

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение  
высшего образования

«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Фундаментальной биологии и биотехнологии

Институт

\_\_\_\_\_Водных и наземных экосистем\_\_\_\_\_

Кафедра

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

\_\_\_\_\_

подпись инициалы, фамилия

« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 20 \_\_\_\_ г.

**МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ**

---

тема Влияние условий минерального питания на продукционные характеристики  
*Salicornia europaea* L., *Brassica juncea* L., *Lepidium sativum angustifolia* L., и  
*Nasturtium officinale* R.Br. в системе жизнеобеспечения человека

---

02.0400.68.02 Биология

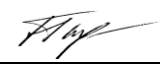
---

код и наименование направления

06.04.01.02 Физиология растений

---

код и наименование магистерской программы

Научный руководитель , 15.06.16, с.н.с. канд. биол. наук, Тихомирова Н. А.

подпись, дата должность, ученая степень инициалы, фамилия

Выпускник \_\_\_\_\_ А. М. Павлова \_\_\_\_\_

подпись, дата инициалы, фамилия

Рецензент \_\_\_\_\_

подпись, дата должность, ученая степень инициалы, фамилия

Красноярск 2016

## Содержание

Аннотация .....	3
Введение.....	3
Глава 1. Обзор литературы.....	6
1.1. Физиология солеустойчивости растений .....	8
1.2. Характеристика исследуемых видов растений .....	15
1.2.1. Солерос европейский ( <i>Salicornia europaea</i> L.).....	15
1.2.2. Горчицасизая ( <i>Brassica juncea</i> L.) .....	19
1.2.3. Кресс - салат узколистный ( <i>Lepidium sativum angustifolia</i> L.).....	23
1.2.4. Водяной кресс - салат ( <i>Nasturtium officinale</i> R.Br.) .....	25
Глава 2. Материалы и методы исследования. ....	27
2.1. Объект исследования и технология выращивания растений .....	28
2.2. Методы исследования растений .....	32
Глава 3. Результаты.....	34
3.1 Продукционные характеристики растений <i>Salicornia europaea</i> L., <i>Brassica juncea</i> L., <i>Lepidium sativum angustifolia</i> L., <i>Nasturtium officinale</i> R. Br., при выращивании на питательных растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.....	34
3.2 Продукционные характеристики растений <i>Salicornia europaea</i> и <i>Nasturtium officinale</i> при выращивании на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.....	41
Заключение. ....	59
Список использованных источников. ....	61

## Аннотация

Изучали продукционные характеристики *Salicorniaeuropaea*L., *Brassicajuncea*L., *Lepidiumsativumangustifolia*L., и *Nasturtiumofficinale*R.Br. при использовании минерализованных экзометаболитов человека как источников минерального питания применительно к БСЖО. Исследовали влияние разных концентраций NaCl на фотосинтетическую продуктивность растений *Salicorniaeuropaea*L. и *Nasturtiumofficinale*R.Br. при выращивании на модельном растворе, имитирующем растворы с добавлением минерализованных экзометаболитов человека. Наибольшую сухую съедобную биомассу с наиболее высоким содержанием Na имели растения *Salicorniaeuropaea* и *Nasturtiumofficinale*. При засолении модельного раствора NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л сухая масса растений *Nasturtiumofficinale* была значимо выше, чем у растений *Salicorniaeuropaea*. При концентрации NaCl 2,1 г/л растения *Salicorniaeuropaea* выносили из раствора в 2 раза больше Na по сравнению с *Nasturtiumofficinale*. В конце вегетации содержание МДА в тканях надземной части растений *Nasturtiumofficinale* не зависело от уровня засоления раствора и было более, чем в 6 раз выше по сравнению с растениями *Salicorniaeuropaea*. Растения *Salicornia europaea* и *Nasturtium officinale* являются наиболее перспективными из исследованных видов для включения в фототрофное звено БСЖО при использовании минерализованных экзометаболитов человека в качестве источников минерального питания.

Ключевые слова: замкнутые искусственные экосистемы, солеустойчивость растений, минерализованные экзометаболиты человека, *Salicorniaeuropaea*L. -*Brassicajuncea*L. -*Lepidiumsativumangustifolia*L. -*Nasturtiumofficinale*R.Br.

## Введение

Наряду с огромным природным разнообразием естественных экосистем, возможно создание человеком различных искусственных экосистем.

Искусственная система, предназначенная для существования в ней какого-либо конкретного вида (например, человека), определяющего качественную специфику всех процессов в системе, может быть названа системой жизнеобеспечения данного вида [12].

Биорегенеративные системы жизнеобеспечения (БСЖО) являются искусственными замкнутыми экосистемами, а также инструментом для моделирования процессов круговорота веществ на обитаемых космических станциях [13]. Для совершенствования круговоротных процессов в искусственных экосистемах необходимо создание технологий, обеспечивающих включение в круговорот экзометаболитов человека, в том числе и NaCl.

В ИБФ СО РАН разработан и продолжает совершенствоваться метод физико - химической минерализации перекисью водорода в переменном магнитном поле плотных и жидких выделений человека [50]. Однако использование минерализованных экзометаболитов человека в качестве единственного источника минеральных элементов для питания растений влечет за собой, с одной стороны, проблему недостатка некоторых минеральных элементов, а с другой стороны, поднимает проблемы, связанные с оценкой устойчивости растений к NaCl, содержащемуся в жидких выделениях человека.

Одним из возможных подходов в решении данной проблемы является подбор таких видов растений, которые могли бы произрастать на нестандартных по минеральному составу питательных растворах, утилизировать хлористый натрий в достаточно высоких концентрациях, быть съедобными для человека и обладать достаточно высокой продуктивностью.

Ранее было показано, что соленакапливающий галофит *Salicornia europaea* L., благодаря своим физиологическим характеристикам, является перспективным претендентом для выращивания в искусственной замкнутой экосистеме космического назначения с целью включения хлористого натрия во внутрисистемный массообмен[49].

Однако для создания более полноценной растительной диеты человека необходимо также оценить возможности выращивания ряда растений при использовании минерализованных экзометаболитов человека, содержащих хлорид натрия, в качестве источников минерального питания.

Целью данной работы являлось изучение продукционных характеристик *Salicornia europaea* L., *Brassica juncea* L., *Lepidium sativum angustifolia* L., и *Nasturtium officinale* R.Br. при использовании минерализованных экзометаболитов человека как источников минерального питания применительно к БСЖО.

В задачи работы входило:

1. Изучить продукционные характеристики растений *Salicornia europaea* L., *Brassica juncea* L., *Lepidium sativum angustifolia* L., и *Nasturtium officinale* R.Br. при выращивании на растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.
2. Изучить влияние различных концентраций хлорида натрия в модельных растворах, имитирующих растворы с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, на фотосинтетическую продуктивность и накопление натрия растениями *Salicornia europaea* и *Nasturtium officinale*.
3. Изучить влияние различных концентраций хлорида натрия в модельных растворах, имитирующих растворы с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, на уровень перекисного окисления липидов в клетках растений *Salicornia europaea* и *Nasturtium officinale*.
4. Дать рекомендации по культивированию исследуемых видов растений при включении их в фототрофное звено БСЖО нового поколения.

Результаты данного исследования вносят вклад в курс «Физиология растений» раздел «минеральное питание» применительно к биорегенеративным системам жизнеобеспечения (БСЖО) и будут

использованы в создании БСЖО нового поколения в ИБФ СО РАН, а также могут быть использованы для снижения засоления почв и повышения их плодородия в естественных экосистемах.

## **Глава 1. Обзор литературы**

Для искусственных экологических экосистем до сих пор нет полноценного решения проблемы вовлечения экзометаболитов человека во внутрисистемный массообмен. По способу регенерации среды в общем случае системы жизнеобеспечения (СЖО) подразделяются на физико - химические и биолого - технические (БТСЖО). Для БТСЖО принцип функционирования основан на том, что средообразующая роль отведена растительному звену, а утилизация отходов в значительной степени осуществляется физико - химическим методом. Одной из наиболее важных проблем, на сегодняшний день, является разработка в БТСЖО экологически безопасного дополнительного физико - химического метода переработки органических отходов, способного достаточно быстро и без больших энергозатрат преобразовать отработанный органический материал в форму, приемлемую для дальнейшего поступления в звено высших растений. Одним из успешных вариантов осуществления такого метода является реактор «мокрого» сжигания, разработанный в лаборатории управления биосинтезом фототрофов Института биофизики СО РАН. Суть данного метода заключается в окислении органических отходов в среде перекиси водорода под действием переменного электрического поля [50]. Работы в данном направлении идут в различных странах, развивающих космическую отрасль. Например, японские ученые, занимающиеся переработкой отходов жизнедеятельности человека с помощью физико - химических методов, использовали специальные мембраны для извлечения NaCl из жидких выделений человека [64; 88]. Интенсивные работы по утилизации экзометаболитов человека с помощью микробиологических методов ведутся по программе МЕЛИССА Европейского Космического Агентства [72]. Впервые в России использованием биологических методов переработки жидких выделений человека начали заниматься ученые Института биофизики СО РАН в первом в мире экспериментальном комплексе, моделирующем замкнутую экологическую систему жизнеобеспечения человека с автономным управлением «Биос-3». В этой биологической

системе, включающей человека, ученые добавляли нативную мочу в питательный раствор для выращивания пшеницы [27; 65]. При добавлении нативной урины в питательный раствор для выращивания растений в БСЖО поступает целый комплекс биогенных элементов, в том числе азотосодержащие вещества (например, мочевины) и хлорид натрия. Однако урина содержит многочисленные органические компоненты, действие которых сложно предсказуемо, если урина добавляется в питательный раствор для растений. В «Биос-3» был разработан такой режим подачи урины в питательный раствор, при котором растения пшеницы использовали многие компоненты урины и давали удовлетворительный урожай зерна. Однако некоторые соединения, и в первую очередь NaCl, накапливались в несъедобной биомассе (в основном в солоmine) и оставались в системе в виде тупиковых отходов [27; 65]. Одной из наиболее важных задач включения жидких выделений человека во внутренний массообмен БСЖО, является решение проблемы введения NaCl в цикл круговорота веществ с целью возврата этого соединения человеку. Для решения такой задачи требуется создание комплекса технологий, основанных преимущественно на биологическом способе утилизации NaCl в СЖО.

Ученым в Институте биофизики СО РАН удалось частично решить проблему вовлечения хлористого натрия в БСЖО, с помощью растений галофитов, таких как солерос европейский [48; 86]. Однако для создания более полноценной растительной диеты человека в БСЖО, необходимо оценить возможности выращивания ряда растений, которые будут съедобны для человека и способные накапливать хлорид натрия. Такими растениями могут являться водяной кресс – салат, кресс – салат узколистный и горчица сизая. При этом в условиях интенсивной светокультуры необходимо изучить солеустойчивость данных видов растений.

### **1.1. Физиология солеустойчивости растений**

В районах недостаточного увлажнения вода, выпадающая в виде осадков, не вымывает из почвы все образовавшиеся продукты выветривания,



что приводит к обогащению почв минеральными солями. Помимо этого скопление солей наблюдается в почве по берегам морей[24].

Избыток солей в почве оказывает не просто угнетающее действие, а является токсичным для растений. Существуют разные типы засоления: хлоридное, сульфатное, карбонатное[24]. Наиболее вредны легкорастворимые соли, которые без труда проникают в цитоплазму: NaCl, MgCl<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub>, менее токсичны CaSO<sub>4</sub>, MgSO<sub>4</sub>, CaCO<sub>3</sub>. Большой токсический эффект оказывают хлоридные засоления, в то время как сульфатное менее вредно[14].

Определенный интерес представляет вопрос о различиях в уровне солеустойчивости разных органов растений. Некоторыми авторами выявлено, что главной причиной замедления роста растений в условиях засоления является не прямое влияние избытка солей в их тканях, а ослабление способности корней поставлять в побеги необходимые для их роста продукты метаболизма. В частности, отмечено, что угнетение роста растений в начале онтогенеза является следствием торможения поступления и превращения отдельных элементов минерального питания [20; 48].

Также авторами был замечен тот факт, что отрицательное действие высокой концентрации солей сказывается раньше всего на корневой системе растений. При этом в корнях страдают наружные клетки, непосредственно соприкасающиеся с раствором соли. Внезапное увеличение концентраций NaCl в среде приводит к резкому увеличению ионной проницаемости корневой системы [3]. В результате корни растений при избытке солей теряют тургор, отмирают и, ослизняясь, приобретают темную окраску[47].

Как известно при засолении поступление воды в растение сильно затруднено, что приводит к созданию в почве низкого водного потенциала. Одной из главных отрицательных сторон засоления почвы является также нарушение процессов обмена в растении. Работами физиолога Б. П. Строганова [48] показано, что под влиянием солей в растениях нарушается азотный обмен, что приводит к интенсивному распаду белков, в результате

происходит накопление промежуточных продуктов обмена веществ, токсически действующих на растение, таких как аммиак, кадаверин и путресцин, являющихся аналогами трупного яда. При сульфатном засолении в растении накапливаются сульфоксиды и сульфоны, которые также являются ядовитыми для растений. Повышенная концентрация солей, особенно хлористых, может действовать как разобщитель процессов окисления и фосфорилирования и тем самым нарушать снабжение растений макроэргическими фосфорными соединениями. Под влиянием солей происходят нарушения ультраструктуры клеток, в частности изменения в структуре хлоропластов, в результате происходит набухание гранул и ламелл у хлоропластов [22].

Авторами также отмечено влияние солей на митохондрии. Известно, что при хлоридном засолении митохондрии набухают, что ведет к разобщению окислительного фосфорилирования и нарушению проницаемости мембран. Следовательно, нарушение сопряженности окисления с фосфорилированием лишает растительный организм механизма аккумуляирования энергии. В результате, растение испытывает «энергетический голод» [1].

Однако известны и факты положительного влияния засоления субстрата на накопление массы корней при замедленном росте побегов [19].

В побеге, при засолении в первую очередь повреждаются клетки проводящей системы, по которым раствор солей поднимается к надземным органам [54].

В результате обобщения данных о влиянии засоления среды выделены следующие факторы угнетения растений при засолении [19]:

- 1) отрицательные изменения в работе механизмов осморегуляции;
- 2) дисбаланс минерального состава среды, в результате которого происходят нарушения минерального питания растений;
- 3) стресс на сильное засоление;
- 4) токсикация.

Следует также отметить, что небольшие концентрации ионов  $\text{Cl}^-$  и  $\text{SO}_4^{2-}$  даже необходимы для нормального питания растений, но их избыток оказывает осмотическое и токсическое действие на растение. Помимо этого засоление угнетает биологическое разнообразие микроорганизмов, жизнедеятельность которых весьма существенна для высших растений[52].

Часть засоленных почв характеризуется повышенной щелочностью почвенного раствора, может достигать до 8,5 – 10,0, когда оптимальная реакция среды составляет 5,0 – 7,0. Встречаются еще и кислые почвы с показателями pH 3,5 – 4,0[23].

К сожалению, засоленные почвы широко распространены во многих странах мира. Они занимают 25% поверхности суши и их территория постоянно расширяется[14].

Растения в ходе эволюции приспособились к различным местам обитания, стараясь занять мало востребованные экологические ниши, порой даже экстремальные для живых организмов. Ярким примером такого приспособления могут служить растения, способные не просто выживать, а благополучно произрастать на засоленных почвах[39]. Это растения - галофиты или солелюбы - (от др.-греч. ἅλς — соль и φυτόν — растение) — растения, способные переносить высокие уровни засоления почвы, то есть галофиты могут жить на почвах с концентрацией солей более 0,5% от сухой массы почвы. Это такие семейства как *Chenopodiaceae* (маревые), *Plumbaginaceae* (свинчатковые), *Frankeniaceae* (франкениевые), *Tamaricaceae* (тамаринсовые) [14].

Согласно представлению Б. А. Келлера [21], приуроченность галофитов к засоленным почвам объясняется потребностью растений в солях, которая выработалась у них в процессе эволюции в условиях засоления. Наряду с этим П. А. Генкель и А. А. Шахов [9] рассматривают благоприятные условия водного режима солончаков (близкое залегание грунтовых вод) как фактор, определяющий существование большинства галофитов на засоленных почвах. Механизмы солеустойчивости растений - галофитов генетически

закреплены и являются конститутивными, то есть проявляются в любых условиях, независимо от наличия или отсутствия засоления [23].

Интересные данные были получены по физиологии приспособления галофитов. Благодаря своим приспособительным свойствам галофиты относительно легко преодолевают высокое осмотическое давление засоленного почвенного раствора. Оказалось, что у одних групп галофитов осмотический актив образуется главным образом за счет органических веществ, тогда как у других он состоит из минеральных солей, поступающих из засоленного субстрата. Такие растения, как приморская полынь (*Artemisia maritima salina*), биюргун (*Anabasis salsa*), накапливают в своих органах относительно большое количество углеводов и сравнительно немного солей, тогда как у солероса (*Salicornia herbacea*), сведы (*Suaeda maritima*), сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*) наблюдается обратная закономерность[34].

Галофиты бывают облигатными, то есть они благополучно произрастают на засоленных почвах, и практически не растут на незасоленных почвах, то есть для многих галофитов повышение концентрации солей даже благоприятный фактор. Например, для *Salicornia europaea* L. оптимальная концентрация поваренной соли в почвенном растворе составляет 2 - 3%, а пресный раствор вызывает угнетения развития и роста. Однако выносливость галофитов к засолению тоже имеет границы, при критически высоких концентрациях растение начинает испытывать угнетение в скорости роста и развитии[14].

Благодаря своим приспособительным свойствам галофиты можно разделить на три группы[9].

