ЭКОЛОГИЯ, 2014, № 3, с. 189–196

УДК 574.24+58.02

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ *HALOXYLON APHYLLUM* (CHENOPODIACEAE) ПО ГРАДИЕНТУ ЗАСОЛЕНИЯ

© 2014 г. Е. В. Шуйская*, Е. В. Ли, З. Ф. Рахманкулова*, Н. А. Кузнецова*, К. Н. Тодерич***, П. Ю. Воронин***

**Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН*
127276 Москва, ул. Ботаническая, 35
e-mail: evshuya@mail.ru
***Самаркандский государственный университет*
140100 Узбекистан, г. Самарканд, Университетский бульвар, 15
e-mail: salev85@rambler.ru
****Международный центр по развитию сельского хозяйства на засоленных почвах (ИКБА)*
100000 Узбекистан, г. Ташкент, ул. Осие, 6А
e-mail: k.toderich@cgiar.org

Поступила в редакцию 28.07.2013 г.

Исследовали растения *Haloxylon aphyllum*, выращенные из семян с различными генетическими характеристиками из трех субпопуляций, отличающихся по уровню засоления почвы. Растения, выращенные при разных уровнях NaCl (0–300 мМ), отличались по длине побегов, относительной скорости роста сырой и сухой биомассы, содержанию ионов и пролина. Показано, что у ксерогалофита саксаула черного преимущества по показателям продуктивности и устойчивости имеют гетерозиготные генотипы, выращенные в условиях умеренного и сильного засоления.

Ключевые слова: *Haloxylon aphyllum*, генотипы, засоление, биомасса.

DOI: 10.7868/S0367059714030111

В связи с аридизацией климата важнейшей задачей современной науки и практики является мобилизация генетических ресурсов галофитов, создание коллекции и экологическая оценка, отбор ценных кормовых, пищевых, лекарственных, масличных видов, введение их в культуру для организации высокопродуктивного растениеводства (Koyro et al., 2011). Как известно, степень засоления аридных территорий различна, поэтому одним из наиболее актуальных аспектов изучения адаптации галофитов к определенным условиям засоления считается понимание физиологических и биохимических механизмов, лежащих в основе приспособительных реакций у разных типов солеустойчивых растений.

Одним из основных средообразующих эдификаторов и экономически наиболее важных галофитов (почвоукрепитель, пастбищное кормовое растение и источник топлива для местного населения) на территории Туранской низменности (Центральная Азия) является *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, Chenopodiaceae (саксаул безлистный, черный). Этот древовидный кустарник с фотосинтезирующими суккулентными побегами может произрастать в понижениях рельефа на песчаных и гипсовых субстратах с различной степенью засоления (Никитин, 1966; Gintzburger et al., 2003). Показано (Шуйская и др., 2012; Ли и др., 2013), что в естественных условиях у *H. aphyllum* формируются два типа семян: первый тип – крупные (с ранней и быстрой всхожестью, гетерозиготными зародышами по 21–28% генов) и второй – мелкие (с более низкой и медленной всхожестью, гетерозиготными зародышами по 3–12% генов). При этом установлено, что мелкие семена продуцируются *H. aphyllum* в субоптимальных условиях, т.е. слабого (0–0.05 Na^+ ммоль/г) и сильного (0.3–0.5 Na^+ ммоль/г) засоления, а крупные – в оптимальных для данного ксерогалофита условиях умеренного (0.05–0.1 Na^+ ммоль/г) засоления. Таким образом, если в оптимальных условиях отбор идет в пользу гетерозигот, которые являются более “успешными” (так как гетерозиготность коррелирует с продуктивностью (Mandak et al., 2006)), то в субоптимальных условиях идет отбор

в пользу гомозигот, и, вероятно, такие генотипы более успешны в данных условиях.

Подобные результаты были получены и на других представителях семейства Chenopodiaceae. Показано, что семена *Atriplex tatarica* L., проросшие в субоптимальных условиях, продуцировали больше гомозиготных растений, а гетерозиготные в основном произрастали в оптимальных условиях. Кроме того, была выявлена положительная корреляция между степенью гетерозиготности растений и массой стеблей и репродуктивных органов (Mandak et al., 2006). Имеются сведения (Cabin et al., 1997) о том, что всхожесть и выживаемость разнокачественных семян в конкретных условиях окружающей среды могут играть важную роль в формировании и поддержании генетической структуры природных популяций растений и эволюции видов.

