

<https://doi.org/10.15407/frg2023.06.506>

УДК 581.1

БІОХІМІЧНІ ТА ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НОВОЗЕЛАНДСЬКОГО ШПИНАТУ (*TETRAGONIA TETRAGONIOIDES*) ЯК НОВОЇ КУЛЬТУРИ ДЛЯ ЗАСОЛЕНИХ ҐРУНТІВ

О.К. ЗОЛОТАРЬОВА, Н.М. ТОПЧІЙ, О.М. ФЕДЮК

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01004 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: e.zolotareva@ukr.net*

Засоленість є однією з проблем, що посилюється і спричинює величезні втрати врожаю у багатьох регіонах світу, особливо посушливих і напівпосушливих. Використання солестійких культур, які мають здатність накопичувати сіль, може стати ефективним способом введення у господарський обіг засолених ґрунтів. Широко відомим солестійким видом є новозеландський шпинат (*Tetragonia tetragonioides*) — однорічна рослина родини Aizoaceae. На відміну від більшості листових культур *T. tetragonioides* витривалий до посухи і високих температур. Показано, що за вирощування на засолених ґрунтах новозеландський шпинат поглинає великі кількості солі та накопичує значну кількість сухої речовини. Цей вид легко культивується за різних кліматичних умов, може давати кілька врожаїв упродовж року (влітку і взимку), має високий вміст мінералів і біологічно активних речовин. Крім цінності як листового овочу для споживання людиною його можна використовувати також як корм для тварин. Перевагою виду є стійкість до хвороб і специфічних шкідників. *T. tetragonioides* захищає від ерозії ґрунт, маючи відмінне зчеплення з ним. Вирощування в культурі дає змогу використання доступніших солонуватих і морських вод для стійкого виробництва продуктів харчування у середовищах, де традиційні культури неефективні. За таких умов вирощування рослини забезпечуються макро- і мікроелементами, які є важливими компонентами цих водних джерел.

Ключові слова: *Tetragonia tetragonioides*, Aizoaceae, засолення ґрунтів, факультативний C₃-САМ-фотосинтез, фітодесалінізація.

Засолення ґрунтів сільськогосподарських угідь — проблема, яка постійно посилюється, що створює серйозні обмеження для продуктивності сільського господарства в усьому світі. За оцінками, 7 % загальної площі суходолу тією чи іншою мірою зазнають засолення, яке відбувається в усіх кліматичних зонах, особливо посушливих і напівпосушливих регіонах світу [1]. В Україні близько 4 млн га засолених полів і солонців, переважно у Середньому Придніпров'ї та Південному Степу [2]. Більшість таких засолених ґрунтів утворилися природ-

Цитування: Золотарьова О.К., Топчий Н.М., Федюк О.М. Біохімічні та фізіологічні особливості новозеландського шпинату (*Tetragonia tetragonioides*) як нової культури для засолених ґрунтів. *Фізіологія рослин і генетика*. 2023. 55, № 6. С. 506–518. <https://doi.org/10.15407/frg2023.06.506>

ним шляхом у процесі вивільнення розчинних солей під час вивітрювання, при цьому найпоширенішою сіллю є хлорид натрію.

Останнім часом засолення ґрунтів відбувається під впливом антропогенних чинників, зокрема розчищення земель від природної рослинності та іригації, що призводить до підняття рівня ґрунтових вод і збільшення концентрації розчинних солей у родючому шарі ґрунту [3]. Внаслідок зміни клімату (збільшення ризику повеней, підвищення рівня морської води у прибережних регіонах, зміни глобальної структури опадів) масштаби й тяжкість засолення ґрунтів посилюватимуться [4]. Більшість промислових сільськогосподарських культур є чутливими до солі глікофітами, урожайність яких значно знижується навіть за впливу слабого засолення, тому існує гостра необхідність у пошуку нових високосолестійких культур. У природних умовах районів з високою солоністю трапляються рослини-галофіти, які здатні рости й розмножуватися за солоності ґрунту понад 200 мМ NaCl, що відповідає приблизно 40 % солоності морської води [5]. За таких умов, за даними [5], 99 % інших видів не виживають. Ця група рослин налічує 5–6 тис. видів, значна кількість з яких є їстівними рослинами і споживається у багатьох регіонах світу в дикому вигляді, але поки що не культивується. Рослини-галофіти можна використовувати для рекультивації земель, схильних до засолення [6]. Їх вирощування для забезпечення їстівних і кормових ресурсів у посушливих і засолених районах поступово стає новою сільськогосподарською стратегією [7–9], яка застосовується у світі. Показовим прикладом відомих галофітів, що культивувалися спочатку у невеликих обсягах як маргінальні місцеві культури, а потім швидко поширилися на глобальному рівні, є кіноа (*Chenopodium quinoa* Wild.) [10]. Використання інших галофітів у сільському господарстві може бути не менш успішним, ніж вирощування кіноа.