- 1) Настоящие галофиты, или эвгалофиты - самые солеустойчивые растения, накапливающие в вакуолях значительные концентрации солей. Некоторые солянки накапливают до 7 % солей от массы клеточного сока, в результате чего водный потенциал клеток сильно уменьшается и вода поступает в них даже из засоленной почвы. Вследствие высокого осмотического давления в клетках растения

обладают большей сосущей силой, позволяющей поглощать воду из сильно засоленной почвы. К этой группе относятся преимущественно *солянки* (семейство маревых или лебедевых - *Chenopodiaceae*), растущие на мокрых солончаках, по берегам морей, соленых озер. Примерами таких растений могут служить солерос, сведа морская, сарсазан, некоторые виды тамарикса.

- 2) Солевыделяющие галофиты, или криптогалофиты, поглощая соли, они не накапливают их внутри тканей, а выводят из клеток с помощью секреторных железок (гидатод), расположенных на листьях. Выделение солей железками осуществляется с помощью ионных насосов и сопровождается транспортом больших количеств воды. Соли оседают белыми налетами на листьях. Часть солей удаляется с опадающими листьями. Эти физиологические особенности характерны для таких растений как кермек (*Statice gmeline*) и тамарикс (*Tamarix spectosa*). Галофиты этих двух групп также называют солянками.
- 3) Соленепроницаемые галофиты, или гликогалофиты приспособляются к произрастанию на засоленных почвах благодаря накоплению в тканях органических веществ. Растут на менее засоленных почвах. Высокое осмотическое давление в их клетках поддерживается за счет продуктов фотосинтеза, а клетки малопроницаемы для солей. Типичный представитель этой группы — полынь (*Artemisia salina*).

Некоторые виды галофитов, такие как солерос европейский, обладают признаками суккулентности. Механизмом приспособления таких видов растений является накопление влаги в сочных листьях и стеблях за счет уменьшения транспирации с помощью толстой кутикулы [6].

Растения, не способные выживать на соленых почвах, называют гликофитами (от греч. *glykús* — сладкий и *phytón* — растение) [39]. Для них вредно засоление почвы равное 0,5%. Это большинство представителей

высших растений, чьи места обитания обладают высоким коэффициентом увлажнения и не имеют крупных источников легко растворимых минеральных веществ (моря). Почти все представители культурных растений являются гликофитами [5].

Механизмы защиты растений - гликофитов являются индуцибельными, то есть, хотя они и предопределены генетически, они реализуются лишь при действии этого экстремального фактора [23].

По своим физиологическим свойствам гликофиты разделяют на 3 основные группы[53]:

1. Устойчивые к засолению - растения, способные произрастать в среде с высоким содержанием солей. К ним относятся такие виды растений как ячмень, хлопчатник, клевер, капуста и другие.
2. Среднеустойчивые к засолению - растения, способные произрастать на средnezасоленных почвах. Типичными представителями данной группы растений являются сельскохозяйственные культуры, такие как рожь, картофель, лук, морковь и многие другие.
3. Слабоустойчивые к засолению – растения, выдерживающие лишь слабое засоление. Например, такие виды растений как сорго, гречиха, лен, редька и другие сельскохозяйственные виды растений.

Известны различные механизмы защиты гликофитов от избыточного засоления [22]:

1. Работа  $H^+$ -насоса ( $H^+$ -АТФаза) в ионно - транспортных процессах в плазматической мембране у растений - гликофитов. Функция протонного насоса состоит в выведении  $H^+$  из цитозоля в наружную среду. В результате на мембране генерируется градиент электрохимического потенциала протонов. Эта энергия далее может быть использована для переноса других ионов, в том числе и выведения  $Na^+$  из клетки.  $H^+$ -насос обеспечивает также перенос  $K^+$  в клетку.

2. Механизм ионообменной диффузии -  $H^+/Na^+$ -антипортер. Он обменивает  $H^+$  внешней среды на внутриклеточный  $Na^+$  в цитозоле, таким образом снижается уровень  $Na^+$  в клетке.

Стоит также отметить, что в природе не существует четких границ между галофитами и гликофитами. Разная степень засоления и другие факторы среды породили множество путей адаптации к засолённости почв[23; 55].

## **1.2. Характеристика исследуемых видов растений**

### **1.2.1. Солерос европейский (*Salicornia europaea* L.)**

Солерос европейский – это суккулентный однолетник с сочным ветвистым стеблем и редуцированными листьями, по форме напоминающими чешуйки, высотой до 30 см [76]. Стебель членистый, почти всегда прямостоячий, с членистыми, супротивными, голыми ветвями, нередко краснеющий [56; 76; 87]. Чашечки цилиндрические, под узлом немного утолщенные. Соцветия в виде сочных, плотных, цилиндрических колосков, 1—6 см длиной, 2—2,5 мм шириной, на коротких ножках, располагаются на концах стеблей и ветвей. Цветки чаще обоеполые, погружены в ткань стебля, сидят большей частью по 3, верхний цветок часто более крупный, боковые расположены ниже среднего, в общем образуя как бы треугольник[69]. Околоцветник в виде ромбического щитка с отверстием, из которого высовываются тычинки и рыльца. Завязь одногнездная. Плоды около 1,5 мм длиной, коротковолосистые, яйцевидные, вертикальные. Цветет во второй половине лета, с конца июня по август[25].

Солерос европейский съедобен, его выращивают и добавляют в салаты, а также используют в качестве гарнира к блюдам из рыбы и морепродуктов. В пищу идут молодые побеги в сыром виде либо после термической обработки, которые часто заправляют оливковым или сливочным маслом. После недельного роста в сердцевине стебля образуются жёсткие волокна, поэтому чаще всего употребляют в пищу молодые растения, по консистенции и вкусу напоминающие спаржу или шпинат. Из диетических недостатков

блюда называют повышенное содержание поваренной соли и сапонинов, которые могут негативно повлиять на обмен веществ и отложение холестерина [83].

Трава и корни солероса европейского содержат алкалоиды саликорнин и салигерпин (0,04—0,09%). В корнях также найдены флавоноиды, а в траве — холин бетаин, аскорбиновая кислота, дубильные вещества, флорафен, антоциан, бета-цианидин, сахароза, оксалаты, смоляные и жирные кислоты, растворимые сернокислые соли калия, натрия, магния, а также хлорид и карбонат натрия, бромид, йодид магния. Разнообразие солей в растении сильно колеблется и зависит от характера засоления почвы [25].

Соленаккапливающие галофиты (эвгалофиты), к которым относится солерос европейский, имеет некоторые преимущества перед другими культурами, выращиваемыми в данном эксперименте. Эти растения поселяются на сильно засоленных и увлажненных почвах, поглощают из почвы большое количество солей. Длительное пребывание растений в таких условиях привело к тому, что присутствие солей стало для них физиологической потребностью [42]. Поэтому солерос европейский является одним из наиболее солеустойчивых видов растений в мире, растение может произрастать при засолении более 1000 мМ NaCl [84]. Одновременно с солями эвгалофиты накапливают в тканях и воду. В работах Tikhomirova с соавторами [86] и Sulian с соавторами [85] показано, что солерос европейский может накапливать в большом количестве не только NaCl, но и другие минеральные элементы.

Показано, что содержание натрия в съедобной части солероса, в зависимости от концентрации минеральных солей в питательном растворе, составляло от 8 г (минимальное содержание солей) до 15 г (максимальное содержание солей). Таким образом, выращивание солероса европейского на растворах с высокими концентрациями минеральных солей, эквивалентными концентрациям минеральных солей в моче человека, не приводило к существенному снижению продуктивности растений [86].



Nies соавторами [78] обнаружили, что высокое содержание хлорида натрия в растворе оказывает влияние на аккумуляцию нитратов в растениях солероса европейского. Также авторы выявили, что высокая концентрация цитозольного  $\text{Ca}^{2+}$  зависит от концентрации хлористого натрия в питательном растворе.

Другими авторами [80] было показано, что при концентрации 0 мМ NaCl наблюдается высокое накопление  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$ , и низкое содержание ионов  $\text{Na}^+$  в растениях солероса европейского. При концентрации NaCl 100 и 300 мМ авторы не наблюдали значительных изменений в росте растений солероса европейского. Однако при добавлении в питательный раствор 500 и 700 мМ NaCl было замечено угнетение роста растения. Кроме того, общее содержание глутамата в побегах растений было выше при выращивании на питательном растворе без добавления NaCl. Содержание пролина в растении заметно повысилось при добавлении в питательный раствор 500 и 700 мМ NaCl. Также было отмечено увеличение содержания глицин бетаина в растениях солероса европейского при добавлении хлорида натрия в питательный раствор, однако уровень бетаин альдегиддегидрогеназной активности был низок в растениях при выращивании на растворах без добавления NaCl. В результате авторы отмечают, что для солероса европейского необходим NaCl для нормального роста, важны и свободные аминокислоты (пролин, глицин бетаин), которые накапливаются в растительной клетке при высоком содержании хлорида натрия в питательном растворе. Также авторы отмечают, что хлорид натрия нужен солеросу европейскому для поддержания баланса осмотического потенциала [80].

В работе Ushakova с соавторами было показано, что при интенсивности ФАР 600 мкмоль/(м<sup>2</sup> с) продуктивность растений солероса европейского возрастала с увеличением уровня засоления, а при интенсивности ФАР 1150 мкмоль/(м<sup>2</sup> с) продуктивность растений была выше при концентрации NaCl, равной 171 мМ. Интересно, что содержание свободных аминокислот в

надземных органах солероса европейского, вне зависимости от интенсивности ФАР, уменьшалось с увеличением уровня засоления, а содержание Na, напротив, возрастало. Авторами обнаружено, что главным органическим осморегулятором для данного вида растений является глутаминовая кислота, а не пролин. Авторы также выяснили, что использование мочевины способствовало получению высокой продуктивности растений солероса европейского [90].

Рядом авторов [57; 58; 89; 79] было выяснено, что при разной интенсивности ФАР и выращивании растений солероса европейского в условиях фотопериода, когда длительность светового дня составляет 12–18 ч, растения могут выдерживать засоление выше 1000 мМ NaCl. Также авторами было обнаружено, что оптимальные концентрации NaCl для роста растений солероса европейского находятся в диапазоне 170–400 мМ. В работе Тихомировой с соавторами [49] было показано, что при разной интенсивности ФАР, и выращивании растений при непрерывном освещении в замкнутой экологической системе, продуктивность растений была максимальной при концентрации хлористого натрия 171 мМ. Авторами также было показано, что уровень засоления питательных растворов и интенсивность ФАР оказывали влияние на содержание фотосинтетических пигментов в надземных органах растений. Однако изменение в содержании пигментов не сказывалось на росте растений. Исключением являются растения солероса европейского в варианте с максимальным засолением, равным 513 мМ, у которых наблюдалось ингибирование роста и минимальное содержание пигментов, что возможно связано с фотоингибированием и образованием различных активных форм кислорода. Авторами выяснено, что максимальный уровень засоления уже при интенсивности ФАР 690 мкмоль/(м<sup>2</sup> с) является повреждающим фактором для растений солероса европейского, что приводит к образованию малонового диальдегида (МДА) в клетках растений. Интересно, что

максимальное содержание натрия в солеросе европейском наблюдалось при максимальном уровне засоления.

Рядом авторов [71; 84] показано, что поглощение CO<sub>2</sub> растениями солероса европейского в отсутствие засоления был значительно выше, чем при добавлении хлорида натрия в питательный раствор. Авторами зафиксировано, что изменение параметров фотосинтеза растений солероса европейского зависит от добавления в питательный раствор хлорида натрия.

### **1.2.2. Горчица сизая (*Brassicajuncea*L.)**

Горчица сизая имеет голый, ветвистый стебель; нижние листья зеленые, ясно черешковые, волнистые или почти голые, лировидно – перисто – надрезанные, реже курчавые или курчаво – перистые. У культурных форм листья часто очень красиво рассечены, плюмажного типа. Стеблевые листья сизоватые (у садовых форм желтовато - зеленые), не стеблеобъемлющие, главным образом сидячие. Соцветие ближе к щитковидному, но у некоторых азиатских форм оно вполне кистевидное. Лепестки золотисто – желтые, завязь содержит 12 – 20 семян. Стручки бугорчатые, средняя жилка на створках ясно заметная. Носик стручка тонкий, шиловидный, составляет около ¼ его длины; семена темно – бурые, реже желтые, ясно ячеистые, 1 – 1,3 мм в диаметре. Возделывается в качестве масличного растения. Как овощ употребляется в виде салата (листовые сорта) и в виде корнеплода (корнеплодная форма – *Sinapisjuncea* var. *napiformis*). Горчица сизая – очень скороспелое растение. Горчицу высевают лентами с расстоянием между строчками 20 – 25 см, на гектар идет 4 – 5 кг семян; 1000 семян весят 1,1 – 2 г. По мере разрастания посев прореживают, выдернутые растения используют в пищу. Листья горчицы богаты витамином С. Употребляется она в качестве салата, в добавлении к другим овощам и как гарнир к рыбным и мясным блюдам [18].

Горчица сизая относится к семейству капустных (Brassicaceae). Горчица сизая является гликофитом [60]. У горчицы сизой наиболее ценной частью продукции являются семена, которые содержат свободные жирные

кислоты, белки, фосфолипиды, триглицериды, углеводы, альдегиды, кетоны, тиогликозиды, ферменты, витамины, эфирное масло и другие органические и минеральные соединения [36]. Химический состав семян горчицы сизой содержит – 20 - 50% горчичного масла, 0,5 - 2,9% эфирного масла, гликозиды и ферменты. Листья сизой горчицы содержат аскорбиновую кислоту, кальций, железо, каротин[4]. Горчица сизая отличается высокой засухоустойчивостью. Самую высокую потребность в воде испытывает в период бутонизации — цветения. К почвам горчица сизая нетребовательна. Хорошо растет на черноземных, каштановых почвах. Малопригодны для нее почвы тяжелые, заплывающие, а также засоленные. На образование 1 т семян она выносит из почвы 70 — 75 кг N, 25 — 30 кг P, и 50 — 60 кг K<sub>2</sub>O[2].

По характеру фотопериодических реакций зацветания горчица сизая является длиннодневным растением, развитие которого идет наиболее интенсивно при 24 – часовом освещении и замедляется при укорочении дня [43].

Фотопериодизм горчицы сизой изучали ученые Makus и Lester [74]. Исследования показали, что увеличение продолжительности темноты у растений горчицы сизой не оказывает существенного влияния на продуктивность, однако наблюдается увеличение содержания пигментов в листьях, содержания воды, большинства минеральных веществ, а также снижение общего уровня аскорбиновой кислоты. При продолжительном освещении происходит увеличение у исследуемых растений общей и средней листовой биомассы. Содержание свободной аскорбиновой кислоты, NO<sub>3</sub>, Mg, соотношение хлорофилл а и б, и соотношение хлорофиллов и каротиноидов уменьшалось в течение вегетации. Полученные результаты свидетельствуют о том, что содержание витамина С в зеленых органах горчицы сизой может быть повышено за счет уборки урожая в период высокой интенсивности света. Тем не менее, такие периоды часто совпадают с периодами с более высокими температурами, что может привести к увеличению испарения воды из растения и соответственно, к снижению качества продукции[74].

Наличие в семенах горчицы сизой и продуктах их переработки тиогликозидов определяет возможность использования этого растения в медицинской промышленности [33]. Тиогликозиды, по сути, являются нейтральным веществом, которое при взаимодействии с особыми ферментами быстро гидролизуется, в результате чего образуются биологически активные соединения (изотиоцианаты). При изучении эфирных масел горчицы сизой учеными было выяснено, что в горчице сизой содержатся различные изотиоцианаты: аллилизотиоцианат, бутилизотиоцианат и фенилэтилизотиоцианат. Эти вещества определяют медицинские свойства горчичного порошка [51].

В работе Ashraf и McNeilly [61] были исследованы 4 вида горчицы, которые являются потенциальными солеустойчивыми растениями: *Brassicanapus*, *Brassica carinata*, *Brassica juncea* и *Brassica campestris*. Исследования показали, что растение *B. napus* является самым солеустойчивым растением, среди изученных видов горчицы, самым не солеустойчивым видом горчицы является *B. campestris*, среднеустойчивыми растениями горчицы, как выяснили авторы, является *B. carinata*, *B. juncea*.

Засоление хлоридом натрия играет важную роль в ассимиляции таких химических элементов, как N и S растениями горчицы сизой. Известно, что высокая засоленность натрием ( $\text{Na}^+$ ) вызывает осмотические и метаболические нарушения в растениях горчицы сизой и изменяет работу многих ферментов, участвующих в фиксации азота (N), и ферментов, в которых сера (S) является составной частью, при этом снижается поглощение питательных веществ [70; 62; 77; 82].

Авторы Verma and Mishra [92] сообщают, что экзогенный путресцин, то есть полиамин, влияет на деятельность ряда антиоксидантных ферментов, таких как супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза, аскорбатпероксидаза и глутатион - редуктаза, при засолении питательного раствора хлоридом натрия. Однако, наблюдается уменьшение содержания перекиси водорода и торможение перекисного окисления липидов в растениях горчицы

сизой. Таким образом, авторами доказано, что положительный эффект от экзогенных полиаминов может быть связан с его антиоксидантными свойствами.

Исследования солеустойчивости растений горчицы сизой при различных уровнях засоления NaCl показали, что при концентрации NaCl 4 дС/м<sup>-1</sup>, Partí с соавторами [80] наблюдали высокую урожайность растений, а также низкое содержание фосфолипидов и гликолипидов в растениях горчицы сизой, в то время как при более высоком засолении, наблюдается значительное увеличение содержания как фосфолипидов, так и гликолипидов. Полярные липиды являются, главным образом, мембранными липидными компонентами, и необходимы для того, чтобы поддерживать полярность и целостность мембраны. Все изменения, вызванные полярными липидами, могут рассматриваться как адаптация растений горчицы сизой к солевому стрессу.