В ряде исследований (Houle, 1989; Lonn et al., 1996) показано, что аллозимная гетерозиготность является хорошим показателем роста популяции и адаптивного потенциала. В то же время другие авторы (Reed, Frankham, 2003) утверждают, что такие молекулярные данные отражают лишь небольшую часть генома и, следовательно, не могут быть хорошим показателем адаптивных генетических различий. J. Mitton и M. Gran (1984) показали, что по крайней мере некоторые ферменты могут находиться под прямым отбором. Так, на растениях было установлено, что аллозимы фосфоглюкоизомеразы (Pgi) связаны с доступностью кислорода (Zangerl, Bazzaz, 1984), типом почвы (Nevo et al., 1981), влажностью и pH почвы (Prentice et al., 1995) и нахождением семян в различных местообитаниях (Lonn et al., 1996). Ранее нами было показано, что генетическим маркером разных типов семян у *H. aphyllum* может служить локус Got-2. Семена второго типа характеризуются преобладанием (84–100%) гомозиготных генотипов по локусу Got-2, тогда как семена первого типа имеют только (100%) гетерозиготные генотипы по данному локусу (Шуйская и др., 2012). Однако остались невыясненными следующие вопросы: 1) действительно ли из семян первого типа (гетерозиготных по Got-2) *H. aphyllum* вырастут более продуктивные растения в оптимальных для данного галофита водно-солевых условиях; 2) будут ли данные растения также высокопродуктивными в субоптимальных по засолению условиях; 3) в какой степени проявятся устойчивость и продуктивность растений из семян второго типа (гомозиготных по Got-2) в субоптимальных по засолению условиях.

Цель данной работы – изучение морфофизиологических особенностей адаптации различных генотипов *Haloxylon aphyllum* к слабому и сильному засолению почвы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена собраны в популяции *H. aphyllum* в Юго-Западном Кызылкуме на территории экоцентра “Джейран”, Бухарская обл., Узбекистан (39°34′ с.ш. и 64°42′ в.д.). На территории популяции были выделены 3 участка, сходных по структуре почвы (мелкобугристые пески), но с различным уровнем засоления (0–0.05; 0.05–0.1 и 0.25–0.3 Na^+ ммоль/г). Семена первого типа, собранные с участка с умеренным засолением почвы (0.05–0.1 Na^+ ммоль/г), имели размер 8.0 ± 0.2 мм и относительно высокий уровень генетического полиморфизма: средняя наблюдаемая гетерозиготность составила 12.7 %, гетерозиготность по локусу Got-2 – 100%. Семена второго типа, собранные с участков с засолением почвы 0–0.05 и 0.25–0.3 Na^+ ммоль/г, характеризовались меньшими размерами – 6.4 ± 0.1 и 7.0 ± 0.2 мм соответственно, а также более низким уровнем генетического полиморфизма: средняя наблюдаемая гетерозиготность составила 6.5%, гетерозиготность по локусу Got-2 – 0%. Среднюю гетерозиготность рассчитывали по результатам изоферментного анализа (по: Шуйская и др., 2012) восьми ферментных систем: GOT (E.C. 2.6.1.1), DIA (E.C. 1.6.99), GDH (E.C. 1.4.1.2), SOD (1.15.1.1), G6PD (E.C. 1.1.1.49), 6PGD (1.1.1.44), MDH (E.C. 1.1.1.37), Me (E.C. 1.1.1.40). Семена собирали с 10–25 отдельных растений на каждом участке (субпопуляции). Расстояние между растениями было 5–50 м, между субпопуляциями – 1–5 км.

Семена проращивали в дистиллированной воде, 4–6-дневные проростки пересаживали на перлит, пропитанный 25%-ным питательным раствором Hoagland. В питательном растворе в соответствии с естественными условиями произрастания были созданы следующие концентрации NaCl: 100 мМ – для варианта оптимального засоления, 50, 200 и 300 мМ – для вариантов субоптимального засоления. Затем 35-дневные растения переводили на экспериментальные растворы (полив перлита). В качестве контроля использовали 25%-ный Hoagland. Опыт длился в течение 18 дней.

На фотосинтезирующих побегах у всех групп исследуемых растений оценивали следующие параметры: изменение сырой и сухой биомассы (W), относительную скорость роста (ОСР = $\Delta W/W^*\Delta t$, где ΔW – прирост биомассы, W – исходная биомасса, Δt – сутки). Определяли содержание воды, накопление ионов натрия (Na^+) и калия (K^+), содержание пролина и хлорофилла.