Новозеландський шпинат (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) Kuntz.) — солестійка однорічна витка ліана з невеликими трикутними листками. Він походить з Нової Зеландії, проте нині його вирощують, хоч і в невеликих кількостях, як листову овочеву культуру в більшості тропічних і помірних регіонів. Дослідження впливу засолення (NaCl) на ріст, продукцію біомаси і мінеральний склад *T. tetragonioides* [9, 11–13] показали, що вид має великий потенціал для екстракції солі з засолених ґрунтів. За даними [13], новозеландський шпинат здатен накопичувати до 700 кг NaCl, продукуючи 4200 кг сухої речовини на гектар.

T. tetragonioides — їстівна культура, яка за споживчими якостями близька до шпинату городнього (*Spinacia oleracea* L.), проте є рослиною теплого клімату. Польові експерименти, проведені у Польщі, довели, що цей овоч можна також успішно вирощувати у помірному кліматичному поясі [14–16]. На відміну від шпинату городнього, рослини короткого світлового дня, новозеландський шпинат є нейтральним до тривалості світлового дня, тому його можна вирощувати для отримання літнього врожаю з високою рівномірною продуктивністю упродовж всього вегетаційного періоду [17]. За даними багатьох досліджень, *T. tetragonioides* також успішно використовують як лікарську рослину [18, 19].

Галофітні види мають низку додаткових морфологічних, фізіологічних і анатомічних характеристик, що забезпечують не лише виживання в засоленому середовищі, а й певні переваги [5, 20, 21]. Головною відмінністю всіх галофітів є здатність використовувати неорганічні іони, такі як Na^+ і Cl^- , для осмотичного регулювання їх тканин під час вирощування в умовах засолення. Галофіти ефективно накопичують токсичний для цитозольних систем Na^+ у вакуолях за участю тонопластних Na^+/H^+ -обмінників, що кодуються генами NHX , а також обох вакуолярних протонних помп: АТФази та пірофосфатази [22]. Іони Na^+ при цьому транспортуються із цитозолу за електрохімічним градієнтом, тобто без витрат енергії (АТФ) [23, 24]. Акумуляція Na^+ приводить до утворення щонайменше 4–5-разового градієнта концентрації між вакуолею і цитозолем. Пасивна Na^+ -провідність тонопласта при цьому зведена до абсолютного мінімуму за рахунок ефективного контролю над його Na^+ -проникними каналами. У регуляції пасивного витоку Na^+ із вакуолі беруть участь Na^+ -проникні повільно- та швидкоактивовані канали тонопластів, які запобігають поверненню Na^+ назад у цитозоль, зберігаючи накопичений Na^+ у клітинах мезофілу та сольових міхурах.

На відміну від галофітів глікофітні культури мають лише обмежену здатність використовувати Na^+ для осмотичної регуляції і значною мірою залежать від здатності синтезувати органічні осмоліти *de novo*. Внаслідок великих витрат вуглецю під час цього процесу [25, 26] зниження врожайності є істотним. Відомо, що оптимальний ріст галофітів спостерігається за зовнішньої концентрації NaCl 100–200 мМ (для дводольних видів) і 50–100 мМ (для однодольних) у ґрунтовому розчині [5]. У межах такої солоності основні продовольчі культури, зокрема рис, нежиттєздатні або економічно непродуктивні.

