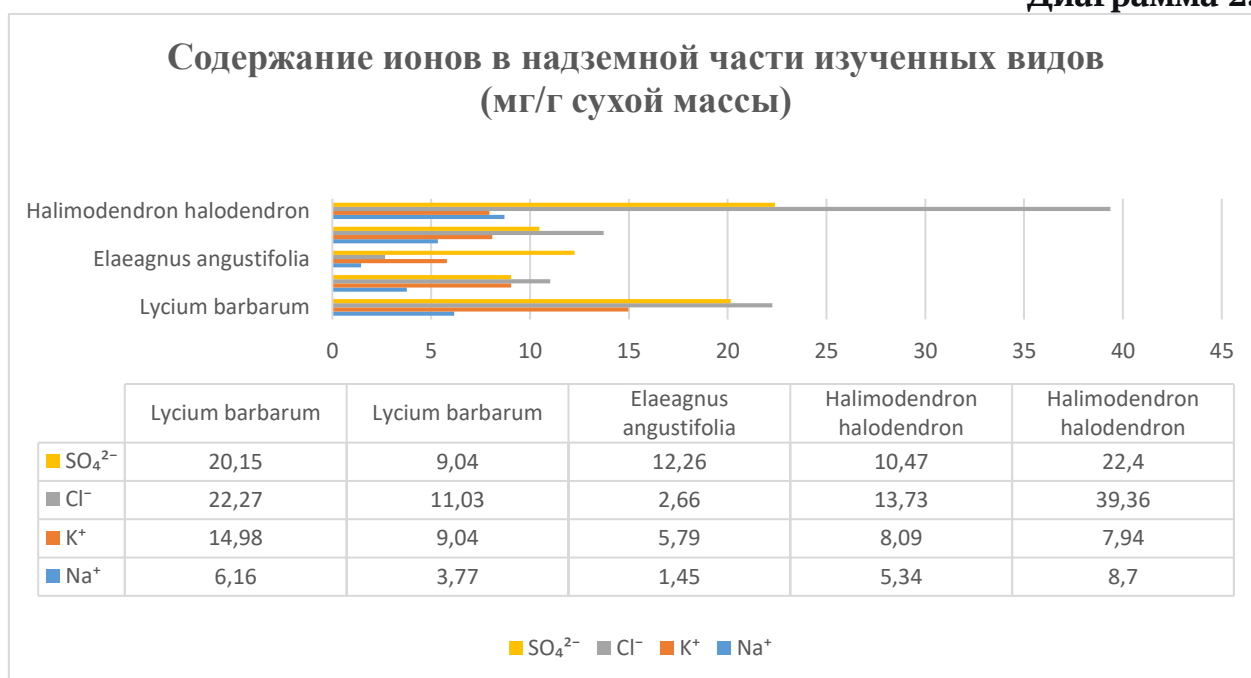
AGRO KIMYO HIMOYA VA O'SIMLIKLAR KARANTINI

Анализ растительных образцов выявил существенные различия в стратегиях накопления ионов у трёх изученных видов (диаграмма 2). *Halimodendron halodendron* на участке 2/3 с низким содержанием солей накапливал натрий в 6,2 раза, а хлор – почти в 24 раза выше почвенного фона. На участке 2/4 с высоким содержанием натрия вид ограничивал его поступление (8,70 мг/г против 12,91 мг/г в почве), но продолжал активно накапливать хлор (39,36 мг/г – в 10 раз выше почвенного уровня).

Lycium barbarum на обоих участках поддерживал невысокую концентрацию натрия (6,16 и 3,77 мг/г) при активном накоплении хлора (22,27 и 11,03 мг/г соответственно), значительно превышавшем почвенные показатели.

Elaeagnus angustifolia на участке 2/1 при содержании натрия в почве 8,81 мг/г накапливал всего 1,45 мг/г Na^+ , а содержание хлора (2,66 мг/г) оставалось ниже почвенного (4,19 мг/г).

Диаграмма 2.



ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные о стратегиях накопления ионов у трёх изученных видов хорошо согласуются с литературными сведениями о галофитах. *Halimodendron halodendron*, продемонстрировавший способность к активному накоплению хлора и гибкому регулированию поступления натрия, может быть отнесён к группе аккумуляторов – растений, использующих накопление ионов в вакуолях для поддержания осмотического давления [5; 6]. Подобная стратегия характерна для многих представителей семейства Fabaceae, произрастающих в условиях засоления.