Для измерения сухой биомассы и содержания воды растительные пробы высушивали двое суток при 80°C. Уровень содержания ионов Na^+ и K^+ в фотосинтезирующих органах определяли в водной вытяжке пробы (100 мг) на атомно-абсорбционном спектрометре (Hitachi 207, Japan), свободного пролина – с помощью кислого нингидрино-

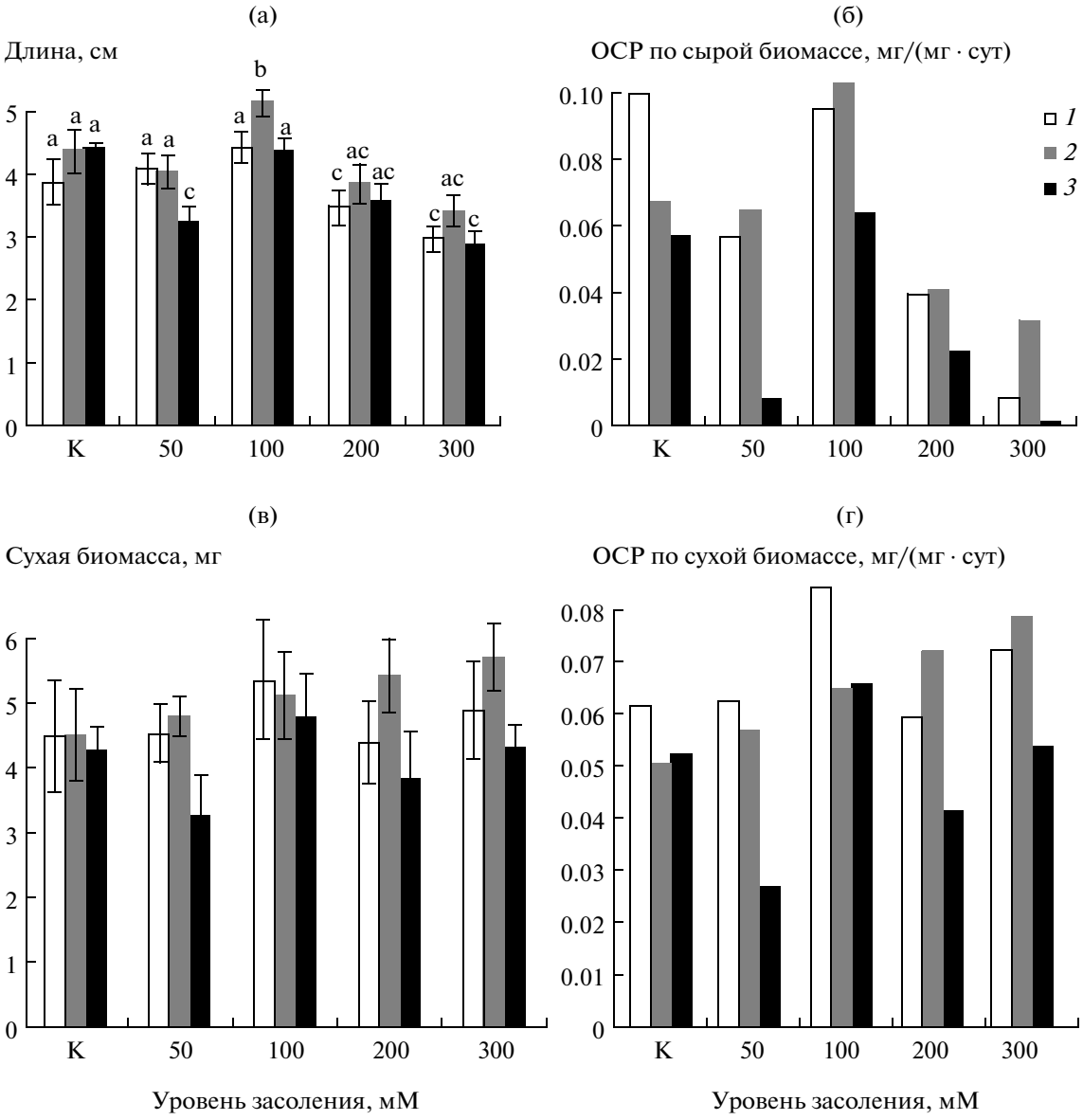

Рис. 1. Длина проростков (а), ОСР по сырой биомассе (б), сухая биомасса (в) и ОСР по сухой биомассе (г) по градиенту засоления.

1 – слабое засоление, *2* – умеренное засоление, *3* – сильное засоление. Бары (на рис. а и в) означают стандартные ошибки ± SE ($n = 20$). Латинские буквы над барами указывают на достоверные различия при $p < 0.05$ (SigmaPlot 11.0, ANOVA, Tukey's test), их отсутствие или одинаковые буквы – отсутствие различий при $p < 0.05$. Расчет значений ОСР проводился по средним значениям сырой и сухой биомассы.