Таким чином, вирощування галофітних рослин може стати вирішенням проблеми використання солонуватої води, яка трапляється у природі або скидається різними промисловими підприємствами [27, 28]. Це дасть змогу сільському господарству просуватися в пустельні райони, а також райони, що прилягають до солончаків і морського узбережжя.

Біохімічний склад і поживні властивості *Tetragonia tetragonioides*. У табл. 1 порівняно дані щодо вмісту основних мінеральних елементів, білків і амінокислот у листках новозеландського шпинату (*Tetragonia tetragonioides*), шпинату городнього (*Spinacia oleracea* L.), салату-латуку (*Lactuca sativa* L.) і капусти кейл (*Brassica oleracea* var. *sabellica* L.), які належать до групи поширених листкових овочів з високим вмістом цінних харчових речовин [29].

З даних табл. 1 видно, що в листках *T. tetragonioides* вміст основних мінеральних елементів і розчинних біологічно активних речовин істотно не відрізняється від основних листкових овочів. Лише концентрація оксалату в новозеландському шпинаті менша порівняно зі шпинатом городнім і капустою кейл. Саме великий вміст оксалату в шпинаті значно обмежує його високі дієтичні якості.

Вищі рослини виробили різні адаптивні механізми зниження окиснювальних ушкоджень, що виникають у результаті сольового стресу, включно біосинтез вторинних метаболітів, до яких належать

БІОХІМІЧНІ ТА ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НОВОЗЕЛАНДСЬКОГО ШПИНАТУ

ТАБЛИЦЯ 1. Вміст основних мінеральних елементів, білків та амінокислот у листкових овочах

Поживні речовини	Вміст, г/кг у перерахунку на суху речовину			
	Шпинат городній [14, 30–32]	Салат-латук [33–36]	Капуста кейл [37–40]	Новозеландський шпинат [12, 14, 36, 41, 42]
Суха речовина (г/кг сирової речовини)	88,4–107,5	70–118	180,8	84–95
Калій	66,7	67,3±7,1	13,5±0,7	63,8±6,0
Фосфор	5,0	3,6	5,73±0,9	4,5
Кальцій	22,0	7,5	19,7±0,6	5,3±0,4
Магній	7,6	4,1	2,4±0,4	8,5
Натрій	2,2	1,5±0,6	1,7±0,3	5,9±2,2
Залізо	0,4	0,89	0,0726±0,0130	0,5
Вітамін С	2,8	0,92	1,2	1,4
Білки	290	257,5	271,0	275,0–306,0
Загальна кількість амінокислот	236,1	232,0	362,0	240,3±28,0
Аспарагінова кислота	24,9	14,2	27,6	25,5±2,2
Глутамінова кислота	34,3	18,2	33,2	33,5±2,9
Пролін	14,3	4,8	17,5	13,6
Нітрат NO ₃ ⁻	9,84	0,13–2,60	15,63	9,4–47,4
Нітрит NO ₂ ⁻	0,007	0,86	0,009	0,9–12,1
Оксалати	64,6	1,08	23,02	8,8–15,4
Флавоноїди	11,6–21,9	7,59	1,03	4,02±4,2
Феноли	15,0–35,2	63,95	6,402	58,2

прості й складні цукри, амінокислоти, поліоли та антиоксиданти. Вторинні метаболіти виконують різні функції, в тому числі запобігання утворенню кисневих радикалів або уловлювання реактивних видів кисню [43]. У табл. 2 наведено дані щодо вмісту основних каротиноїдів у новозеландському шпинаті порівняно зі шпинатом городнім і капустою кейл, які містять найвищі концентрації лютеїну і через це рекомендовані для вживання з метою профілактики вікового погіршення зору. Відомо, що лютеїн і зеаксантин є каротиноїдами, які вибірково поглинаються сітківкою ока і, як вважають, захищають від розвитку вікової макулярної дегенерації [44]. Основним джерелом цих ксантофілів є темно-зелені листкові овочі. З даних табл. 2 видно, що за загальним вмістом каротиноїдів і лютеїну новозеландський шпинат не поступається шпинату городньому і капусті кейл.