Lycium barbarum, последовательно избегающий накопления натрия, но активно запасующий хлор, демонстрирует стратегию избирательного



AGRO KIMYO HIMOYA VA O'SIMLIKLAR KARANTINI

накопления. Это согласуется с результатами исследований Wang с соавторами (2011) и Li с соавторами (2022), показавших, что виды рода *Lycium* способны поддерживать благоприятное соотношение K^+/Na^+ даже в условиях засоления [7; 10]. По-видимому, использование хлора в качестве осмотически активного вещества позволяет растению регулировать водный баланс без риска натриевой токсичности.

Elaeagnus angustifolia, минимизирующий поступление всех токсичных ионов, является типичным избегателем. Такая стратегия характерна для растений, которые ограничивают транспорт ионов из корней в побеги, защищая фотосинтетический аппарат от повреждения [5]. Это объясняет способность вида произрастать на засоленных почвах при сохранении низкого содержания токсичных элементов в листьях.

Особый интерес представляет выявленная у *Halimodendron halodendron* способность переключаться между стратегиями в зависимости от уровня засоления. На участке с низким содержанием солей вид накапливал и натрий, и хлор, тогда как на участке с высоким засолением ограничивал поступление натрия, продолжая активно накапливать хлор. Такая пластичность может свидетельствовать о наличии эффективных механизмов регуляции ионного транспорта на уровне корневых барьеров, что требует дальнейшего изучения с привлечением анатомо-гистохимических методов [11].

Сопоставление полученных данных с литературными сведениями о трёх новых видах – *Nitraria schoberi*, *Atriplex cana* и *Lycium ruthenicum* – показывает, что для них также можно ожидать видеспецифичных стратегий накопления ионов. Для *Lycium ruthenicum* литературные данные указывают на способность поддерживать ионный гомеостаз при засолении [7; 10], однако вопрос о тканевой локализации натрия и хлора остаётся открытым. Для *Nitraria schoberi* имеются сведения о наличии специализированных вместилищ для солей в листьях [11], что предполагает стратегию аккумуляции, однако прямые исследования популяций Аралкума не проводились. Для *Atriplex cana* можно предположить стратегию, сходную с *A. canescens*, у которого солевые пузырьки играют роль в компартментализации, а не в экскреции солей [12; 13].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённый анализ литературы позволяет сделать следующие выводы о современном состоянии изученности трёх видов галофитов – *Nitraria schoberi*, *Atriplex cana* и *Lycium ruthenicum*, произрастающих на осушенном дне Аральского моря.

Для *Lycium ruthenicum* в мировой литературе накоплен значительный объём сведений, свидетельствующих о его высокой солеустойчивости и способности поддерживать ионный гомеостаз при засолении. Исследования Wang с соавторами (2011) и Li с соавторами (2022) показали, что этот вид



AGRO KIMYO HIMOYA VA O'SIMLIKLAR KARANTINI

эффективно регулирует транспорт ионов, сохраняя благоприятное соотношение K^+/Na^+ даже в условиях высоких концентраций солей [7; 10]. Вместе с тем адаптационная стратегия *L. ruthenicum* на тканевом уровне остаётся слабо изученной. Данные о локализации токсичных ионов в различных органах в естественных условиях произрастания практически отсутствуют.

Для *Nitraria schoberi* имеются отдельные исследования, выполненные преимущественно иранскими учёными. Najafi Zilaie с соавторами (2022) экспериментально подтвердили, что инокуляция галофильными ризобактериями повышает фитомассу и фотосинтетическую активность этого вида в условиях солевого стресса [8]. Единственное детальное анатомическое исследование *N. schoberi* было выполнено на дагестанской популяции и выявило наличие специализированной водозапасающей ткани и вместилищ для солей [11]. Однако сведения о распределении ионов в тканях растений из популяций Аралкума в литературе не представлены.

Наиболее фрагментарные данные имеются по *Atriplex cana*. Прямых исследований этого вида крайне мало, и существующие представления о механизмах его солеустойчивости основываются преимущественно на изучении близкородственного *Atriplex canescens*. Guo с соавторами (2019) идентифицировали у *A. canescens* гены, участвующие в транспорте и вакуолярной компартментализации Na^+ [12]. Litalien с соавторами (2020) показали, что у этого вида солевые пузырьки выделяют минимальное количество солей на поверхность листа, что указывает на преимущественную роль внутренней компартментализации [13]. Возможность применения этих данных к *A. cana* требует прямой экспериментальной проверки.