вого реактива по методу Bates (Радюкина и др., 2011), хлорофилла – спектрофотометрически после извлечения 96%-ным спиртом (Vernon, 1960). Результаты приведены из расчета на 1 г сухой массы. Использовали не менее трех биологических повторностей. На графиках приведены средние арифметические значения полученных величин и их стандартные ошибки (±SE). Для корреляционного и факторного (ANOVA) анализов использовали программу SigmaPlot 11.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рост является интегральной физиологической характеристикой, поэтому в ходе исследований влияния уровня засоления (в модельных экспериментах) на разные генотипы саксаула рассматривали следующие морфологические параметры: длину, накопление и относительную скорость роста сырой и сухой биомассы (рис. 1). Растения из семян, собранных в трех генетически разнородных субпопуляциях с участков, различных по

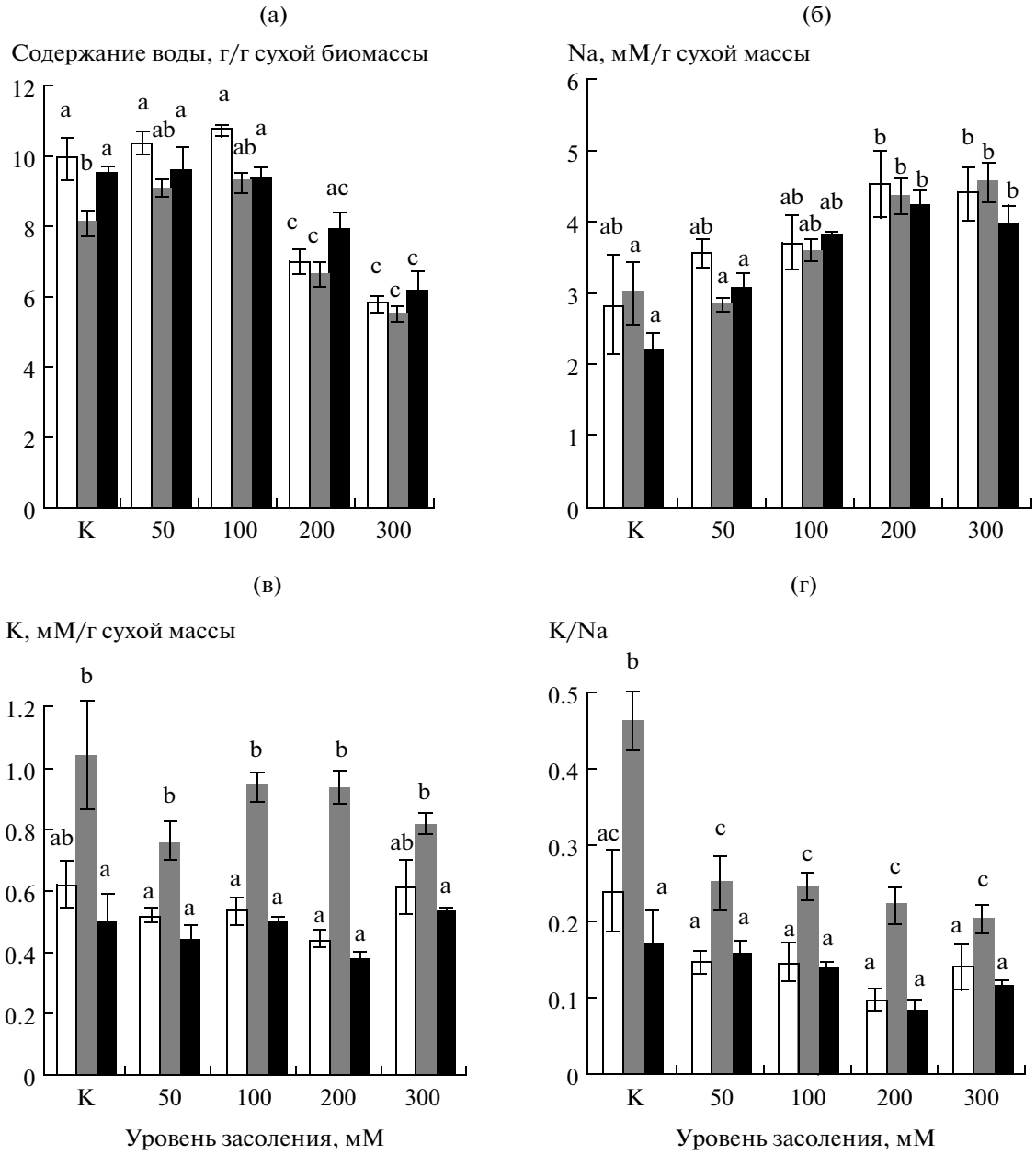

Рис. 2. Содержание воды (а), ионов натрия (б) и калия (в) и отношение калия к натрию (г) в фотосинтезирующих органах *H. aphyllum*. Бары означают стандартные ошибки ±SE ($n = 6$ – для параметра содержание воды, $n = 3$ – для содержания ионов). Остальные обозначения как на рис. 1.

уровню засоления, и выращенные при разных уровнях NaCl (50–300 мМ), отличались по длине побегов и скорости прироста сырой биомассы. Максимальные значения по данным параметрам были у растений, выращенных при небольшом засолении (100 мМ) из семян первого типа (гетерозиготный генотип), минимальные – при большом засолении (300 мМ) из семян второго типа (гомозиготный генотип), собранных на участках с сильным засолением (см. рис. 1а, б).