Важливу роль у деактивації вільних радикалів відіграють фенольні сполуки, такі як фенольні кислоти, флавоноїди та проантоціанідини [47]. Як видно з даних табл. 1, *T. tetragonioides* містить доволі високий рівень поліфенольних сполук. Щодо впливу засолення на вироблення вторинних метаболітів сільськогосподарськими культурами, то цей аспект був докладно вивчений у зв'язку із їх солестійкістю, хоча такі сполуки рідко розглядалися як характеристики якості

ТАБЛИЦЯ 2. Вміст (мкг/г сирої речовини) каротиноїдів у листових овочах

Листкові овочі	β-Каротин	Лютеїн	Віолаксантин	Неоксантин	Загальний вміст каротиноїдів
Шпинат городній [45]	31,5±2,01	52,2±0,9	26,6±1,4	5,3±2,7	125,6±6,5
Капуста кейл [46]	41,25	48,0–114,7	30,05	21,1	140,4–207,1
Новозеландський шпинат [46]	39,8	53,5	19,7	15,5	128,5

під час виробництва здорових продуктів харчування [7]. Добре відомо, що продукування вторинних метаболітів у галофітів посилюється за сольового стресу [48]. Аналіз змін рівня поліфенолів у листках *T. tetragonioides* показав, що концентрація фенольних сполук у разі підвищення вмісту солі в субстраті майже не відрізнялася від контролю за помірних концентрацій солі, а за високого рівня NaCl значно знижувалася з часом. Зменшення вмісту фенольних сполук у відповідь на засолення спостерігалось і в інших галофітних рослинах. Разом з тим у деяких підвидів за умов засолення листки збагачуються фенольними сполуками [36]. Фенольні сполуки належать до вторинних метаболітів, вміст яких модулюється у рослинах як функція осмотичної регуляції [36], тому значне зниження концентрації цих сполук у *T. tetragonioides* за зрошення морською водою [9] або розчинами з високою концентрацією NaCl свідчить, що вид може виробляти інші захисні хімічні сполуки-осморегулятори. Адаптація до осмотичного стресу включає внутрішньоклітинне накопичення малих органічних молекул (осмолітів), таких як пролін. Вони слугують стабілізаторами білків і клітинних компонентів проти денатурувальної дії іонної сили. Крім того, пролін працює як хімічний шаперон, забезпечуючи правильне повторне згортання білків *in vitro* та в клітині, захищаючи нативні білки від теплової денатурації.

Акумуляція проліну за умов стресу сприяє підтриманню клітинного гомеостазу. За сольового стресу пролін виконує не лише роль осморегулятора, а й реалізує низку інших стрес-протекторних функцій: регуляція експресії генів стрес-регульованих білків, хімічного шаперону, антиоксиданту, джерела вуглецю, азоту та відновлювальних еквівалентів, залучається до регуляції внутрішньоклітинного рН тощо [36]. Відомо, що підвищення рівня проліну є звичайною метаболічною реакцією вищих рослин на дефіцит води і стрес, спричинений засоленням [49]. Накопичення проліну має важливе значення в осмотичній адаптації вищих рослин за прогресованого зневоднення для підтримки клітинного тургору та затримки повного закриття продихів. У *T. tetragonioides* концентрація проліну в листках за помірного та високого рівня солоності була значно вищою порівняно з контролем без істотної різниці між обробкою морською водою або розчинами NaCl [12]. Різке підвищення концентрації проліну в листках *T. tetragonioides* спостерігалось вже за 50 %-го водного дефіциту [50]. Таким чином, підвищення вмісту проліну в *T. tetragonioides* можна розглядати як метаболічний біомаркер впливу солоності і зневоднення.