Другими авторами было показано, что при засолении NaCl 100 и 150 мМ уменьшается содержание хлорофиллов а и б в ответ на солевой стресс в растениях горчицы сизой. В варианте, где в питательный раствор добавляли NaCl и гиббереллины, отмечено увеличение содержания пигментов в растениях горчицы сизой. При исследовании влияния засоления на уровень МДА в клетках растений горчицы сизой наблюдалась обратная картина. При уровнях засоления 100 и 150 мМ NaCl уровень МДА значительно увеличивается. При добавлении в питательный раствор NaCl и гиббереллинов отмечено снижение уровня МДА в клетках растений [59].

Установлено, что в условиях засоления питательных растворов хлористым натрием значительно снижается рост растений, показатели газообмена, при этом повышается содержание пролина в растениях горчицы сизой [67].

В результате проведенного эксперимента Wani [93] было выяснено, что снижение проводимости устьиц, внутренней фотосинтеза, скорости фотосинтеза и дыхания соразмерно с концентрацией NaCl. Авторами

установлено, что значения хлорофилла и антиоксидантов, полученные в ходе эксперимента, могут быть использованы в качестве потенциальных маркеров для отбора горчичных растений при солевом стрессе.

### **1.2.3. Кресс - салат узколистный (*Lepidium sativum angustifolia*L.)**

Однолетнее голое растение; стебель одиночный, прямой, метельчатый с прямыми ветвями; прикорневые листья неправильно – или двояко – рассеченные или лопастные, редко только зубчатые, обратно – овальные; верхние листья линейные, цельные, острые. Цветочные кисти сильно удлиненные, рыхлые, ось большей частью совершенно голая; цветоносы цилиндрические, голые, равны S или  $\frac{3}{4}$  длины стручочка, 3 мм длины; стручочки округло – овальные, выемчатые, от середины или от нижней трети до верхушки крылатые, 5 – 6 мм длины, около 4 мм ширины, столбик почти равен выемке; семена яйцевидные, только слегка сплюснутые, почти гладкие, без каймы, темно – рыжие. Вес 1000 семян – 1,6 – 2 г. Семена сохраняют всхожесть 3 – 4 года. Растение нетребовательное к почвенным условиям. Растет очень быстро и пригодно к употреблению уже через 14 дней после посева. Высевать его можно в любые сроки. Через месяц после всходов зацветает и через два с небольшим дает зрелые семена. Лучше удается на затененных местах. Посев делается лентами с расстоянием между строчками 20 – 25 см. Норма высева семян – 8 кг/га. Посев прореживают постепенно, используя в пищу прореденные растения. Семена содержат до 58% масла, годного для употребления в пищу. Медонос второго разряда. В молодых листьях кресс – салата много витамина С; употребляется в свежем виде [18].

Кресс - салат узколистный относится к семейству капустные или крестоцветные (Brassicaceae). Кресс - салат узколистный является гликофитом[75], это зеленое растение произрастает как в диких условиях, так и в домашних условиях, то есть является культурным растением[41]. Кресс – салат относится к длиннодневным растениям [44]. Кресс - салат узколистный часто используется в кулинарии в качестве приправы, то есть является съедобным зеленым растением. В молодых растениях содержатся

протеин (значительное количество), рибофлавин, тиамин, минеральные соли калия, кальция, железа, каротин, рутин, йод, витамины группы В, Р, РР и С, флавоноиды, фосфаты, углеводы, эфирное, а также жирное масло (до 60%). Кресс - салат - скороспелое холодостойкое растение, но требовательное к почвенной влаге. Недостаток влаги приводит к быстрому стеблеванию и образованию цветоноса (минуя фазу розетки)[4].

Аминокислотный состав семян растений кресс – салата был изучен Пятигорскими учеными. Авторами было обнаружено, что в семенах кресс – салата идентифицировано 15 аминокислот, в том числе и 7 незаменимых, таких как треонин, валин, метионин, изолейцин, фенилаланин и лизин. Основными аминокислотами по содержанию в растениях кресс – салата являются аспаргиновая кислота (1,71%), глутаминовая кислота (1,91%), валин (1,27%), лейцин (1,53%), аргинин (1,31%), изолейцин (0,99%) и фенилаланин (0,94%) [35].

Кресс - салат является тест - культурой, которая успешно используется в фитоиндикации. Исследования, которые были проведены в зоне солеотвалов в Пермском крае, показали, что ростовые показатели и показатели биомассы тест - культуры достоверно не снижаются ни в вариантах с засолением 0,4 % и 0,6 % хлоридами натрия, ни в варианте отдельного ощелачивания. Угнетение роста тест-культуры и снижение ее биомассы отмечено только в варианте с повышенным содержанием хлорида натрия (0,6 %) и с дополнительным ощелачиванием. При выращивании растений в среде с концентрацией 0,4 и 0,6 % хлорида натрия наблюдалось статистически достоверное повышение уровня аскорбиновой кислоты по сравнению с контролем[28]. Уменьшение количества аскорбата при действии стрессовых факторов может указывать на активное участие этого низкомолекулярного антиоксиданта в нейтрализации активных форм кислорода и его использование в реакциях поддержания пула  $\alpha$ -токоферола [32].



При изучении пигментного состава кресс – салата при различных концентрациях хлорида натрия было выявлено, что максимальное содержание хлорофилла а и б, а также каротиноидов (мг/г сырой массы) наблюдается при концентрации NaCl 50 мМ. Максимальное соотношение хлорофиллов а и б было зафиксировано при засолении 100 мМ NaCl. Показано, что кресс – салат чувствителен к засолению, и в связи с этим в ходе эксперимента происходило ингибирование роста растений [63].

Другими авторами был изучен пигментный состав растений кресс – салата при засолении растворов хлористым натрием и при защелачивании корневой среды. Результаты показали, что в варианте только с засолением раствора наблюдалось ингибирование роста растений кресс - салата по сравнению с контролем. Было установлено, что действие ощелачивания корневой среды, особенно в сочетании с засоляющим фактором, достоверно повысило количество каротиноидов в растениях кресс - салата по сравнению с контрольным вариантом. Повышение содержания этих соединений в растениях имеет адаптивное значение, так как каротиноидам принадлежит протекторная роль [17].

#### **1.2.4. Водяной кресс - салат (*Nasturtium officinale* R. BR.)**

Быстроразвивающееся многолетнее растение (известен как ранний овощ), голое, с толстым полым приподнимающимся и укореняющимся стеблем, высотой 10 – 60 см; листья перисто – рассеченные, на широких черешках, с 2 – 7 парами продолговатых или овальных, более или менее выемчато – городчатых, при основании асимметричных боковых долей и более крупной округлой или яйцевидной, по краю волнисто – зубчатой верхушечной долей. Чашелистики длиной 2 – 3 мм; лепестки белые, длиной 4 – 6 мм, тычиночные нити фиолетовые; плоды линейные, нередко слегка согнутые и сжатые, длиной приблизительно 15 – 20 мм, шириной около 1,8 – 2,5 мм, на верхушке с коротким мясистым столбиком и головчатым, слегка двулопастным рыльцем, на ножках длиной 10 – 20 мм, оттопыренных горизонтально; семена двурядные, мелкие, мелкоячеистые, красновато –

коричневые. Растет на болотах, в лужах со стоячей водой, по берегам ключей, прудов и т.д. Размножается семенами и черенками. Культивируется на огородах во влажных местах, а также в теплицах и парниках. Для ранней выгонки водяной кресс – салат выгоднее сажать семенной рассадой, а лучше всего рассадой, выращенной из стеблевых черенков. Листья вырастают постепенно, и потому он может использоваться в течение всего лета. В пищу используют листья и верхушки молодых побегов [18].

Водяной кресс - салат относится к семейству капустные или крестоцветные (*Brassicaceae*). Это зеленое растение относится к группе гликофитов[68]. Известно, что водяной кресс – салат обладает антиоксидантными свойствами. В работе Гинса с соавторами [10; 11]было выявлено, что наиболее богаты флавоноидами листья зеленных культур, таких как водяной кресс – салат. Также авторами установлено, что растения водяного кресс – салата содержат глюкозинолаты, продукты гидролиза которых обладают антиокислительной активностью, а также водяной кресс – салат обладает противоопухолевой, антимикробной и антигельминтной биологической активностью. Водяной кресс - салат также используется в кулинарии в виде приправ. Это полезное растение, богатое многими веществами: железом, фосфором, калием, азотистыми маслами, витаминами А, В, С, О, Е, К, содержит гликозид, глюконастурцин, сапонины, алкалоиды, 3 — 4 % углеводов. В семенах содержится 22 — 24 % жирного масла, в его состав входят олеиновая, линолевая, эруковая, пальмитиновая, стеариновая, линоленовая кислоты [16].

Другими авторами было изучено влияние различных концентраций NaCl (0, 50, 100 и 150 мМ) на содержание пигментов в надземных органах растений водяного кресс – салата и на содержание МДА в клетках растений. При 150 мМ NaCl, увеличение активности антиоксидантных ферментов: супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы и гваякола произошло в соответствии с уменьшением содержания аскорбиновой кислоты, полифенолов, танина и флавоноидов в растении водяного кресс - салата. Эти

результаты указывают на то, что водяной кресс - салат способен не только произрастать, но и сохранять природные антиоксидантные соединения, такие как, витамин С, каротиноиды и полифенолы, при культивировании растений с засолением NaCl, равным 150 мМ, но не на более высоких уровнях засоления хлористым натрием [68].

## **Глава 2. Материалы и методы исследования.**

## 2.1. Объект исследования и технология выращивания растений

В качестве объектов исследования были выбраны растения горчицы сизой (*Brassica juncea* L.)JapanagawaShirokuki (Япония) М-09, водяного кресс – салата (*Nasturtium officinale* R.Br.)К-5 (Канада), кресс – салата узколистного (*Lepidium sativum angustifolia*L.) и солероса европейского (*Salicornia europaea* L.). Семена всех исследуемых видов растений, за исключением солероса европейского, были предоставлены Всероссийским институтом растениеводства им. Н.И. Вавилова г. Санкт-Петербург (ВИР РАСХН).

Растения выращивали в вегетационной камере при круглосуточном освещении в вегетационных сосудах из нержавеющей стали, с посевной площадью 0,032 м<sup>2</sup>. Температуру воздуха в камере поддерживали на уровне 24°С. Источником освещения являлись металлогалогенные лампы ДМЗ - 3000. Интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР) составляла 690 мкмоль\*м<sup>-2</sup>\*с<sup>-1</sup>.

Посадочный материал получали следующим образом. Семена солероса европейского (*Salicornia europaea*) высевали в ППС, который ежедневно увлажняли до появления всходов, а затем ежедневно поливали водой. Минеральный состав исходного ППС, использованного для получения посадочного материала растений *Salicornia europaea*, представлен в таблице 1. Всходы недельного возраста перемещали из субстрата в ½ раствора Кнопа с добавками цитрата железа и микроэлементов на 7 суток для адаптации растений к водной среде. Семена горчицы сизой, водяного кресс – салата канадского, кресс – салата узколистного высевали и проращивали в чашках Петри на увлажненной фильтровальной бумаге до появления всходов. Всходы перемещали из чашек Петри в ½ раствора Кнопа на 7 суток для адаптации растений к водной среде. В дальнейшем растения всех исследуемых видов выращивали методом водной культуры в 2,5 - литровых сосудах. Плотность посадки соответствовала 3 растениям на 0,032 м<sup>2</sup>.

Было проведено 2 серии экспериментов. В первой серии экспериментов для культивирования растений горчицы сизой, водяного кресс – салата, кресс

– салата узколистного и солероса европейского был использован питательный раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, полученный после выращивания на нем растений пшеницы.

Питательный раствор был получен следующим образом. Растения пшеницы *Triticum aestivum* L. линия 232 селекции Г.М. Лисовского выращивали в конвейерном режиме на растворе, приготовленном на основе минерализованных по методу Ю.А. Куденко [90] экзометаболитов человек в течение 70 суток. Во время уборки каждого возраста растений пшеницы из бака для полива отбирали 6 л раствора и использовали для культивирования исследуемых растений. Минеральный состав раствора, использованного для культивирования растений горчицы сизой, водяного кресс – салата, кресс – салата узколистного и солероса европейского, представлен в таблице 2.

Таблица 1 - Минеральный состав исходного ППС, использованного для получения посадочного материала растений *Salicornia europaea* (г/кг)

P	S	K	Na	Ca	Mg	Fe	Нобщий
6,083	6,04	10,5	1,05	63	5,48	54,51	23,1

Таблица 2 – Минеральный состав исходного раствора, использованного для культивирования исследуемых растений (мг/л)

Ca	K	Mg	Na	P	S	N	Микроэлементы	Лимоннокислое железо
229	216	41	263	41	86	150	1,7	2,4

Исходный объем раствора составлял 2 л. В первую неделю вегетации в сосуды с растениями добавляли воду по мере испарения растворов. Затем коррекцию растворов проводили исходным раствором так, чтобы за вегетацию в каждый сосуд было внесено всего 6 л раствора. Питательные растворы постоянно обогащали кислородом. Общее количество макро - и микроэлементов, лимоннокислое железа, внесенных в питательные

растворы за период вегетации в первой серии экспериментов приведен в таблице 3.

Таблица 3 – Общее количество макро - и микроэлементов, лимоннокислого железа, внесенных в 2 л питательного раствора за период вегетации (мг)

Ca	K	Mg	Na	P	S	N	Микроэлементы	Лимоннокислое железо
1374	1296	246	1578	246	516	900	3,4	4,8

Уборку растений проводили после полной эвапотранспирации растворов в возрасте: солерос европейский – 35 суток, горчица сизая – 28 суток, кресс-салат узколистный - 28 суток, водяной кресс – салат канадский – 28 суток.

Объектами исследования во второй серии экспериментов были растения водяного кресс – салата (*Nasturtium officinale* R. Br.) К-5 (Канада) и солероса европейского (*Salicornia europaea* L.).

Культивирование всех исследуемых видов осуществляли методом водной культуры.

Для каждого вида растений был использован модельный раствор, имитирующий раствор с добавлением экзометаболитов человека, с различными концентрациями NaCl. Минеральный состав исходного питательного раствора, используемого для культивирования исследуемых видов растений представлен в таблице 4.

Таблица 4 – Минеральный состав исходного питательного раствора, используемого для культивирования исследуемых видов растений (мг/л)

Ca	K	Mg	Na	P	S	N	Микроэлементы	Лимоннокислое железо
229	216	41	0,007	41	86	150	1,7	2,4

В ИБФ СО РАН разрабатывается метод обессоливания растворов с добавлением минерализованных экзометаболитов, что позволяет извлекать хлорид натрия из растворов и вносить его в питательные растворы в

необходимом количестве. Для растений солероса европейского, вероятно, это позволит повысить продуктивность растений за счет более высокой концентрации хлорида натрия в исходном растворе в начале вегетации. Однако необходимо выяснить, как внесение хлорида натрия в питательные растворы на разных этапах роста скажется на продуктивности и накоплении натрия в растениях солероса европейского и водяного кресс-салата.

Для водяного кресс – салата в начале эксперимента на 1 л исходного раствора было добавлено следующее количество NaCl: 0,02 г, 0,7 г, 1,4 г, 2,1 г, 2,5 г и 5 г.

Для солероса европейского в начале эксперимента на 1 л исходного раствора было добавлено следующее количество NaCl: 0,02 г, 0,7 г, 1,4 г, 2,1 г и 10 г.

Как и в первой серии экспериментов, исходный объем раствора составлял 2 л. В первую неделю вегетации в сосуды с растениями добавляли воду по мере испарения растворов. Затем коррекцию растворов проводили исходным раствором так, чтобы за вегетацию в каждый сосуд было внесено всего 6 л раствора. Поскольку в 6 л раствора с добавлением минерализованных экзометаболитов человека содержание хлорида натрия составляет 4,2 г, необходимо было внести такое количество натрия в питательные растворы за весь период вегетации. Таким образом, коррекцию питательных растворов проводили исходным модельным раствором, в котором на 4 л раствора содержание хлорида натрия, в зависимости от варианта, составляло 2,8 г или 1,4 г NaCl (варианты 0,7 г/л NaCl и 1,4 г/л NaCl соответственно). Питательные растворы постоянно обогащали кислородом. Общее количество макроэлементов, внесенных в питательные растворы за период вегетации во второй серии экспериментов приведен в таблице 5.

Таблица 5 – Общее количество макроэлементов, внесенных в 2 л питательных растворов за период вегетации (мг)

Культура	Содержание NaCl в 2 л исходного раствора, мг	Ca	K	Mg	Na	P	S	N
Водяной кресс - салат	40	1374	1296	246	240	246	516	900
	1400	1374	1296	246	1578	246	516	900
	2800	1374	1296	246	1578	246	516	900
	4200	1374	1296	246	1578	246	516	900
	5000	1374	1296	246	1878	246	516	900
	10000	1374	1296	246	3156	246	516	900
Солерос европейский	40	1374	1296	246	240	246	516	900
	1400	1374	1296	246	1578	246	516	900
	2800	1374	1296	246	1578	246	516	900
	4200	1374	1296	246	1578	246	516	900
	20000	1374	1296	246	4208	246	516	900

Уборку растений во второй серии экспериментов проводили после полной эвапотранспирации растворов в возрасте: солерос европейский – 35 суток, водяной кресс – салат канадский – 28 суток.

## 2.2. Методы исследования растений

Анализ минерального состава растений был проведен в аналитической лаборатории ИБФ СО РАН (зав. лаб. Г.С. Калачева). Минеральные элементы определяли с помощью следующих методик и приборов: K, Na - методом пламенной фотометрии на приборе Flapho-4 [40], Ca, Mg – методом атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрометре AAS-IN[44], N – методом фотоколориметрии по Кьельдалю [37], P – методом фотоколориметрии [38], S – методом титриметрии [24].