В результате анализа ростовых показателей в зависимости от содержания NaCl в питательном растворе была выявлена высокая положительная корреляция между скоростью роста сухой биомассы и уровнем засоления ($r = 0.98$, $p < 0.05$) у растений с гетерозиготным генотипом. На гомозиготных образцах такой связи не выявлено (см. рис. 1в).

Содержание воды в фотосинтезирующих побегах у всех групп исследуемых растений отрицательно коррелировало с уровнем засоления (рис. 2а). Наибольшие показатели по данному параметру были при небольшом засолении (до 100 мМ NaCl), при высокой концентрации солей (200–

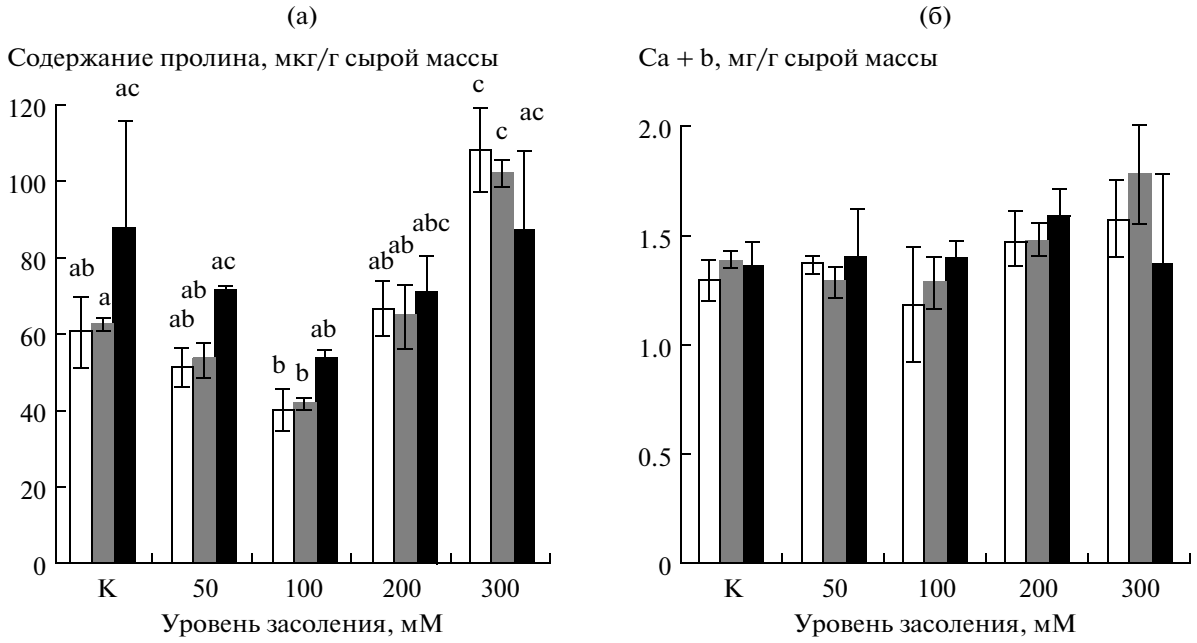

Рис. 3. Содержание пролина (а) и хлорофилла (б) в фотосинтезирующих органах *H. aphyllum*. Бары означают стандартные ошибки ±SE ($n = 6$). Остальные обозначения как на рис. 1.

300 мМ) наблюдалось снижение содержания воды до 40%.

В ходе экспериментов исследовали содержание ионов Na^+ и K^+ и их соотношение в побегах *H. aphyllum*. Показана тесная положительная связь между уровнем засоления и содержанием Na^+ в наземной части гетерозиготных ($r = 0.77$, $p < 0.05$) и гомозиготных ($r = 0.8–0.9$, $p < 0.05$) растений и обратная связь с отношением K^+/Na^+ ($r = -0.77…-0.84$, $p < 0.05$) во всех вариантах.

У растений с гетерозиготным генотипом выявлена значительная отрицательная корреляция между относительной скоростью роста сухой биомассы и отношением K^+/Na^+ ($r = -0.89$, $p < 0.05$), для гомозиготных растений такой связи не обнаружено.

Содержание K^+ и отношение K^+/Na^+ у гетерозиготных растений было в 1.5–2 раза выше, чем у гомозиготных. Наибольшие значения данных показателей отмечались в контрольном варианте (см. рис. 2в, г).