Полученные в ходе предварительных исследований автора результаты по другим видам галофитов (*Lycium barbarum*, *Elaeagnus angustifolia*, *Halimodendron halodendron*) подтвердили видеспецифичность механизмов ионной регуляции и позволили выявить три различные стратегии накопления ионов. Эти материалы послужили основой для постановки новых исследовательских задач.

Таким образом, вопрос о локализации токсичных ионов в органах *Nitraria schoberi*, *Atriplex cana* и *Lycium ruthenicum* в условиях их естественного произрастания в Муйнакском районе остаётся открытым. Без понимания того, где именно накапливаются натрий и хлор – в корнях, стеблях или листьях, в каких тканях и клетках – невозможно перейти от эмпирического подбора фитомелиорантов к их целенаправленной селекции, основанной на знании фундаментальных механизмов адаптации. Дальнейшая работа будет направлена на изучение тканевой локализации ионов у трёх доминантных видов осушенного дна Аральского моря с использованием комплексного анатомо-гистохимического и элементного подхода. Это позволит не только восполнить существующие пробелы, но и разработать научно обоснованные



AGRO KIMYO HIMOYA VA O'SIMLIKLAR KARANTINI

рекомендации по их использованию в фитомелиоративных программах Приаралья.

ЛИТЕРАТУРА

1. Breckle S.-W., Wucherer W., Dimeyeva L.A. Vegetation of the Aralkum. Ecological Studies 223. – Berlin: Springer, 2013. – 312 p.
2. Toderich K., Matsuo N., Khujanazarov T., Shomurodov H. Halophytes of the Aralkum saline desert and adjacent drylands: diversity, adaptation and ecosystem services // Plant and Soil. – 2020. – Vol. 447, № 1. – P. 1–25.
3. Glenn E.P., Brown J.J., Blumwald E. Salt tolerance and crop potential of halophytes // Critical Reviews in Plant Sciences. – 1999. – Vol. 18, № 2. – P. 227–255.
4. Указ Президента Республики Узбекистан № УП-60 от 28 января 2022 года «О Стратегии развития Нового Узбекистана на 2022-2026 годы».
5. Flowers T.J., Colmer T.D. Salinity tolerance in halophytes // New Phytologist. – 2008. – Vol. 179, № 4. – P. 945–963.
6. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // Annual Review of Plant Biology. – 2008. – Vol. 59. – P. 651–681.
7. Li W., Rao S., Du C., Liu L., Dai G., Chen J. Strategies used by two goji species, *Lycium ruthenicum* and *Lycium barbarum*, to defend against salt stress // Scientia Horticulturae. – 2022. – Vol. 306. – Art. 111430.
8. Najafi Zilaie M., Arani A.M., Etesami H., Dinarvand M. Halotolerant rhizobacteria enhance the tolerance of the desert halophyte *Nitraria schoberi* to salinity and dust pollution by improving its physiological and nutritional status // Applied Soil Ecology. – 2022. – Vol. 179. – Art. 104578.
9. Дзюбенко Н.И., Дзюбенко Е.А. *Atriplex cana* С.А.М. – Лебеда белая, кокпек // Агрэкологический атлас России и сопредельных стран / под ред. А.Н. Афонина. – СПб., 2008.
10. Wang L.Q., Mi Y.W., Lin H.M. Effect of salt stress on ion absorption and distribution of two *Lycium* seedlings // Acta Prataculturae Sinica. – 2011. – Vol. 20, № 4. – P. 129–136.
11. Асадулаев З.М., Рамазанова З.Р., Гаджиатаев М.Г., Гасанов Г.Н., Айтемиров А.А. Анатомическое строение вегетативных органов *Nitraria schoberi* L. (Сулакская популяция, Дагестан) // Юг России: экология, развитие. – 2018. – Т. 13, № 4. – С. 162–171.
12. Guo H., Zhang L., Cui Y.N., Wang S.M., Bao A.K. Identification of candidate genes related to salt tolerance of the secretohalophyte *Atriplex canescens* by transcriptomic analysis // BMC Plant Biology. – 2019. – Vol. 19. – Art. 272.
13. Litalien A.A.S., Rutter A., Zeeb B.A. The impact of soil chloride concentration and salt type on the excretions of four recretahalophytes with different excretion mechanisms // International Journal of Phytoremediation. – 2020. – Vol. 22, № 11. – P. 1122–1128.