Концентрацию CO<sub>2</sub> в герметичной вегетационной камере измеряли с помощью газоанализатора LI-820 (“LI-COR”, США). Внешний CO<sub>2</sub>-газообмен оценивали по следующим характеристикам: видимый фотосинтез,



выделение  $\text{CO}_2$  на свету ( $R_{\text{вид.}}$ ,  $R_{\text{свет.}}$ ). Видимый фотосинтез оценивали по изменению концентрации  $\text{CO}_2$  в замкнутом объеме в единицу времени. Дыхание на свету оценивали по величине темнового дыхания в первые 20 минут после выключения света [7]. Фактический фотосинтез ( $R_{\text{факт.}}$ ) рассчитали как сумму  $R_{\text{вид.}}$  и  $R_{\text{свет.}}$ .

$$R_{\text{факт.}} = R_{\text{вид.}} + R_{\text{свет.}} \quad (1)$$

Методика определения перекисного окисления липидов (ПОЛ) основана на накоплении в тканях продуктов окисления малонового диальдегида (МДА).

Навеску 0.6 г гомогенизируют в 10 мл среды выделения. Затем отбирают 3 повторности по 3 мл. К 3 мл гомогената добавляют 2 мл 0.5% тиобарбитуровой кислоты в 20% ТХУК, инкубируют на кипящей водяной бане в течение 30 мин вместе с контролем (среда выделения + ТБК), фильтруют. Плотность регистрируют при длине волны 532 нм на спектрофотометре против контроля. Варианты опыта желательно проводить одновременно.

Для определения ПОЛ использовали формулу:

$$C = D:E*1, \quad (2)$$

Где  $C$  – концентрация МДА, мкмоль;  $D$  – оптическая плотность;  $E$  – коэффициент молярной экстинкции  $1,56*10^5$ ; 1 – толщина слоя раствора в кювете (1 см).

Реактивы:

- 1) Среда выделения: 0.1 м трис – HCl буфер, pH = 7.6, содержащий 0.35 М NaCl,
- 2) 0.5% тиобарбитуровая кислота (ТБК) в 20% ТХУК.[29; 30; 31]

В первой серии экспериментов состояние растений оценивали по массе сухого вещества и минеральному составу.

Во второй серии экспериментов состояние растений оценивали по массе сухого вещества, минеральному составу, внешнему  $\text{CO}_2$  газообмену и содержанию малонового диальдегида в клетках растений.

В первой и во второй серии экспериментов данные представлены в виде средних арифметических значений из двух независимых экспериментов, каждый из которых был проведен в трех биологических повторностях. Биологическая повторность представляла собой измерения, проведенные на группе из 3 растений из одного сосуда. Достоверность различий между двумя сравнительными группами определяли по критерию Стьюдента. Критическое значение коэффициента Стьюдента ( $t_{st.}$ ) находили по числу степеней свободы для 95 % - го уровня значимости (= 0,95) [26]. Различия сравнительных групп считали достоверными при  $P = 0,05$ .

### **Глава 3. Результаты**

#### **3.1 Продукционные характеристики растений *Salicornia europaea* L., *Brassica juncea* L., *Lepidium sativum angustifolia* L., *Nasturtium officinale* R.**

**Вр.,при выращивании на питательных растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.**

В первой серии экспериментов в качестве объектов исследования были выбраны растения *Salicornia europaea* L., *Brassicajuncea*L., *Lepidiumsativumangustifolia*L., *иNasturtiumofficinale*R.Br.В качестве питательного раствора использовали раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.

Из рисунка 1 видно, что наибольшую сухую надземную биомассу имели растения солероса европейского, в 2 раза выше по сравнению с водяным кресс – салатом, в 3 раза выше по сравнению с горчицей сизой и в 4 раза выше по сравнению с кресс – салатом узколистным. Надземная съедобная масса растений водяного кресс - салата была выше сухой надземной биомассы кресс – салата узколистного в 1,7 раза и горчицы сизой 1,4 раза соответственно. Сухая биомасса корней растений горчицы сизой и водяного кресс – салата достоверно не отличалась. Так как горчица сизая и кресс – салат узколистный являются растениями длинного дня, непрерывное освещение в данном эксперименте ускоряло процессы развития растений, в результате чего растения рано переходили к цветению, что сказывалось на продуктивности растений и снижало вкусовые качества данных видов.

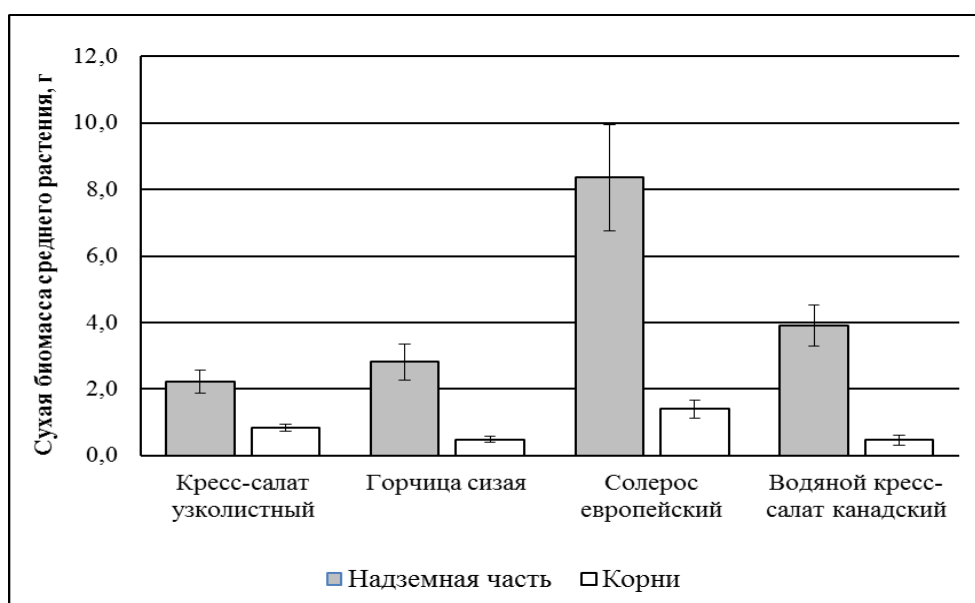


Рисунок 1 – Сухая масса растений *Salicornia europaea*, *Brassica juncea*, *Nasturtium officinale*, *Lepidium sativum angustifolia* при выращивании на растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

Как видно из рисунка 2, культивирование исследуемых видов растений на растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека приводило к уменьшению доли сухого вещества в надземной биомассе растений и увеличению оводненности надземных органов растений водяного кресс – салата, по сравнению с другими исследуемыми видами. Отмечено, что оводненность надземной биомассы растений горчицы сизой и солероса европейского значимо не отличалась.

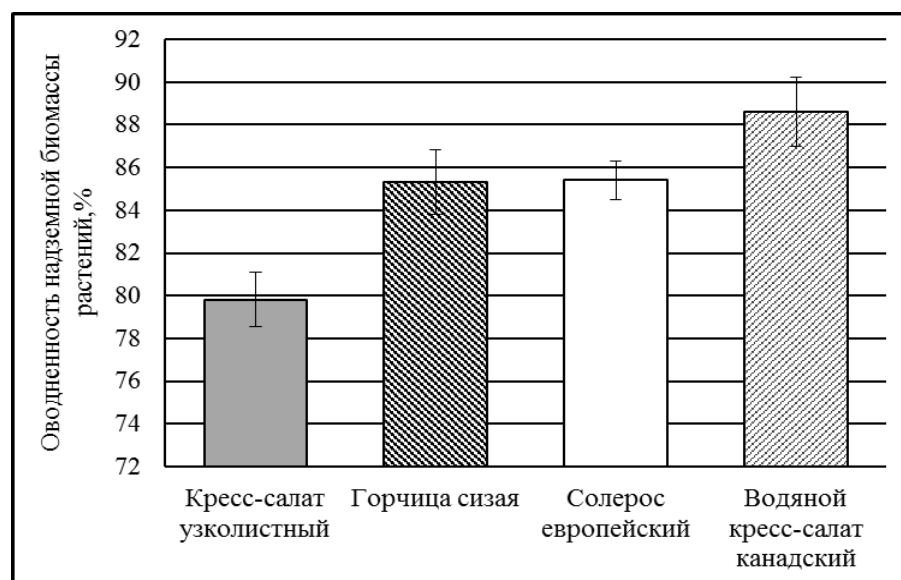


Рисунок 2 – Оводненность надземной биомассы растений *S. europaea*, *B. juncea*, *N. officinale*, *L. sativum angustifolia* при выращивании на растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

Минеральный состав исследуемых видов растений в первой серии экспериментов представлен в таблице 6. Наибольшее содержание Ca, K, Mg, Na и P в съедобной биомассе наблюдалось у растений солероса европейского. Содержание S в надземной части растений солероса европейского, горчицы сизой и кресс – салата узколистного значимо не отличалось. Содержание Mg в надземной биомассе растений солероса европейского было в 1,5 раза выше по сравнению с водяным кресс – салатом и в 2 раза выше, чем у горчицы и кресс – салата. В надземной части солероса

содержание натрия было в 3,6 раза выше по сравнению с горчицей сизой, в 1,6 раза выше по сравнению с водяным кресс – салатом и в 4,5 раза выше, чем у кресс – салата. В сухой биомассе корней солероса европейского в большом количестве накапливались К и Р. Содержание натрия в корнях растений солероса европейского, горчицы сизой и водяного кресс – салата достоверно не отличалось и было в 4,5 раза выше по сравнению с кресс – салатом. Содержание азота в надземных органах исследуемых растений достоверно не отличалось.

Содержание Са в корнях горчицы сизой было в 2 раза выше по сравнению с водяным кресс – салатом, в 6 раз выше по сравнению с солеросом европейским и в 4 раза выше по сравнению с кресс – салатом узколиственным. Интересно, что наибольшее содержание S, и Са в корнях наблюдалось у кресс – салата узколистного.

Содержание фосфора в надземной части и корнях растений солероса европейского и водяного кресс – салата значимо не отличалось и было в 2,5 раза выше, чем у горчицы сизой и кресс – салата узколистного. Однако содержание азота было практически одинаковым в корнях растений солероса европейского и кресс –салата узколистного, в 1,3 раза выше по сравнению с горчицей сизой и водяным кресс – салатом.

На фоне большей продуктивности относительное содержание натрия в надземной части солероса европейского и водяного кресс - салата было также значительно выше, чем в надземной биомассе горчицы сизой и кресс – салата узколистного. Поскольку солерос европейский является соленакапливающим галофитом, для которого оптимальный уровень засоления натрием составляет 7 - 13 г/л, в данных условиях растения испытывали гипоосмотический стресс и как физиологический ответ наблюдали значительное увеличение в надземной биомассе солероса содержания некоторых минеральных элементов (Са, К, Р, Mg) по сравнению с другими исследуемыми видами растений.

Таблица 6 – Минеральный состав растений (% на сухое вещество) *S. europaea*, *B. juncea*, *N. officinale*, *L. sativum angustifolia* при выращивании на растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека (ошибка составляла не более 10%)

Вид растений	Ca	K	Mg	Na	P	S	N
	Надземная биомасса						
Солерос европейский	2,7	2,7	1,3	3,6	0,5	0,4	3,4
Горчица сизая	2,2	1,9	0,7	1,0	0,2	0,4	3,4
Водяной кресс-салат	1,6	2,2	0,9	2,2	0,4	0,2	3,4
Кресс-салат узколистный	1,9	1,9	0,6	0,8	0,3	0,4	3,3
	Корни						
Солерос европейский	0,7	3,9	0,5	1,3	0,7	0,4	3,3
Горчица сизая	4,2	2,1	0,5	1,4	0,4	0,5	4,3
Водяной кресс-салат	2,2	2,4	0,9	1,6	0,6	0,5	4,4
Кресс-салат узколистный	0,9	2,8	0,4	0,8	0,5	0,6	3,2

Биохимический состав исследуемых растений представлен на рисунке 3. Анализ питательной ценности исследуемых видов растений показал, что в наибольшем количестве в биохимическом составе надземных органов растений был обнаружен сырой протеин, содержание которого составляло 20,6 - 21,4 % в расчете на сухое вещество и отличия между исследуемыми культурами были недостоверны. В надземных органах горчицы, водяного кресс - салата и кресс - салатного узколистного содержалось примерно равное количество общих углеводов (кроме клетчатки), в 1,4 раза ниже по сравнению с количеством углеводов. При этом относительное содержание общих углеводов (кроме клетчатки) в съедобной части солероса было соответственно на 61% ниже, чем у кресс - салата узколистного и на 65 % ниже, чем у водяного кресс - салата и горчицы сизой. Относительное

содержание липидов в биохимическом составе исследуемых растений было минимальным и не имело значимых отличий между видами.

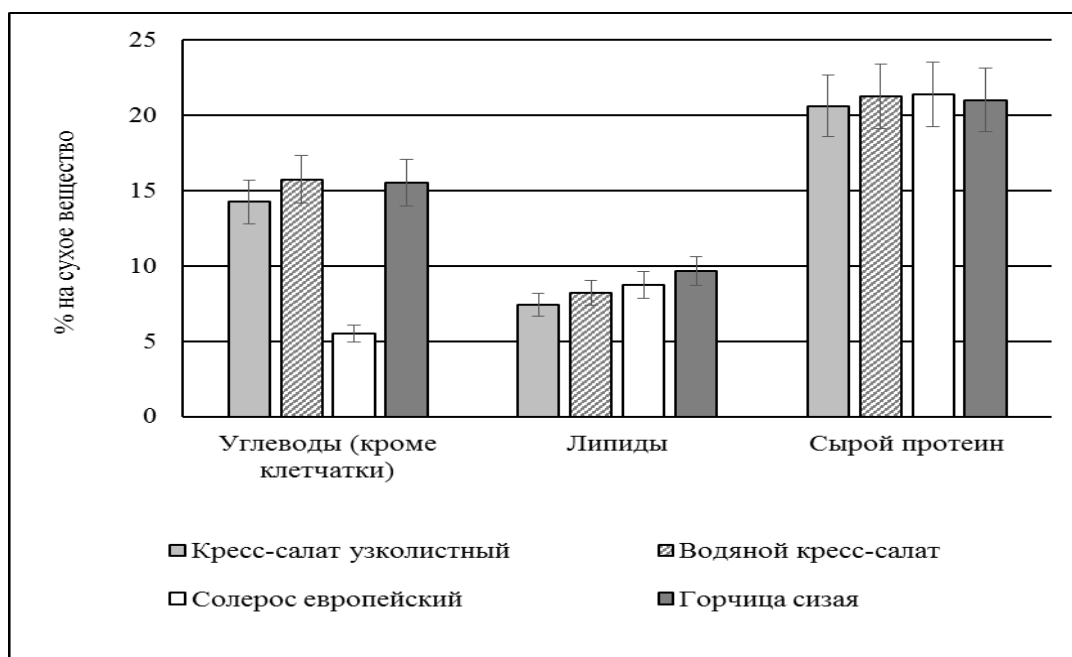


Рисунок 3 - Биохимический состав съедобной части растений *S. europaea*, *V. juncea*, *N. officinale*, *L. sativum angustifolia*, выращенных на растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

Основным показателем качества жира является жирнокислотный состав [27]. Анализ состава жирных кислот представлен в таблице 7. Анализ состава жирных кислот показал, что в растениях кресс - салата узколистного содержалось 42 жирной кислоты, в растениях водяного кресс - салата – 35 жирных кислот, в растениях солероса европейского – 28 жирных кислот, а в растениях горчицы сизой – 36 жирных кислот. Однако в значительном количестве (более 1 % от суммы) в растениях кресс - салата узколистного содержалось только 9 кислот, в растениях водяного кресс - салата – 10 кислот, в растениях солероса европейского – 8 кислот, в растениях горчицы сизой – 9 кислот. Жиры всех исследуемых видов растений характеризовались высокой степенью ненасыщенности, главным образом, за счет альфа - линоленовой и линолевой кислот. В надземной части растений кресс - салата узколистного накапливалось около 38 % альфа - линоленовой кислоты и 20 % линолевой кислоты от общей суммы, в надземной части растений водяного

кресс - салата – около 40 % альфа - линоленовой кислоты и 15 % линолевой кислоты, в надземной части растений солероса европейского – около 40 % альфа - линоленовой кислоты и 23 % линолевой кислоты, в надземной части горчицы сизой – около 43 % альфа - линоленовой кислоты и около 14 % линолевой кислоты, которые являются незаменимыми для организма человека [15]. Таким образом, общее суммарное содержание незаменимых альфа - линоленовой и линолевой жирных кислот в съедобной части солероса европейского было выше по сравнению с другими исследуемыми видами растений. Содержание типичной для большинства высших растений, пальмитиновой кислоты было довольно значительным и составляло приблизительно 20 - 21 % в надземной части исследуемых растений от общей суммы жирных кислот. В меньшем количестве в растениях было обнаружено содержание стеариновой и олеиновой кислот, относящихся к главным кислотам высших растений. Также в съедобной части кресс - салата узколистного, водяного кресс - салата и горчицы сизой обнаружена полиненасыщенная гексадекатриеновая жирная кислота, полезная для человека. В растениях *Salicornia europaea* гексадекатриеновая жирная кислота обнаружена в следовых количествах.