В ходе проведенных экспериментов исследовали влияние уровня засоления на биохимические параметры разных генотипов саксаула: содержание пролина и хлорофиллов *a* и *b*. Минимальное содержание пролина во всех исследованных группах было выявлено при небольшом засолении – 100 мМ NaCl (рис. 3а). Значимые различия по данному параметру были показаны для растений с гетерозиготным генотипом: между контрольным вариантом и засолением 100 мМ NaCl ($F = 7.4$; $p < 0.01$), между различными уровнями засоления – 100 мМ и 300 мМ NaCl ($F = 7.4$; $p < 0.01$) и между контролем и 300 мМ NaCl ($F = 10.5$; $p < 0.01$).

Максимальное содержание пролина отмечалось при 300 мМ NaCl у растений из семян второго типа (гомозиготные) с участка со слабым засолением. Для этой группы растений между вариантами засоления 100 мМ и 300 мМ NaCl выявлены достоверные различия ($F = 7.8$; $p < 0.01$).

По содержанию хлорофилла достоверных различий между исследуемыми вариантами в ходе экспериментов не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что галофиты естественно адаптированы к засолению, уровень их солеустойчивости сильно зависит от вида, происхождения экотипа и этапа развития растений (Megdiche et al., 2007; Eshghizaden et al., 2012). Большинство галофитов относится к семейству Chenopodiaceae, которое включает приблизительно 550 видов, характеризующихся различными механизмами солетолерантности (Roohi et al., 2011).

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о наличии не только межвидовых различий, но и внутривидовых по ряду морфологических параметров. Генетическая изменчивость в естественных популяциях, по крайней мере частично, может быть обусловлена способностью отдельных генотипов произрастать локально в конкретных экологических условиях, и если действительно существует связь между ро-

стом и гетерозиготностью, то процесс выборочного произрастания может влиять не только на генетическую изменчивость, но и на более интенсивный рост определенных генотипов в конкретных условиях (Mandak et al., 2006). Так, между ростовыми характеристиками: длиной побегов и скоростью роста сырой биомассы, у *H. aphyllum* с гетерозиготным и гомозиготным генотипами при разных уровнях засоления показаны различия, которые совпадают с данными для *Atriplex tatarica* (Mandak et al., 2006). Наши и литературные данные свидетельствуют о том, что гетерозиготные генотипы характеризуются большими значениями этих параметров при небольшом засолении 100 мМ NaCl (см. рис. 1а, б).

Полученные нами данные по длине проростков, относительной скорости роста, рассчитанной по сырой биомассе, а также по содержанию пролина (см. рис. 1а, б, 3а) в растениях *H. aphyllum* позволяют ответить на дискуссионный вопрос о необходимости солей для роста и развития галофитов (Grigore et al., 2012): ксерогалофиты нуждаются в небольшом содержании солей в питательном растворе – так, для саксаула такой оптимум составляет 100 мМ NaCl и проявляется в большей степени у гетерозиготных генотипов.

Способность галофитов жить, развиваться и размножаться в условиях относительно высокого содержания солей в почве или питательном растворе связана с наличием у них специфических механизмов защиты. Стратегия ионного и осмотического гомеостатирования проявляется в поддержании низких концентраций ионов в цитоплазме, что позволяет избежать токсического действия ионов, и в способности поддерживать градиент водного потенциала, направленный вверх, в системе почва–корень–побег (Балнокин и др., 2005; Roohi et al., 2011).

Повышенное накопление натрия растительными клетками в литературе (Allakhverdiev et al., 2000) объясняется тем, что осмотический эффект при действии засоления уменьшает количество воды в цитозоли, быстро увеличивая концентрацию растворенных веществ, а ионный эффект вызывается притоком ионов Na^+ через K^+/Na^+-каналы, которые также увеличивают внутриклеточную концентрацию солей. Существующие системы активного транспорта при нормальных условиях поддерживают постоянное осмотическое давление в клетке, оптимальную концентрацию ионов K^+ и откачивают ионы Na^+. Токсичное действие засоления напрямую связано с тем, что ионы Na^+ заменяют ионы K^+ в цитозоли (Carden et al., 2001). Способность растительных клеток поддерживать стабильный уровень цитозольного K^+ в среде с высокой концентрацией Na^+ – ключевой фактор в определении способности переносить солевой стресс, так как калий – активатор многих ферментов растительной клетки (Maathuis, Amtmann, 1999). В наших экспериментах наиболее высоким содержанием калия при всех уровнях засоления характеризовались растения с гетерозиготными генотипами (см. рис. 2). Интересно, что у растений данной группы наблюдалось стабильное увеличение прироста сухой биомассы при усилении засоления в изученном диапазоне от 0 до 300 мМ NaCl ($r = 0.98$, $p < 0.05$). Таким образом, данный генотип проявил устойчивость к сильному засолению (см. рис. 1в, г). У растений этой же группы также установлена положительная корреляция между относительной скоростью роста сухой биомассы и содержанием Na ($r = 0.7$, $p < 0.05$) и отрицательная – с отношением K^+/Na^+ ($r = -0.9$, $p < 0.05$). В работах других авторов (El-Iklil et al., 2002) показано, что соотношение K^+/Na^+ снижается по мере усиления солевого стресса, и именно соотношение K^+/Na^+ в цитозоли, а не абсолютная концентрация Na^+ является критическим показателем уровня стресса для растения (Carden et al., 2003).

Изменение содержания ионов при стрессе под действием повышенных концентраций соли может быть тесно связано с накоплением в растительных клетках свободного пролина. Японскими учеными (Okuma et al., 2002) высказано мнение, что внутриклеточный пролин может ослабить ингибирование активности ферментов, снижая содержание свободных радикалов при уменьшении соотношения в клетках K^+/Na^+. Так, ими отмечена отрицательная корреляция между отношением K^+/Na^+ и накоплением пролина в суспензии клеток табака уже через 3–5 дней с начала культивирования.

Известно (Szabados, Savoure, 2010), что пролин в первую очередь является мощным осмопротектором, и поэтому интенсивность его биосинтеза усиливается, а деградация снижается при засолении. Полученные нами данные по содержанию пролина показывают, что его минимальная концентрация и, следовательно, оптимальная концентрация солей в питательном растворе составляет 100 мМ NaCl. Возрастание содержания пролина почти в 2 раза при сильном засолении (300 мМ NaCl) способствовало сохранению прироста сухой биомассы (см. рис. 1г) и процессов биосинтеза хлорофилла (см. рис. 3в), что подтверждает его протекторную роль (Szabados, Savoure, 2010; Roohi et al., 2011).

Растения из семян второго типа, собранных с участка со слабым засолением, выращенные в условиях низкого и умеренного засоления (0–100 мМ NaCl), характеризовались самыми высокими значениями относительной скорости роста сухой биомассы и наименьшим содержанием пролина, в то время как растения из семян второго типа, собранных с участка с сильным засолением,

оказались наименее продуктивными в условиях сильного засоления (см. рис. 1б). В естественных условиях отбор действует под давлением определенных (одного или нескольких) стрессовых факторов. В случае с саксаулом возможно действуют два фактора – засоление почвы и водный дефицит. Неустойчивость и разнообразие ростовых и биохимических характеристик растений из семян второго типа (гомозиготных) в условиях эксперимента свидетельствуют о том, что засоление не является определяющим селективным фактором, вероятно, отбор в популяциях осуществляется под действием иного фактора, в частности дефицита доступной воды.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что растения из семян первого типа (гетерозиготные по Got-2) более продуктивны по накоплению биомассы как в оптимальных, так и субоптимальных условиях сильного засоления. У растений из семян второго типа (гомозиготные по Got-2) в субоптимальных по засолению условиях не проявились устойчивость и высокая продуктивность, как предполагалось ранее.

Таким образом, между изученными генотипами существуют морфофизиологические и биохимические отличия, которые свидетельствуют о наличии разных механизмов солетолерантности и определяют в конечном итоге выживание и доминирование в растительных сообществах одних и гибель других. У ксерогалофита саксаула черного в условиях умеренного и сильного засоления преимущества по показателям продуктивности и устойчивости имеют гетерозиготные генотипы.

Работа выполнена частично за счет средств Программы Президиума РАН “Изменение окружающей среды и климата: природные и связанные с ними техногенные катастрофы” (проект № 6.3) и РФФИ (грант № 12-04-97023-р_поволжье_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балнокин Ю.В., Котов А.А., Мясоедов Н.А. и др. Участие дальнего транспорта Na^+ в формировании градиента водного потенциала в системе среда–корень–лист у галофита *Suaeda altissima* // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 549–557.

Ли Е.В., Шуйская Е.В, Матюнина Т.Е. и др. Сопряженность развития репродуктивных структур *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin по градиенту засоления почвы // Аридные экосистемы. 2013. № 2. С. 21–28 (Arid Ecosystems. 2013. V. 3. № 2. P. 71–76).

Никитин С.А. Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. М.: Наука, 1966. 253 с.

Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В., Шевякова Н.И. Методы оценки содержания активных форм кислорода, низкомолекулярных антиоксидантов и активностей основных антиоксидантных ферментов // Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений. Под ред. Кузнецова Вл.В., Кузнецова В.В., Романова Г.А. М.: Изд-во Бином, 2011. С. 347–365.

Шуйская Е.В., Гисматуллина Л.Г., Тодерич К.Н. и др. Генетическая дифференциация *Haloxylon aphyllum* (Chenopodiaceae) по градиенту засоления почвы в пустыне Кызылкум // Экология. 2012. № 4. С. 284–289 (Rus. J. of Ecol. 20012. V. 43. № 4. P. 302–306).