Таблица 7 - Содержание жирных кислот (% от суммы) в съедобной части растений *S. europaea*, *B.juncea*, *N. officinale*, *L. sativum angustifolia*, выращенных на растворах с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, % на сухое вещество (ошибка не превышает 10 % от измеряемой величины)

Жирные кислоты	Кресс-салат узколистный	Водяной кресс-салат	Солерос европейский	Горчица сизая
Пальмитиновая (16:0)	19,8	21,4	20,2	20,5
Гексадекатриеновая (16:3-	5,1	5,6	0,3	7,6



ω3)				
Транс-3-Гексадеценовая (дельта3-t-16:1)	1,0	1,4	1,3	1,1
Стеариновая (18:0)	3,2	3,0	2,9	3,0
Вакценовая (18:1-ω7)	1,0	2,5	0,5	1,1
Олеиновая (18:1-ω9)	2,3	1,7	2,2	2,1
Линолевая (18:2-ω6,9)	19,5	15,4	22,9	14,0
Альфа-линоленовая (18:3- ω3,6,9)	37,9	39,5	40,0	43,1
Докозановая (22:0)	0,4	0,5	1,7	0,5
Тетракозановая (24:0)	1,4	1,1	3,6	1,1
Гексакозановая (26:0)	0,2	2,8	0,4	0,5

В результате первой серии экспериментов показано, что растения солероса европейского и водяного кресс - салата являются наиболее перспективными видами для включения в фототрофное звено БСЖО при использовании минерализованных экзометаболитов человека в качестве источников минерального питания. Однако для выбора наиболее подходящей технологии выращивания данных видов в БСЖО, на следующем этапе исследований необходимо изучить продукционные характеристики солероса европейского и водяного кресс - салата при разных уровнях засоления.

### **3.2 Продукционные характеристики растений *Salicornia europaea* и *Nasturtium officinale* при выращивании на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.**

Во второй серии экспериментов растения *Salicornia europaea* и *Nasturtium officinale* выращивали на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.

Как видно из рисунка 4, сухая съедобная биомасса была в 1,5 раза выше у растений солероса европейского при концентрации NaCl 10 г/л, чем при концентрации NaCl 2,1 г/л и в 2 раза выше, чем при исходных

концентрациях NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л и 1,4 г/л. При засолении 0,02 г/л, 0,7 г/л и 1,4 г/л NaCl сухая биомасса корней растений достоверно не отличалась.

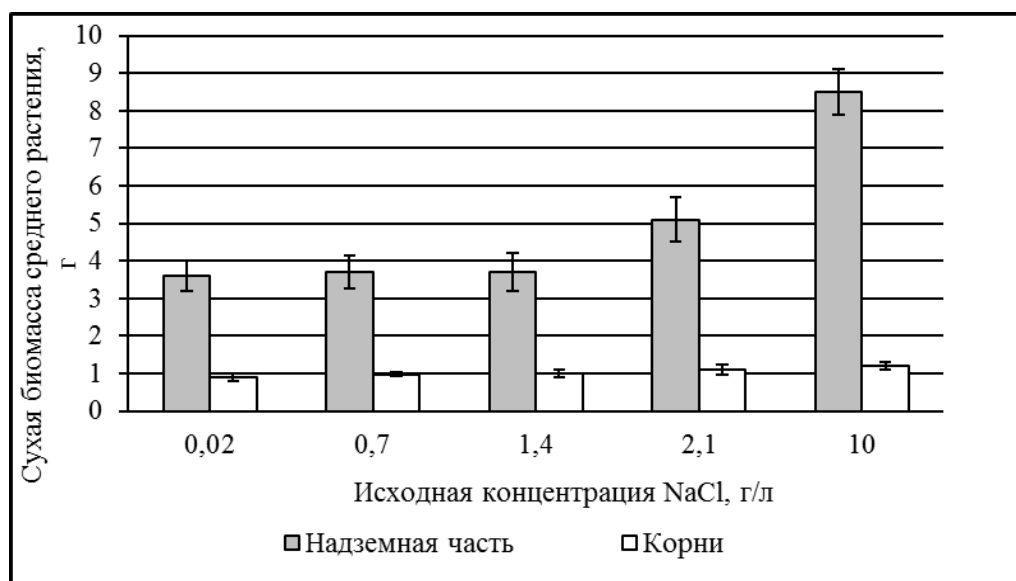


Рисунок 4 – Сухая масса растений *S. europaea*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

На рисунке 5 показано, что при максимальном уровне засоления у растений солероса европейского наблюдалось самое высокое относительное содержание воды по сравнению с другими растениями солероса, выращенными при более низких концентрациях хлористого натрия. Следует также отметить, что при засолении 0,02 г/л и 0,7 г/л NaCl оводненность надземных органов растений солероса была минимальной и значимо не отличалась.

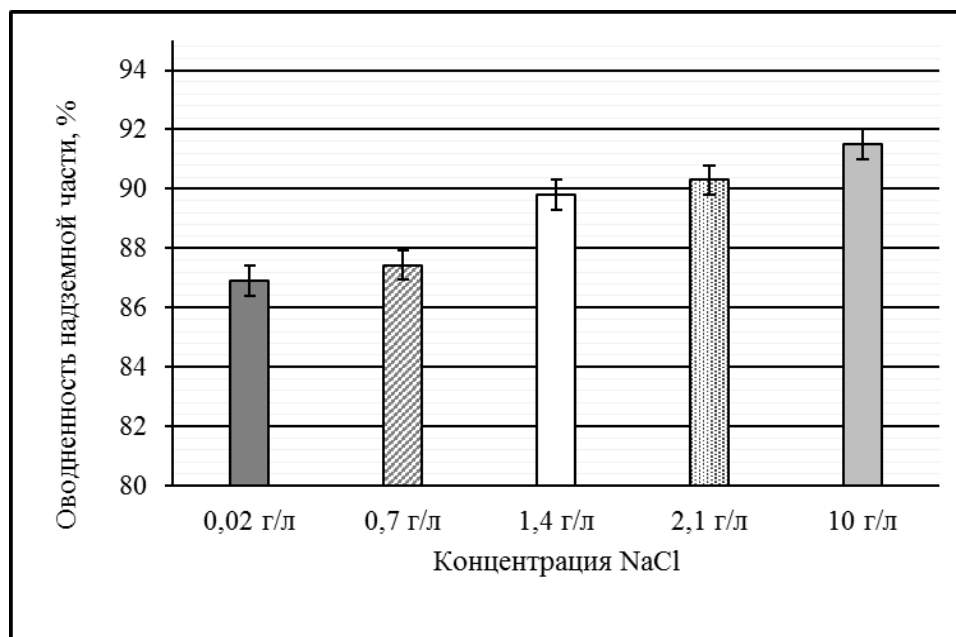


Рисунок 5 – Оводненность надземной части растений *S. europaea*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

Как видно из рисунка 6 сухая биомасса растений водяного кресс – салата, выращенных в варианте без засоления (0,02 г/л NaCl) была в 1,3 раза выше по сравнению с другими растениями водяного кресс - салата, выращенными при засолении хлоридом натрия. При этом сухая биомасса корней значимо не отличалась у растений, выращенных на растворах с концентрациями NaCl 0,7 г/л, 1,4 г/л и 5 г/л.

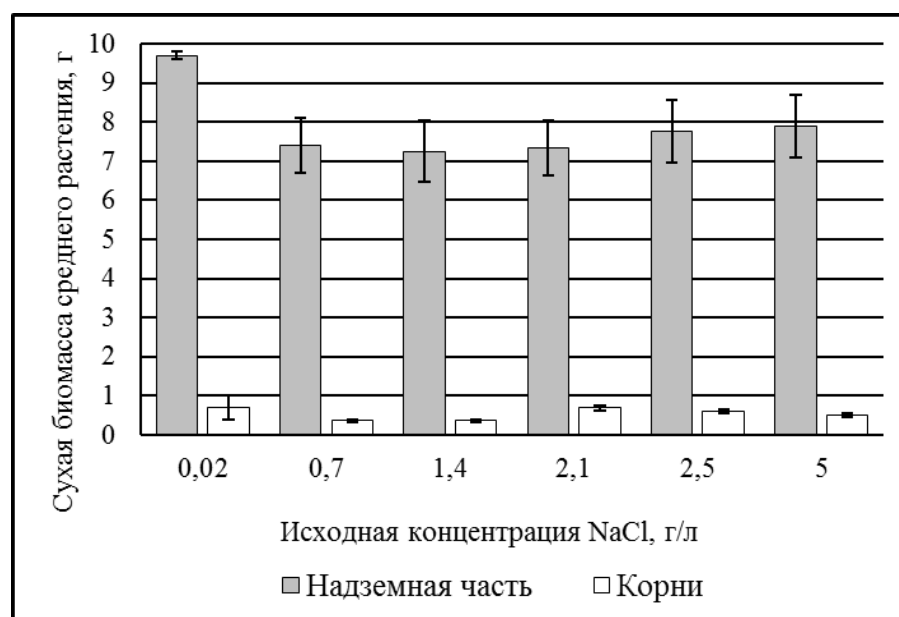


Рисунок 6 – Сухая масса растений *N. officinale*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

При сравнении рисунков 4 и 6 можно отметить, что при концентрациях NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л и 1,4 г/л сухая биомасса надземной части солероса европейского была значительно ниже, чем у водяного кресс – салата. Вероятно, это связано с тем, что водяной кресс – салат является солеустойчивым гликофитом, и для него данные концентрации являются оптимальными для роста. Солерос европейский является галофитом, которому для нормального роста требуется более высокая концентрация NaCl.

На рисунке 7 видно, что оводненность надземной биомассы растений водяного кресс – салата при исследуемых концентрациях NaCl значимо не отличалась.

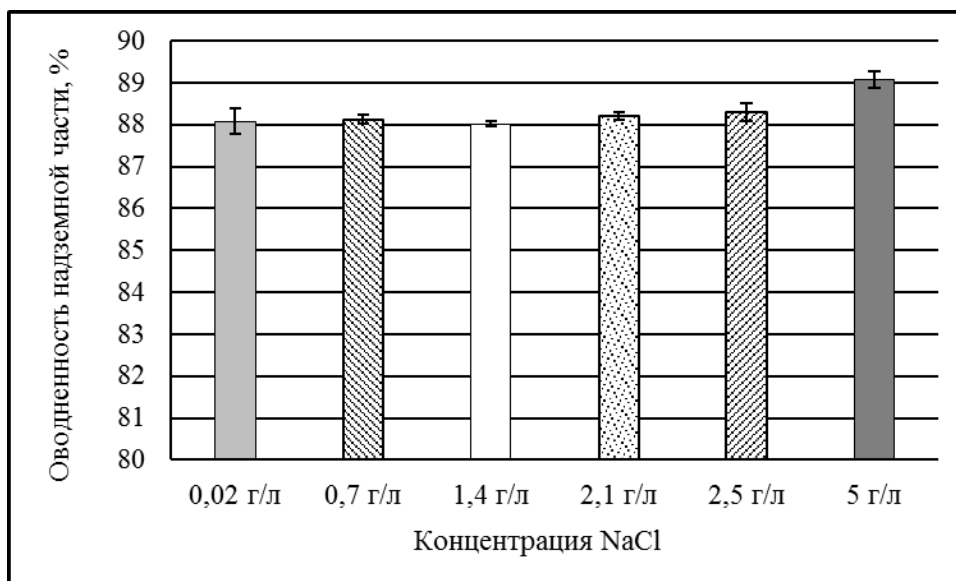


Рисунок 7 - Оводненность надземной части растений *N. officinale*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

При изучении внешнего  $CO_2$  - газообмена растений солероса европейского из рисунка 8 видно, что при всех уровнях засоления происходило увеличение видимого фотосинтеза растений в возрасте от 14 до 17 суток. При концентрации NaCl 10 г/л отмечена более

высокая интенсивность видимого фотосинтеза у растений солероса европейского в этот период времени по сравнению с другими исследуемыми вариантами. При концентрациях NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л интенсивность видимого фотосинтеза солероса не изменялась в возрасте от 17 до 20 суток. В период от 20 до 24 суток наблюдалось резкое увеличение интенсивности видимого фотосинтеза в вариантах с засолением 2,1 г/л и 10 г/л NaCl, при этом самое высокое значение было по-прежнему при максимальном уровне засоления. При концентрациях NaCl 0,7 г/л и 1,4 г/л интенсивность видимого фотосинтеза в этом возрасте также увеличивалась, однако была значительно ниже, чем в вариантах с более высокими уровнями засоления. В возрасте от 28 до 35 суток на всех уровнях засоления наблюдалось увеличение видимого фотосинтеза. Резкое увеличение интенсивности видимого фотосинтеза при засолениях 2,1 г/л и 10 г/л NaCl у растений солероса европейского, вероятно, связано со стимуляцией роста более высокими уровнями засоления. Тогда как при низких концентрациях NaCl растения испытывали гипоосмотический стресс.

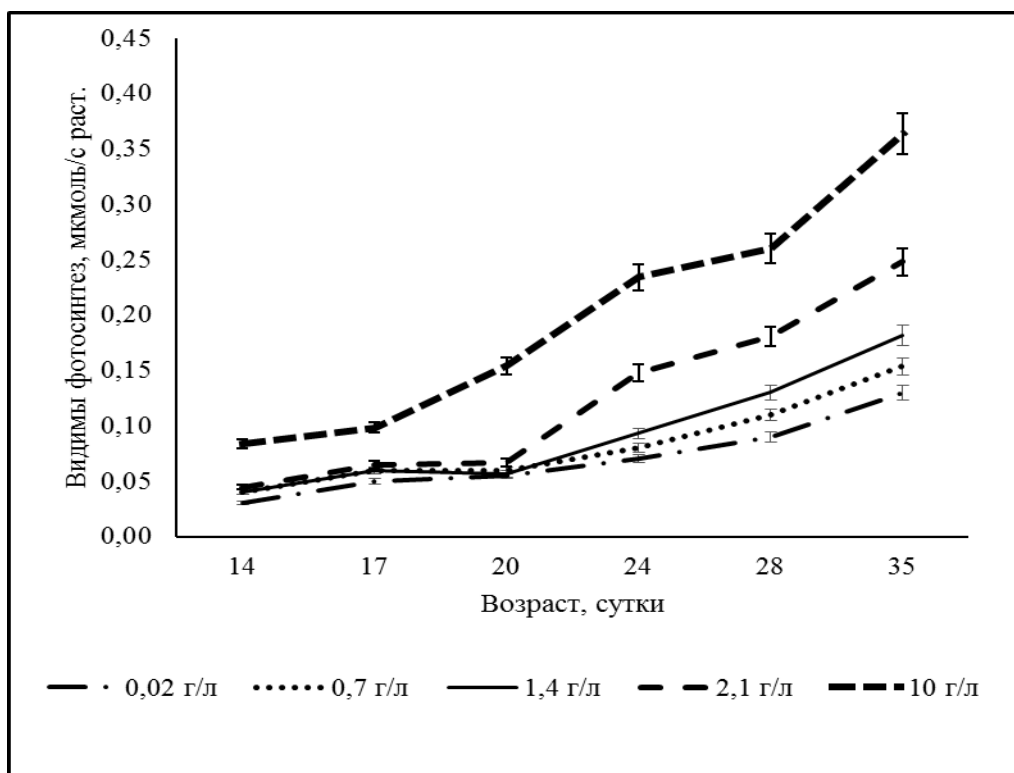


Рисунок 8 – Видимый фотосинтез растений *S. europaea*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

Из рисунка 9 видно, что в возрасте от 14 до 17 суток при концентрациях NaCl 0,7 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л происходило увеличение интенсивности видимого фотосинтеза растений водяного кресс – салата, тогда как при более высоких концентрациях NaCl интенсивность видимого фотосинтеза снижалась. Вероятно, это связано с тем, что растения испытывали стресс. При концентрации 0,02 г/л NaCl видимый фотосинтез растений водяного кресс – салата не изменился. В возрасте от 17 до 20 суток у растений вариантов 1,4 г/л, 2,1 г/л, 2,5 г/л и 5 г/л NaCl наблюдали увеличение видимого фотосинтеза, что, вероятно, связано с адаптацией растений к засолению. В варианте без засоления (0,02 г/л NaCl) наблюдали наиболее интенсивный видимый фотосинтез в этот период роста, так как данные условия являются оптимальными для гликофита водяного кресса. При концентрации 0,7 г/л NaCl в возрасте от 17 до 20 суток видимый фотосинтез растений снижался, что связано с большим содержанием хлорида натрия в корректирующем растворе и состоянием стресса у растений. Вероятно из-за перехода растений к репродуктивной фазе развития в возрасте от 20 до 28 суток, видимый фотосинтез снижается при всех уровнях засоления.

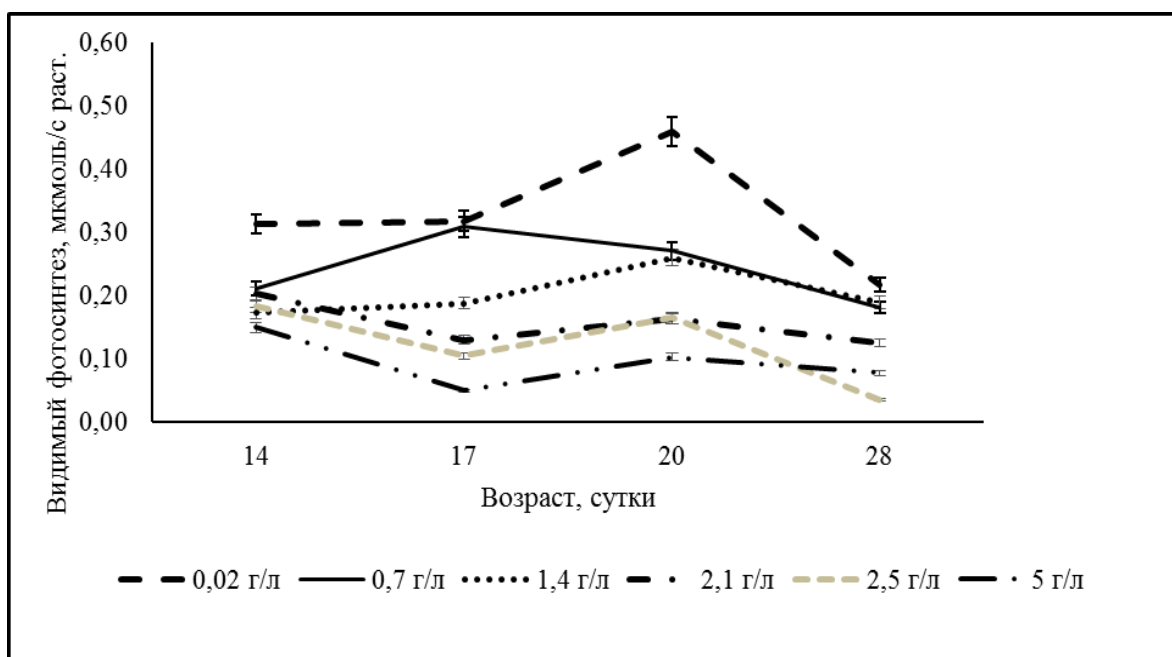


Рисунок 9 – Видимый фотосинтез растений *N. officinale*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.

Как видно из рисунка 10, в возрасте от 14 до 17 суток при концентрации NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л, 2,1 г/л и 10 г/л происходило увеличение дыхания растений. При этом при концентрации NaCl 10 г/л отмечена более высокая интенсивность дыхания у растений солероса европейского в этот период времени по сравнению с другими исследуемыми концентрациями NaCl. При концентрации NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л, 2,1 г/л интенсивность дыхания не изменялась в возрасте от 17 до 20 суток. Однако, в возрасте от 20 до 24 суток, зафиксировано резкое увеличение интенсивности дыхания в варианте с засолением 2,1 г/л NaCl, при этом самое высокое значение было по-прежнему при максимальном уровне засоления. В этом возрасте при концентрациях NaCl 0,7 г/л, 1,4 г/л также наблюдали увеличение дыхания растений солероса европейского, но не столь значительное, как в вариантах с более высокими уровнями засоления. В период от 28 до 35 суток интенсивность дыхания солероса при всех уровнях засоления по-прежнему увеличивалась, кроме варианта с засолением (1,4 г/л NaCl).

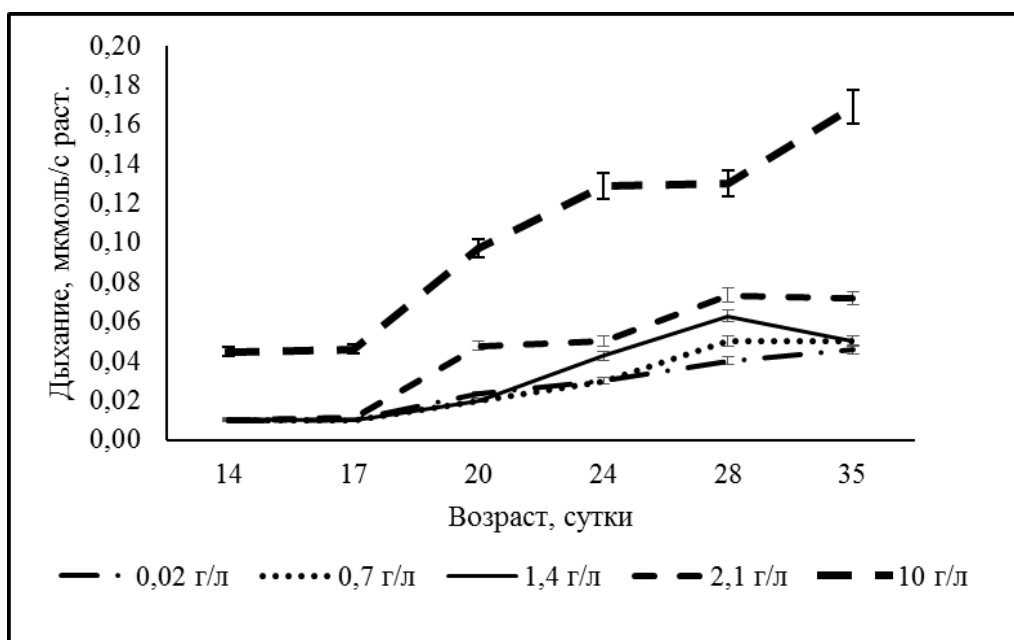


Рисунок 10 – Дыхание растений *S. europaea*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека

Дыхание растений *N. officinale*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, представлен на рисунке 11. Показано, что при концентрации NaCl 0,02 г/л, 1,4 г/л, 2,5 г/л и 5 г/л наблюдалось снижение интенсивности дыхания растений водяного кресс – салата в возрасте от 14 до 17 суток, тогда как при засолении 0,7 г/л NaCl дыхание растений увеличивалось, а при концентрации 2,1 г/л NaCl изменений в интенсивности дыхания не происходило. Однако в возрасте от 17 до 20 суток у растений происходило увеличение интенсивности дыхания растений при всех исследуемых уровнях засоления, наиболее высокие значения отмечали в варианте 0,02 г/л NaCl, так как растения при данном засолении не испытывали стресса. Интересно, что у растений в возрасте от 20 до 28 суток наблюдали увеличение дыхания при уровнях засоления 0,02 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л, и снижение интенсивности дыхания при концентрациях NaCl 0,7 г/л и 2,5 г/л.



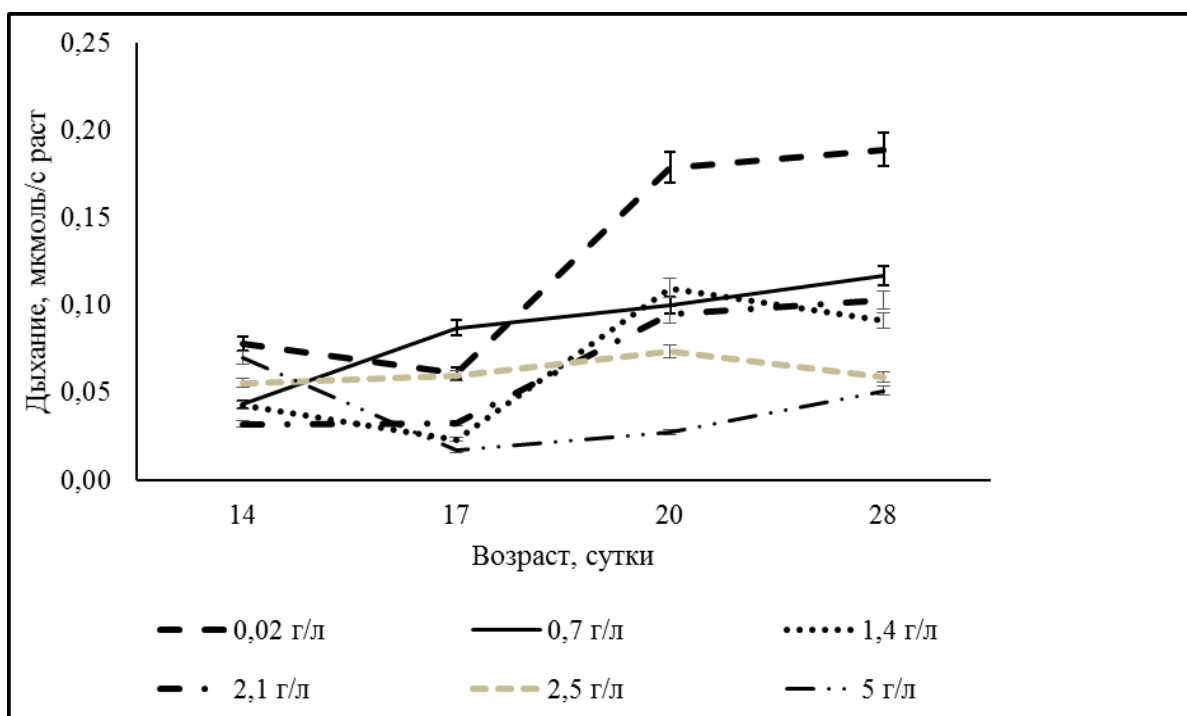


Рисунок 11 - Дыхание растений *N. officinale*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.

На рисунке 12 показано, что при концентрации NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л, 2,1 г/л и 10 г/л в возрасте от 14 до 17 суток в растениях солероса наблюдалась такая же картина как при видимом фотосинтезе и дыхании. При этом при концентрации NaCl 10 г/л отмечен более высокий фактический фотосинтез у растений солероса европейского в этот период времени по сравнению с другими исследуемыми вариантами. При концентрациях NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л, 2,1 г/л изменений фактического фотосинтеза в возрасте от 17 до 20 суток не наблюдалось. Отмечено, что в период от 20 до 24 суток наблюдали резкое увеличение фактического фотосинтеза в варианте с засолением 2,1 г/л NaCl, при этом самое высокое значение наблюдалось при максимальном уровне засоления. Однако в этом возрасте при концентрациях NaCl 0,7 г/л, а также при 1,4 г/л наблюдается постепенное увеличение фактического фотосинтеза у растений солероса. Интересно, что значительное увеличение фактического фотосинтеза зафиксировано у растений с уровнем засоления 2,1 г/л NaCl, по сравнению с уровнями засоления 0,7 г/л и 1,4 г/л NaCl. Пик фактического фотосинтеза

наблюдалось при уровне засоления 10 г/л в возрасте растений солероса от 28 до 35 суток, при этом при других засолениях отмечалось увеличение фактического фотосинтеза при этом возрасте.

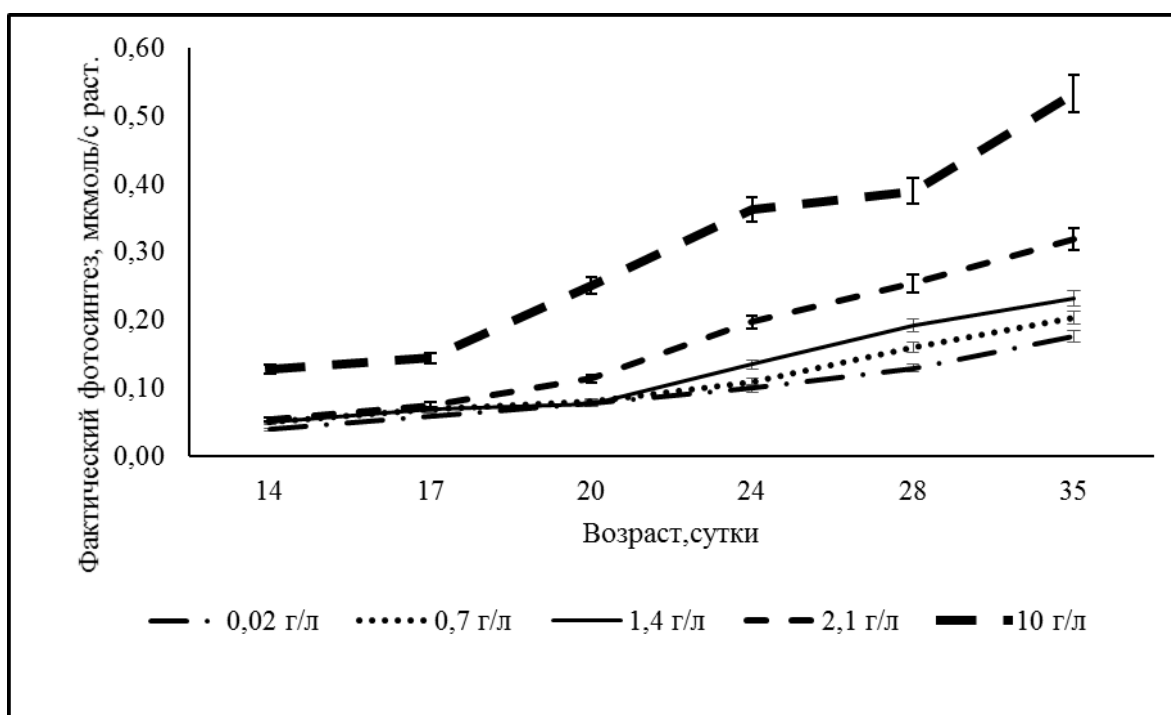


Рисунок 12 – Фактический фотосинтез растений *S. europaea*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.

Фактический фотосинтез растений *N. officinale*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, представлен на рисунке 13. Показано, что в возрасте от 14 до 17 суток при концентрации NaCl 0,02 г/л, 2,1 г/л, 2,5 г/л и 5 г/л наблюдали понижение фактического фотосинтеза у растений водяного кресс – салата, тогда как при засолении 0,7 г/л NaCl наблюдали увеличение дыхания растений, а при концентрации 1,4 г/л NaCl в фактическом фотосинтезе изменений не происходило. При этом во всех исследуемых уровнях засоления в возрасте от 17 до 20 суток у растений водяного кресс салата наблюдали увеличение фактического фотосинтеза, заметное увеличение фактического фотосинтеза наблюдали в варианте с засолением 0,02 г/л NaCl, однако при засолении 0,7 г/л NaCl наблюдали снижение фактического фотосинтеза у растений водяного кресс - салата.

Показано, что при всех уровнях засоления у растений в возрасте от 20 до 28 суток наблюдали увеличение фактического фотосинтеза кроме варианта с засолением 5 г/л, здесь изменений фактического фотосинтеза не происходило.

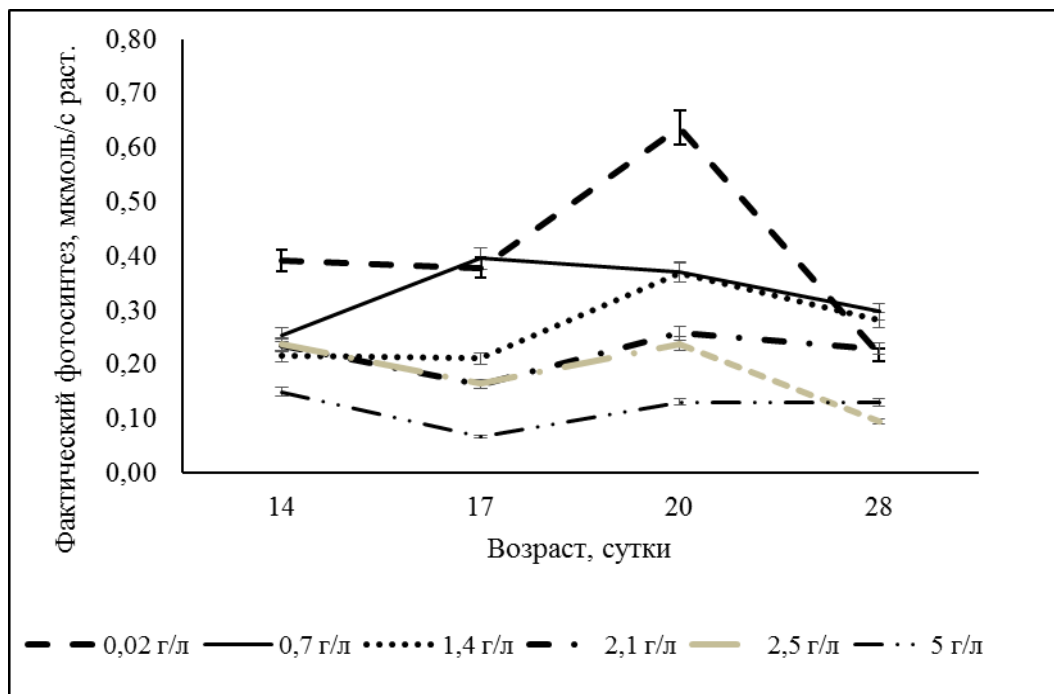


Рисунок 13–Фактический фотосинтез растений *N. officinale*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека.

После анализа рисунков 8 – 13 можно предположить, что процессы роста и развития растений водяного кресс – салата происходили более интенсивно, и раньше наступал процесс перехода растений к репродуктивной фазе развития, чем у растений солероса европейского. В конце вегетации видимый и фактический фотосинтез растений солероса европейского, выращенных на модельном растворе, был значимо выше, по сравнению с растениями водяного кресс – салата, так как растения водяного кресс – салата переходили в фазу бутонизации, соответственно параметры фотосинтеза снижались.

В таблице 8 представлен минеральный состав растений солероса европейского, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека. Анализ

минерального состава растений солероса европейского при различных концентрациях хлорида натрия показал, что в съедобной биомассе растений при концентрации NaCl 0,02 г/л содержание Ca было в 1,6 раза выше, чем при концентрациях NaCl 0,7 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л, содержание Ca в растениях солероса в 11 раз выше при максимальной концентрации хлорида натрия. Содержание K в съедобной биомассе растений при концентрации NaCl 0,02 г/л было в 14,5 раз выше, чем при максимальной концентрации, от остальных исследуемых концентраций растения солероса значимо не отличались. Однако содержание K в корнях растений при концентрации NaCl 0,02 г/л было в 1,5 раза выше, чем при 1,4 г/л и 2,1 г/л, в 2 раза выше, чем при 0,7 г/л, при этом в 22,5 раз выше, чем при 10 г/л NaCl. Интересно, что при максимальной концентрации NaCl в съедобной биомассе растений содержание Mg было в 2 раза выше, чем при 0,02 г/л, в 2,5 раза выше, чем при 1,4 г/л и 2,1 г/л, в 27 раз выше, чем при 0,7 г/л, однако в корнях содержание данного элемента выше в 4 раза, по сравнению с более низкими концентрациями NaCl. Содержание Na в съедобной части растений солероса европейского при концентрации NaCl 10 г/л было в 18,4 раза выше, чем при 0,02 г/л, в 1,6 раз больше, чем при 0,7 г/л и в 1,5 раза выше, чем при 1,4 г/л и 2,1 г/л соответственно, а в корнях содержание данного элемента в 5 раз выше, по сравнению с 0,02 г/л, в 1,5 раза выше, по сравнению с 0,7 г/л и 1,4 г/л и в 2 раза выше, по сравнению с 2,1 г/л NaCl. Содержание P в надземной биомассе растений солероса при концентрации NaCl 10 г/л было в 3,6 раза выше, по сравнению с 0,7 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л, при этом в корнях содержание этого элемента достоверно не отличалось при исследуемых концентрациях NaCl. Содержание S в надземной биомассе растений солероса значимо не отличалось у растений, выращенных на растворах с добавлением 1,4 г/л, 2,1 г/л и при 10 г/л NaCl, а в корнях при концентрациях NaCl 0,7 г/л и 2,1 г/л. Содержание общего азота как в съедобной биомассе, так и в корнях растений солероса европейского во все концентрации NaCl достоверно не отличалась. Низкое содержание Ca, K и S в корнях растений было при самой высокой

концентрации хлористого натрия. Так как солерос европейский может расти при более 1000 мМ[84] хлористого натрия, в данных условиях растения испытывали гипоосмотический стресс и как физиологический ответ накапливали в надземной биомассе значительное количество некоторых минеральных элементов (Ca, K, P, Mg) по сравнению с другими исследуемыми концентрациями NaCl.