Allakhverdiev S.I., Sakamoto A., Nishiyama Y. et al. Ionic and Osmotic Effects of NaCl-Induced Inactivation of Photosystems I and II in *Synechococcus* sp. // Plant Physiol. 2000. V. 123. P. 1047–1056.

Cabin Y.J., Evans A.S., Mitchell R.J. Genetic effect of germination timing and environment: an experimental investigation // Evolution. 1997. V. 51. P. 1427–1434.

Carden D.E., Diamond D., Miller A.J. An improved Na^+-selective microelectrode for intracellular measurements in plant cells // J. Exp. Bot. 2001. V. 52. P. 1353–1359.

Carden D.E., Walker D.J., Flowers T.J. et al. Single-Cell Measurements of the Contributions of Cytosolic Na^+ and K^+ to Salt Tolerance // Plant Physiol. 2003. V. 131. P. 676–683.

El-Iklil Y., Karrou M., Mrabet R. et al. Salt stress effect on metabolite concentrations of *Lycopersicon esculentum* and *Lycopersicon sheesmanii* // Canadian journal of plant science. 2002. V. 82. № 1. P. 177–183.

Eshghizadeh H., Kafi M., Nezami A. The Mechanisms of Salinity Tolerance in the Xero-halophyte Blue Panicgrass (*Panicum antidotale* Retz) // Not Sci Biol. 2012. V. 4. № 2. P. 59–64.

Gintzburger G., Toderich K.N., Mardonov B.K. et al. Rangelands of the arid and semi-arid zones in Uzbekistan. Monpellier: Centre de Cooperation Internationale en Resherche Agronomique pour le Development (CIRAD), 2003. 498 p.

Grigore M., Villanueva M., Boscaiu M. et al. Do Halophytes Really Require Salts for Their Growth and Development? An Experimental Approach // Not Sci Biol. 2012. V. 4. № 2. P. 23–29.

Houle D. Allozyme associated heterosis in *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1989. V. 123. P. 789–801.

Koyro H.-W., Ajmal Khan M., Lieth H. Halophytic crops: A resource for the future to reduce the water crisis? // Emir. J. Food Agric. 2011. V. 23. № 1. P. 1–16.

Lonn M., Prentice H.C., Bengtsson K. Genetic structure, allozyme-habitat associations and reproductive fitness in *Gypsophila fastigiata* (Caryophyllaceae) // Oecologia. 1996. V. 106. P. 308–316.

Maathuis F.J.M., Amtmann A. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: the basis of cellular K^+/Na^+ ratios // Ann. Bot. 1999. V. 84. P. 123–133.

Mandak B., Bimova K., Plackova I. Genetic structure of experimental populations and reproductive fitness in a heterocarpic plant *Atriplex tatarica* (Chenopodiaceae) // Amer. J. of Botany. 2006. V. 93. № 11. P.1640–1649.

Megdiche W., Ben Amor N., Debez A. et al. Salt tolerance of the annual halophyte Cakile maritima as affected by the provenance and the developmental stage // Acta Physiol Planta. 2007. V. 29. P. 375–384.

Mitton J.B., Gran M.C. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis // Ann. Rev. of Ecology and Systematics. 1984. V. 15. P. 479–499.

Nevo E., Brown A.H.D., Zohary D. et al. Microgeographic edaphic differentiation in allozyme polymorphism of wild barley (*Hordeum spontaneum*, Poaceae) // Plant Systematics and Evolution. 1981. V. 138. P. 287–292.

Okuma Eiji, Soeda Kenji, Fukuda Miho et al. Negative correlation between the ratio of K^+ to Na^+ and proline accumulation in tobacco suspension cells // Soil Sci. and Plant Butr. 2002. V. 48. № 5. P. 753–757.

Prentice H.C., Lonn M., Lefkovitch L.P. et al. Associations between allele frequencies in *Festuca ovina* and habitat variation in the alvar grasslands on the Baltic island of Oland // J. of Ecology. 1995. V. 83. P. 391–402.

Reed D.H., Frankham R. Correlation between fitness and genetic diversity // Conservation Biology. 2003. V. 17. P. 230–237.

Roohi A., Nazish B., Nabgha-e-Amen Maria M. et al. Critical review on halophytes: Salt tolerant plants // Journal of Medicinal Plants Research. 2011. V. 5. № 33. P. 7108–7118.

Szabados L., Savouré A. Proline: a multifunctional amino acid // Trends Plant Sci. 2010. V. 15. № 2. P. 89–97.

Vernon L.P. Spectrophotometric determination of chlorophylls and pheophytins in plant extracts // Analyt. Chem. 1960. V. 32. P. 1144–1150.

Zangerl A.R., Bazzaz F.A. Niche partitioning between two phosphoglucoisomerase genotypes in *Amaranthus retroflexus* // Ecology. 1984. V. 65. P. 218–222.