Таблица 8 – Минеральный состав растений *S. europaea* (% на сухое вещество), выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека (ошибка составляла не более 10%)

Концентрация NaCl, г/л	Ca	K	Mg	Na	P	S	N
Надземная биомасса							
0,02	4,5	5,8	1,4	0,4	0,6	0,8	5,6
0,7	2,7	4,5	0,1	5,8	0,3	0,5	4,5
1,4	2,8	4,6	1,1	5,9	0,3	0,5	4,9
2,1	2,7	5,1	1,0	6,1	0,3	0,5	5,0
10	0,4	0,4	2,7	9,2	1,1	0,4	2,5
Корни							
0,02	2,4	9,0	0,5	0,1	1,1	1,2	5,0
0,7	5,6	4,3	0,6	3,2	1,0	2,6	4,3
1,4	1,5	5,8	0,4	3,1	0,9	0,5	3,9
2,1	3,4	5,7	0,4	2,5	1,1	1,6	4,5
10	1,2	0,4	2,0	4,9	2,3	0,3	2,6

Минеральный состав растений *N. officinale* (% на сухое вещество), выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, представлен в таблице 9. Анализ минерального состава растений водяного кресс – салата, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, показал, что

содержание Са и К в надземной биомассе растений водяного кресс – салата достоверно не отличалось при концентрациях NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л, 2,1 г/л и 2,5 г/л. При этом содержание Са в корнях растений при концентрации NaCl 0,02 г/л, 1,4 г/л и 2,5 г/л, значимо не отличались. При этом содержание Са в корнях растений при засолении 2,5 г/л NaCl было в 2 раза выше, чем при 2,1 г/л, в 3 и 5 раза выше, чем при 0,7 г/л и 5 г/л соответственно. Содержание К в корнях растений при концентрации NaCl 5 г/л было в 1,5 раза выше, чем при 0,02 и 2,1 г/л, в 2 раза выше, чем при 0,07 г/л и в 2,7 раза выше, чем при 1,4 г/л и 2,5 г/л. В надземной биомассе растений водяного кресс – салата содержание Mg значимо не отличалось при концентрации NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л, 2,1 г/л и 2,5 г/л, при этом в корнях растений накопление Mg значимо не отличалось при концентрации 0,02 г/л, 1,4 г/л и 2,5 г/л NaCl. Низкое содержание натрия в надземной биомассе растений водяного кресс – салата наблюдали при концентрации 0,02 г/л NaCl, по сравнению с более высокими концентрациями хлористого натрия в данном эксперименте. В надземных органах растений водяного кресс – салата содержание Mg, P и S достоверно не отличалось. Однако содержание фосфора в корнях растений водяного кресс – салата при концентрации NaCl 0,02 г/л было в 2 раза выше, чем при 5 г/л, в 3 раза выше, чем при 0,7 г/л и 2,1 г/л и в 4 раза выше, чем при 2,5 г/л хлористого натрия. Содержание общего азота в надземной биомассе растений водяного кресс – салата достоверно не отличались у растений, выращенных на растворах с концентрацией 1,4 г/л, 2,1 г/л и 5 г/л NaCl, а также между растениями вариантов 0,02 г/л, 0,7 г/л и 2,5 г/л NaCl. При этом в корнях содержание общего азота в растениях значимо не отличалось между всеми исследуемыми вариантами, кроме варианта с концентрацией хлорида натрия, равной 2,5 г/л.

При сравнении таблиц 8 и 9, можно отметить, что при засолении 0,02 г/л, 0,7 г/л и 1,4 г/л NaCl у растений водяного кресс – салата и солероса европейского минеральный состав значительно не отличался. Содержание Na в надземных органах солероса европейского при концентрации NaCl 0,02 г/л,

1,4 г/л и 2,1 г/л было в 2 раза выше, чем у водяного кресс – салата при данных уровнях засоления. При этом в корнях солероса европейского при концентрации NaCl 0,7 г/л содержание натрия было в 4 раза выше, чем у водяного кресса, при концентрации 1,4 г/л NaCl в 3 раза больше, а при 2,1 г/л в 1,5 раза выше, по сравнению с водяным кресс – салатом, выращенным на растворах с такими же уровнями засоления. Однако содержание Mg, P и S как в надземной биомассе, так и в корнях исследуемых видов при исследуемых концентрациях значительно не отличалось. Интересно, что содержание общего азота в надземной биомассе растений солероса европейского при концентрации NaCl 0,02 г/л было в 1,5 раза выше, по сравнению с водяным кресс – салатом при той же концентрации. Содержание общего азота в надземной биомассе растений солероса европейского значимо не отличалось между исследуемыми видами, при исследуемых концентрациях хлористого натрия. Содержание K в съедобной биомассе растений солероса европейского при концентрации NaCl 0,02 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л было в 1,4 раза выше, по сравнению с водяным кресс – салатом при тех же концентрациях хлорида натрия. При этом содержание K в съедобной биомассе исследуемых видов значимо не отличалось при уровне засоления равном 0,7 г/л. Содержание K в корнях растений солероса европейского при концентрации NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л и 2,1 г/л было в 2 раза выше, чем при тех же концентрациях у водяного кресс – салата. Содержание Ca в съедобной биомассе растений солероса европейского при концентрации NaCl 0,02 г/л, 1,4 г/л было в 2 раза выше, и в 1,5 раза выше при концентрации NaCl 2,1 г/л, по сравнению с водяным кресс – салатом при тех же концентрациях NaCl. Содержание Ca в корнях водяного кресс – салата при концентрации NaCl 0,02 г/л было в 5 раз выше, чем у солероса европейского при этой же концентрации. Можно также отметить, что содержание Ca в корнях водяного кресс – салата при концентрации NaCl 1,4 г/л было в 10 раз выше по сравнению с солеросом при той же концентрации, при этом при

концентрации 2,1 г/л NaCl содержание этого элемента было в 3 раза выше, чем у солероса при той же концентрации.

Таблица 9 – Минеральный состав растений *N. officinale* (% на сухое вещество), выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека (ошибка составляла не более 10%)

Концентрация NaCl, г/л	Ca	K	Mg	Na	P	S	N
Надземная биомасса							
0,02	2,0	4,1	0,5	0,2	0,5	1,0	3,8
0,7	2,1	3,4	0,4	1,9	0,4	1,0	4,0
1,4	1,7	3,9	0,4	2,9	0,4	0,9	4,4
2,1	2,0	3,9	0,5	2,5	0,5	1,1	4,5
2,5	1,8	3,8	0,5	3,0	0,4	1,0	3,9
5	1,9	2,7	0,5	3,2	0,5	0,9	4,6
Корни							
0,02	13,3	3,7	0,5	0,3	2,0	1,1	4,8
0,7	5,7	2,3	0,3	0,8	0,7	0,5	5,2
1,4	15,8	1,8	0,5	1,1	0,8	1,1	3,9
2,1	10,4	2,9	0,5	1,7	0,8	1,0	5,2
2,5	18,3	1,7	0,6	1,4	0,6	0,9	3,2
5	3,5	4,7	0,4	2,7	1,1	0,8	5,1

Содержание МДА в клетках растений солероса европейского представлено на рисунке 14. Видно, что при засолении 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л NaCl содержание МДА в надземных органах растений значительно не отличалось. Однако при максимальном засолении наблюдали повышение содержания МДА в надземных органах растений.



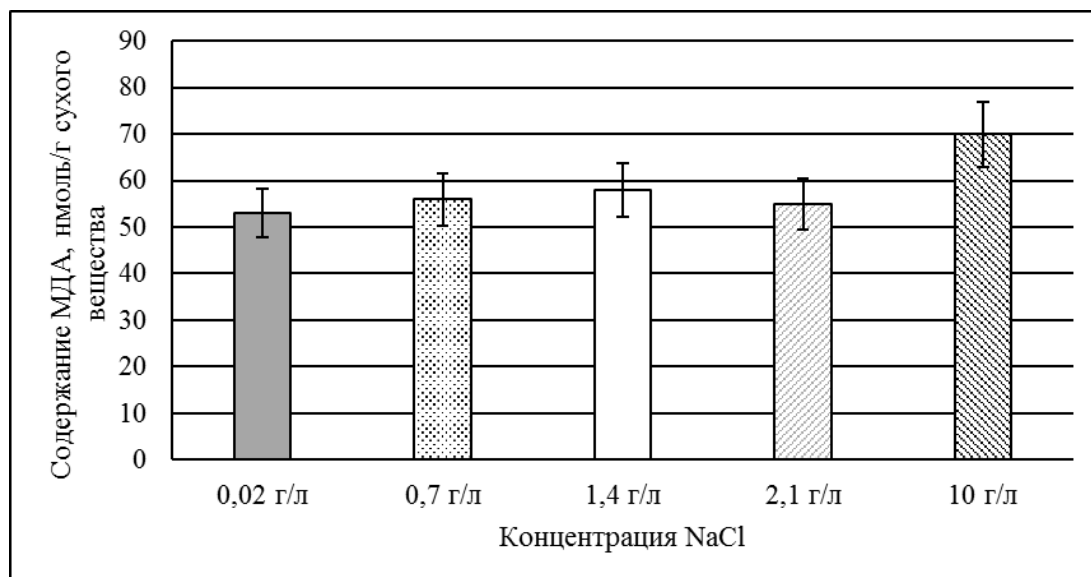


Рисунок 14 – Влияние уровня засоления модельного раствора, имитирующего раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, на содержание МДА в надземных органах растений *S. europaea*

На рисунке 15 видно, что в надземных органах растений *N. officinale* относительное содержание МДА достоверно не отличалось между вариантами засоления.

При сравнении рисунков 14 и 15, можно отметить, что при концентрациях NaCl 0,02 г/л, 0,7 и 1,4 г/л содержание МДА в клетках растений исследуемых видов значительно отличалось. При уровне засоления 0,02 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л у растений водяного кресс - салата содержание МДА в надземных органах было в 6 раз выше, чем у солероса европейского. При уровне засоления 0,7 г/л у растений водяного кресс - салата содержание МДА в надземных органах было в 6,4 раза выше, чем у солероса европейского. Такие различия объясняются, вероятно, тем, что водяной кресс – салат, как растение длинного дня, при непрерывном освещении испытывает стресс, в результате чего к концу вегетации растения переходят к цветению и в клетках надземных органов растений накапливается МДА.

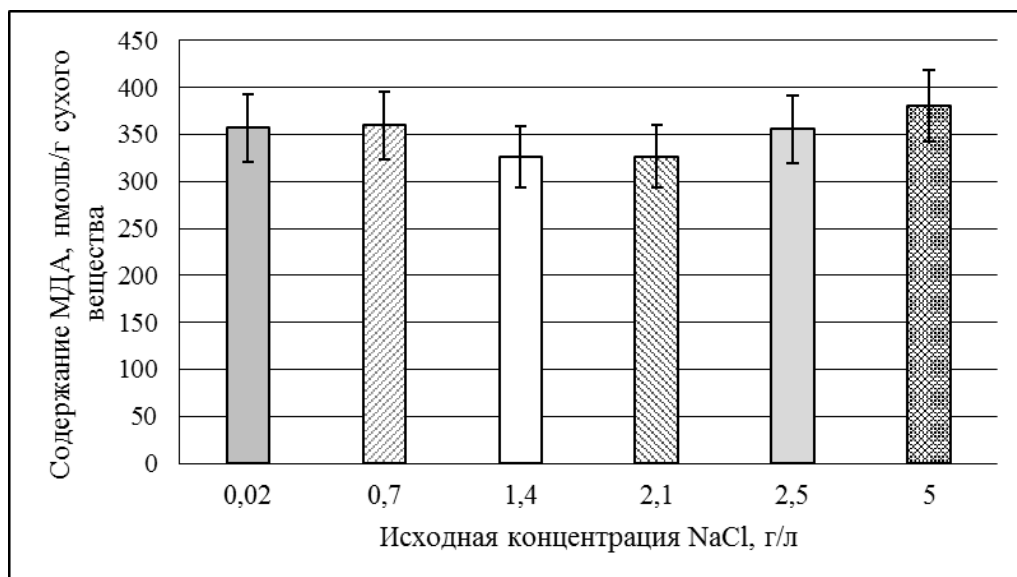


Рисунок 15 - Влияние уровня засоления модельного раствора, имитирующего раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, на содержание МДА в надземных органах растений *N. officinale*.

## Заключение.

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1) показано, что исследуемые виды растений можно выращивать методом водной культуры при использовании жидких продуктов минерализации экзометаболитов человека в качестве источников минерального питания. При этом наибольшую сухую съедобную биомассу с наиболее высоким содержанием натрия имеют растения *Salicornia europaea* и *Nasturtium officinale*;

2) при уровнях засоления NaCl 0,02 г/л, 0,7 г/л, 1,4 г/л и 2,1 г/л сухая масса растений *Nasturtium officinale*, выращенных на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, значимо выше, чем у растений *Salicornia europaea*, поскольку растения солероса европейского при данных уровнях засоления испытывают гипоосмотический стресс;

3) концентрация NaCl выше 5 г/л приводит к значительному ингибированию роста и гибели растений *Nasturtium officinale*, тогда как для солероса европейского 10 г/л NaCl является оптимальным уровнем засоления, стимулирующим рост растений;

4) в результате выращивания растений *Salicornia europaea* и *Nasturtium officinale* на модельном растворе, имитирующем раствор с добавлением минерализованных экзометаболитов человека, при концентрации NaCl 2,1 г/л растения *Salicornia europaea* выносят из раствора в 2 раза больше Na по сравнению с *Nasturtium officinale*. Выявленную закономерность необходимо учитывать при включении данных видов растений в фототрофное звено БСЖО;

5) высокое содержание МДА в клетках растений *Nasturtium officinale* по сравнению с растениями *Salicornia europaea* в конце вегетации

свидетельствует о том, что растения *Nasturtium officinale* находились в состоянии стресса;

б) растения *Salicornia europaea* и *Nasturtium officinale* являются наиболее перспективными из исследованных видов для включения в фототрофное звено БСЖО при использовании минерализованных экзометаболитов человека в качестве источников минерального питания.

### Список использованных источников.

1. Аббасова, З.И. Конформационные изменения митохондрий при солевом стрессе / З.И. Аббасова, С.Р. Алияхвердиев, Э. М. Зейналов, Н.Б. Гучейнова // Третий съезд всероссийского общества физиологов растений: тезисы докладов. – Санкт - Петербург, 1993. - 464 с.
2. Алабушев, В.А. Растениеводство: учеб. пособие / В.А. Алабушев [и др.]. – Ростов - на - Дону, 2001. - 384 с.
3. Балконин, Ю.В., Строганов, Б.П. Значение солевого обмена в солеустойчивости растений / Ю.В. Балнокин, Б.П. Строганов // Проблемы солеустойчивости растений; под ред. акад. ВАСХНИЛ А.И. Имамалиева. – Ташкент: «ФАН» Узбекской ССР, 1989. - С. 45 – 64.
4. Барабанов, Е.И. Ботаника: учебник для студентов высш. учеб. заведений / Е.И. Барабанов. — Москва: Академия, 2006. — С. 312. — 448 с.
5. Блинова К.Ф., Яковлева, Г.П. Ботанико - фармакогностический словарь: справочное пособие/ К.Ф. Блинова; под ред. К.Ф. Блиновой, Г.П. Яковлева. —Москва: Высшая школа, 1990. — С. 42.
6. Быков, Б.А. Экологический словарь / Б.А. Быков. –Алма - Ата: Наука, 1983. - с.216.
7. Быков, О.Д. К анализу кинетики газообмена растений на свету (теория вопроса) / О.Д. Быков // Физиология растений, 1962. - Т. 9. - С. 325 - 333.
8. Величко, В.В. Исследование возможности комбинированного использования нейтрального почво – подобного и физико – химического субстратов для повышения продуктивности растений в искусственных замкнутых экосистемах: материалы междунар. науч. конф 4 – 11 июля/ В.В. Величко, А.А. Тихомиров, С.А. Ушаков, В.В. Матусевич. – Нижний Новгород, 2011. – Ч. 1. – С. 135 – 136.

9. Генкель П.А. Шахов, А.А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения / П.А. Генкель, А.А. Шахов // Труды ун - та физиологии. растений АН СССР. - Москва, 1946. - №5, В. 1. – 238 с.

10. Гинс, М.С. Научное обеспечение инновационных технологий при создании функциональных продуктов на основе овощных культур / М. С. Гинс [и др.] // Овощи России, 2014. - № 1. – С 4 – 5.

11. Гинс, М.С., Гинс, В.К. К вопросу об антиоксидантном метоболоме овощных культур селекции ВНИИССОК / М.С. Гинс, В.К. Гинс // Овощи России, 2015. - № 2. – С 75 – 79.

12. Гительзон, И.И. Проблемы космической биологии / И.И. Гительзон [и др.]. - Москва: Наука, 1975. - Т. 28. - 312 с.

13. Головкин, Т.Г. Продуктивность и биологическая ценность зеленых культур применительно к условиям биорегенеративных систем жизнеобеспечения / Т.Г. Головкин [и др.] // известия Коми научного центра УрО РАН. – 2011. – №1. – С. 31 - 37

14. Горышина, Т.К. Экология растений: учеб. пособие / Т.К. Горышина. – Москва: Высшая школа, 1979. – 369 с.

15. Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений / Т. Гудвин, Э. Мерсер. - Москва: Мир, 1986. - Т. 1. - 393 с.

16. Дудченко Л.Г., Козьяков А.С., Кривенко В.В. Пряно - ароматические и пряно - вкусовые растения: Справочник / отв. ред. К.М. Сытник. — Киев: Наукова думка, 1989. — 304 с.

17. Еремченко, О.З., Кусакина, М.Г., Лузина, Е.В. Содержание пигментов в растениях *Lepidium sativum* в условиях хлориднонатриевого засоления и ошелачивания / О.З. Еремченко, М.Г. Кусакина, Е.В. Лузина // Вестник пермского университета, 2014. – В. 1. – С. 30 – 36.

18. Ипатьев, А.Н. Овощные растения земного шара / А.Н. Ипатьев. – Минск: Высшая школа, 1956 – 364 с.

19. Йонева, Ж., Петров- Спиридонов, А.Е. Биометрические показатели и осмотический потенциал органов растений в условиях хлоридного

засоления / Ж. Йонева, А.Е. Петров – Спиридонов // Известия ТСХА, 1985. – В. 3. - С. 120 – 125

20. Касумов, Н.А. Физиолого - биологические аспекты механизма действия солей на растительный организм / Н.А. Касумов. - Баку, 1983. - 142 с.

21. Келлер, Б.А. Избранные сочинения / Б.А. Келлер. — Москва: АН СССР, 1951. — 496 с.

22. Клышев, Л.К. Биохимические и молекулярные аспекты исследования солеустойчивости растений / Л.К. Клышев // Проблемы солеустойчивости растений, 1989. - 195 с.

23. Кузнецов, В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – Москва: Высшая школа, 2006. – 742 с.

24. Кузнецов, В.И. Усовершенствование метода определения серы в растительных объектах по Шенигеру / В.И. Кузнецов Н.Н. Басаргин, Л.Г. Мясищева // Агрохимия, 1968. - № 3. - С. 134 - 137.

25. Лавренова, Г.В. Энциклопедия лекарственных растений [Электронный ресурс] / Г.В. Лавренов: «Донеччина», 1997. - Режим доступа [http://svitk.ru/004\\_book\\_book/1b/111\\_lavrenovaenciklopediya\\_lekarstvennih\\_t1.php](http://svitk.ru/004_book_book/1b/111_lavrenovaenciklopediya_lekarstvennih_t1.php).

26. Лакин, Г.Ф. Биометрия: учеб. пособие для вузов / Г.Ф. Лакин. - Москва: Высшая школа, 1973. - 344 с

27. Лисовский, Г.М. Замкнутая система: человек – высшие растения / под ред. Г.М. Лисовского. – Новосибирск: Наука, 1979. – С. 50–51

28. Лузина Е.В. Адаптация растений к засолению и ощелачиванию корневой среды / Е.В. Лузина // Вестник ПГНИУ: сб. науч. трудов / Пермский. Гос. нац. исс.ун-т. – Пермь, 2013. – С 7 - 12

29. Лукатки, А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс / А.С. Лукаткин. – Саранск: изд-во Мордовского университета, 2002. – 208 с.

30. Лукаткин, А.С. Физиология растений / А.С. Лукаткин [и др.], 1995 – Т. 42, № 4. – С. 538 – 542.
31. Лукаткин, А.С. Физиология растений / А.С. Лукаткин [и др.], 1997. – Т. 44, № 3. – С. 397 – 403.
32. Маевская, С.Н., Николаева, М.К. Реакция антиокислительной и осмопротекторной систем проростков пшеницы на засуху и регидратацию / С.Н. Маевская, М.К. Николаева // Физиология растений, 2013. - Т. 60, № 3. - С. 351 - 359.
33. Медведев, Г.А. Горчица / Г.А. Медведев [и др.]. – Волгоград: Волгоградский ГАУ, 2012. – 151 с.
34. Новикова, Н.Е., Зотиков, В.И. Физиологические основы устойчивости сельскохозяйственных растений: учеб. пособие. – Орел: ООО Полиграфическая фирма «Картуш», 2015. – 176 с.
35. Орловская, Т.В. Изучение аминокислотного состава семян клоповника посевного / Т.В. Орловская // Дальневосточный медицинский журнал, 2006. - № 2. – С. 73 – 74.
36. Осик, Н.С. Шведов, И.П. Особенности химического состава семян и масла горчицы Сарептской / Н.С. Осик, И.П. Шведов // Известия вузов: пищевая технология, 2000. – №4. – С. 20-23
37. Плешков, Б.П. Практикум по биохимии растений / Б.П. Плешков. - Москва: Колос, 1976. - 256 с.
38. Пешкова, В.М., Громова, М.И. Практическое руководство по спектрофотометрии и колориметрии / В.М. Пешкова, М.И. Громова. - Москва: МГУ, 1961. - 173 с.
39. Полевой, В.В. Физиология растений: учебник / В.В. Полевой. – Москва: Высшая школа, 1989. – 464 с.
40. Полуэктов, Н.С. Методы анализа по фотометрии пламени / Н.С. Полуэктов. - Москва: Химия, 1959. - 230 с.
41. Всё о лекарственных растениях на ваших грядках / под ред. С.Ю. Раделова. — Санкт - Петербург: ООО «СЗКЭО», 2010. — С. 116—119.



42. Физиология сельскохозяйственных растений / под ред. Б.А. Рубина. - Москва: МГУ, 1967. - Т. 3. - 411 с.
43. Самыгин, Г.А. Фотопериодизм растений, «транспортного института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР» / Г.А. Самыгин, 1946 - Т.3, В.2. - С. 131 - 165.
44. Ситникова Т. Секреты богатых урожаев [Электронный ресурс] / Т. Ситникова. – Москва: Удачные советы, 2014. - Режим доступа: <http://www.rumvi.com>.
45. Славин, У. Атомно - абсорбционная спектроскопия / У. Славин. - Ленинград: Химия, 1971. - 296 с.
46. Степановских, А.С. Экология: учеб. пособие для студентов / А.С. Степановских. - Москва: Юнити - Дана, 2001. - 703 с.
47. Строганов, Б.П. Растения и засоление почвы / Б.П. Строганов. - Москва: изд - во АН СССР, 1958. - 68 с.
48. Строганов, Б.П. Метаболизм растений в условиях засоления // 33 - е Тимирязевское чтение/ Б.П. Строганов. – Москва, 1973. - 51 с.
49. Тихомирова, Н.А. Влияние интенсивности ФАР и концентрации NaCl на рост растений Солероса европейского применительно к искусственным экологическим системам / Н.А. Тихомирова [и др.] // Физиология растений, 2016. – Т. 63, № 4. – С. 1 – 10.
50. Трифонов, С.В. Минерализация органических отходов в среде перекиси водорода для повышения замкнутости биолого – технических систем жизнеобеспечения: автореферат дис. биол. наук: 03.01.02/ Трифонов Сергей Викторович. – Красноярск, 2012. – 24 с.
51. Харченко, Л.Н. Изучение эфирного масла семян крестоцветных / Л.Н. Харченко // Масло - жировая промышленность, 1964. - № 3. – С. 14 - 17.
52. Шлегель, Г. Общая микробиология: учеб. пособие / Г. Шлегель. - Москва: Мир, 1987. – 216 с.

53. Щукин, В.Б. Физиология и биохимия растений: словарь терминов и понятий: учеб. пособие / В.Б. Щукин, Н.Д. Кононова, Н.В. Ильясова, С.В. Харитоновна. — Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2013. — 144 с.

54. Якушкина, Н.И. Физиология растений: учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин - тов / Н.И. Якушина. - Москва: Просвещение, 1980. - 303 с.

55. Якушина, Н.И. Бахтенко, Е.Ю. Физиология растений: учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин - тов / Н.И. Якушина, Е.Ю. Бахтенко. — Москва: Владос, 2005. — 463 с.

56. Adam, P. Saltmarsh Ecology / P. Adam // Cambridge university press, 1993. — 476 p.

57. Aghalen, M. Salt stress effects on growth, pigments, proteins and lipid peroxidation in *Salicornia persica* and *S. europaea* / M. Aghalen [et. al] // Biological planetarium. — Iran, 2009. - v. 53, № 2. - P. 243-248

58. Aghaleh, M. Effect of salt stress on physiological and antioxidative responses in two species of *Salicornia* (*S. persica* and *S. europaea*) / M. Aghaleh [et. al] // Acta physiology plant, 2011. - v. 33. — P. 1261 – 1270.

59. Ahmad, P. Growth and antioxidant responses in mustard (*Brassica juncea* L.) plants subjected to combined effect of gibberellic acid and salinity / P. Ahmad . [et. al] // Agronomy and soil science, 2010 - V. 56. — P. 575 – 588.

60. Ashish K. Salt stress reveals differential antioxidant and energetic responses in glycophyte (*Brassica juncea* L.) and halophyte (*Sesuvium portulacastrum* L.) / K. Ashish // Frontiers in environmental science, 2015. - V.3. - P. 1 – 9

61. Ashraf, M., McNeilly, T. Responses of four *Brassica* species to sodium chloride / M. Ashraf, T. McNeilly: Environmental experimental botany. - v. 30. — P. 475 - 487.

62. Chakrabarti, N., Mukherji, S. Effect of Phytohormone Pretreatment on Nitrogen Metabolism in *Vigna radiata* Under Salt Stress / N. Chakrabarti, S. Mukherji // Biologia plantarum, 2003. — V. 46, I. 1. — P. 63 – 66.

63. El - Darier, S.M., Youssef, R.S. Effect of soil type, salinity, and allelochemicals on germination and seedling growth of a medicinal plant *Lepidium sativum* L. / S.M. El - Darier, R.S. Youssef // *Anna application of biology*, 2000. – V. 136. – P. 273 – 279.

64. Fukuda, S. Preliminary system integration tests of water revitalization sub - system in CEEF // *Closed habitation experiments and material circulation technology* / S. Fukuda [et. al] // Institute for environmental sciences, 2004. - P. 68 - 75.

65. Gitelson, I.I. Manmade closed ecological systems / I.I. Gitelson, G.M. Lisovsky, R.D. MacElroy. – London; – New York: Taylor & Francis, 2003. - 402 p.

66. James, G.M. Effects of manuring on growth and alkaloid content of medicinal plants/ G.M. James // *Economic botany*, 1947. – V 1, I 2. – P. 230 – 237.

67. Hayat, S. Comparative effect of 28 homobrassinolide and salicylic acid in the amelioration of NaCl stress in *Brassica juncea* L. / S. Hayat [et. al] // *Plant physiology and biochemistry*, 2012. - V. 53. – P. 61 – 68.

68. Kaddour, R. Assessment of salt tolerance of *Nasturtium officinale* R. Br. using physiological and biochemical parameters / R. Kaddour [et. al] // *Acta physiology plant*, 2013. – V. 35. – P. 3427 – 3436.

69. Kadereit, G.B. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*) / G.B. Kadereit // *Taxon*, 2007. — T. 56., № 4. — C. 1143—1170.

70. Khan, M.G., Srivastava, H.S. Changes in growth and nitrogen assimilation in maize plants induced by NaCl and growth regulators / M.G. Khan, H.S. Srivastava // *Biology plantarum*, 1998. - V 41. – 93 - 99.

71. Kuramoto, R.T., Brest, D.E. Physiological response to salinity by four salt marsh plants / R.T. Kuramoto, D.E. Brest // *Botanical gazette*, 1979 - V. 140. – P. 295 – 298.

72. Lasseur, C, Tan G. Overview of life support activities in ESA // Closed Habitation Experiments and Material Circulation Technology / C. Lasseur, G. Tan: Institute for environmental sciences, 2004. - P. 149 - 163.

73. Liopa – Tsakalidi, A. Effect of NaCl and GA3 on seed germination and seedling growth of eleven medicinal and aromatic crops / A. Liopa – Tsakalidi // Journal of medicinal plants research, 2011 . – V. 5, № 17. - P. 4065 – 4073.

74. Makus, D. J., Lester, G. Light intensity and time of day at harvest affects ascorbic acid concentration and mineral nutrient content and leaf greenness in field - grown mustard greens / D. J. Makus, G. Lester // Subtropical plant science, 2004, - V. 56. – P. 21 - 25

75. Manaa, A Superoxide dismutase isozyme activity and antioxidant responses of hydroponically cultured *Lepidium sativum* L. to NaCl stress / A.Maana [et. al] // Journal of plant interactions, 2014. - V.9, I.1 – P. 440 – 449.

76. Mohlenbrock, R.H. Flowering plants: pokeweeds, four-o'clocks, carpetweeds, cacti, purslanes, goosefoots, pigweeds, and pinks // Southern illinois university press. - USA, 2001. — 297 p.

77. Nathawat, N.S. Interactive effects of nitrogen sources and salinity on growth indices and ion content of Indian mustard / N.S. Nathawat // Plant nutrition, 2007. - V. 30. – P. 569 – 598.

78. Nie, L.Comparative proteomics of root plasma membrane proteins reveals the involvement of calcium signalling in NaCl-facilitated nitrate uptake in *Salicornia europaea* / L.Nie[et. al] // Journal of experimental botany. – China, 2015. – 14 c.

79. Ozawa, T., Wu, J., Fujii, S.Effect of inoculation with a strain of *Pseudomonas pseudoalcaligenes* isolated from the endorhizosphere of *Salicornia europaea* on salt tolerance of the glasswort / T. Ozawa, J. Wu, S .Fujii// Soil science of plant nutrition, 2007. - V. 53. - P. 12–16.

80. Park, K.W. The growth and accumulation of osmotic solutes of the halophyte common glasswort (*Salicornia europaea*) under salinity conditions /

K.W. Park [et. al] // Journal of aquatics plant manage, 2013. – V.53. – P. 103 – 108.

81. Parti R.S., Deep V., Gupta, S.K. Effect of salinity on lipid components of mustard seeds (*Brassica juncea* L.) / R.S. Parti, V. Deep, S.K. Gupta // Plant foods human nutrition, 2003. - V. 58, № 3. – P. 1 – 10.

82. Siddiqui, M.H. Role of nitrogen and gibberellin (GA3) in the regulation of enzyme activities and in osmoprotectant accumulation in *Brassica juncea* L. under salt stress / M.H. Siddiqui [et. al] // Agronomy & crop science, 2008. – V. 194. – P. 214 – 224.

83. Small, E. North American Cornucopia: Top 100 indigenous food plants / E. Small: CRC Press, 2013. — 793p.

84. Sulian, L. Multiple compartmentalization of sodium conferred salt tolerance in *Salicornia europaea*/ L. Sulian [et. al] // Plant physiology and biochemistry. – China, 2012. – V. 51. – P 47 – 52.

85. Sulian, L. Sodium plays a more important role than potassium and chloride in growth of *Salicornia europaea* / L. Sulian [et. al] // Acta physiology plant, 2012. – V. 34, I. 2. – P 503 - 513

86. Tikhomirova, N.A. Influence of high concentrations of mineral salts on production process and NaCl accumulation by *Salicornia europaea* plants as a constituent of the LSS phototroph link / N.A. Tikhomirova [et. al] // Advances in space research, 2005. – V. 35, I. 9. – P 1589–1593.

87. Tiner, R.W. Field guide to coastal wetland plants of the southeastern united states / R.W. Tiner // University of Massachusetts press, 1993. — 352 p.

88. Tsuga S. Performance tests of waste decomposition subsystem of CEEF integration // Closed habitation experiments and material circulation technology / Ed. Tako Y. Misawa: Institute for Environmental Sciences, 2004. - P. 76 - 83.

89. Ungar, I.A. Effects of salinity and hormonal treatments on growth and ion uptake of *Salicornia europaea* / I.A. Ungar // Bulletin de la sociere botanique de France, 1978. - V. 125. - P. 95 – 104.

90. Ushakova, S. A. Effect of NaCl concentration on productivity and mineral composition of *Salicornia europaea* as a potential crop for utilization NaCl in LSS / S. A/ Ushakova [et. al], // *Advances in space research* - 2005. - V. 36. - P. 1349 - 1353.

91. Ushakova, S.A. A biological method of including mineralized human liquid and solid wastes into the mass exchange of bio-technical life support systems / S.A. Ushakova [et al.] // *Advances in space research*, 2012. – V. 50, I. 7. – P. 932 – 940.

92. Verma, S., Mishra, S.N. Putrescine alleviation of growth in salt stressed *Brassica juncea* by inducing antioxidative defense system / S. Verma, S.N. Mishra // *Plant physiology*, 2005. - V. 162. - P. 669 – 677.

93. Wani, A.S. Salt - induced modulation in growth, photosynthesis and antioxidant system in two varieties of *Brassica juncea* / A.S. Wani [et. al] / *Saudi journal of biological sciences*, 2013. – V. 20. – P. 183 – 193.