Крім високоцінних харчових компонентів галофіти можуть накопичувати також небажані речовини, зокрема оксалати, нітрати й солі [7]. Для зниження їх вмісту застосовують агротехнічні прийоми: як приклад можна навести скорочення використання добрив NO_3^- на користь NH_4^+ для зниження вмісту оксалатів у *Portulaca oleracea* [51] або коригування добрив залізом для зниження накопичення нітратів у *Aster tripolium* [7]. Однак у галофіта *T. tetragonioides* зі збільшенням засоленості вміст нітратів значно знижується [9], на відміну від їх підвищеного накопичення в *Aster tripolium* за таких самих умов [7].

Фізіологічні та морфологічні реакції *Tetragonia tetragonioides* на сольовий стрес. Галофіти повинні збалансувати свою потребу в солях, необхідних для осмотичної регуляції, зі швидкістю росту. Регулювання транспірації відіграє важливу роль у цьому, оскільки саме транспіраційний потік переносить іони між коренями і пагонами. Отже, чинники, які впливають на швидкість втрати води рослинами, є важливими для солестійкості. Багато галофітів демонструють морфологічні адаптації, пов'язані з обмеженням транспірації (наприклад, зменшений розмір листків) [5].

Згідно з даними праці [12], у *T. tetragonioides* швидкість фотосинтезу у відповідь на сольовий стрес знижувалася не істотно, провідність продохів падала, тоді як вміст CO_2 у міжклітинниках майже не зменшувався. Результати досліджень [12, 36] свідчать, що за умов засолення продохи у новозеландського шпинату замикаються і транспірація ослаблюється. У природі новозеландський шпинат росте у прибережних зонах, тому під час вивчення впливу збільшених концентрацій солей на фізіологічні характеристики для цього виду були проведені спеціальні дослідження з порівняння стресів, зумовлених високим рівнем NaCl і морською водою [36]. Показано [9], що додавання 15 % морської води у процесі поливу стимулює ріст *T. tetragonioides*, на відміну від розчину NaCl . Дослідження чистої швидкості фотосинтезу та провідності продохів не виявило істотних відмінностей [36].

Сольовий стрес знижує поглинання азоту в багатьох рослин, що пояснюється антагонізмом між NO_3^- і Cl^- . Дефіцит азоту швидко пригнічує ріст рослин, оскільки він входить до складу багатьох компонентів клітин, зокрема амінокислот та нуклеїнових кислот, і необхідний рослинам у великих кількостях. Результати дослідження [12] показали, що новозеландський шпинат активніше поглинає азот в умовах засолення, а саме за обробки 50 мМ NaCl поглинання збільшувалося і не змінювалося за обробки 100 і 200 мМ NaCl порівняно з контролем. Основна стратегія солестійкості у новозеландського шпинату, мабуть, полягає в посиленні осмотичної регуляції внаслідок накопичення іонів Na^+ у листках і підтримання вищої ємності для поглинання та надходження води в листки.

Важливою проблемою, яку можна розв'язати культивуванням галофітів, є рекультивация ґрунтів. Фітодесалінація визначається як здатність рослини виводити солі з ґрунту внаслідок накопичення їх у власних тканинах [52]. Низка видів галофітів характеризуються підвищеною здатністю до поглинання натрію. Крім *T. tetragonioides* [9,

11—13, 53], прикладами фітодезамінувальних галофітів є *Mesembryanthemum crystallinum* [53], *Salsola soda* та *Portulaca oleracea* [54]. Цікаво, що фітодесалінація — єдиний існуючий процес видалення натрію за відсутності вилуговування [55], що має важливе потенційне значення для районів із дефіцитом води.

Факультативний C_3 -САМ-фотосинтез. Особливістю представників родини Aizoaceae є їх метаболічна пластичність. Вони демонструють факультативний фотосинтетичний САМ (Crassulacean acid metabolism) метаболізм, тобто здатність перемикатися із C_3 -метаболізму в оптимальних умовах до САМ-поглинання вуглецю за стресів [56—59].

Метаболізм C_4 карбонових кислот (САМ) — це стратегія підтримання фотосинтезу в умовах закритих продихів. Органічні кислоти, у формі яких фіксований упродовж ночі CO_2 , зберігаються у вакуолях клітин мезофілу вдень і надходять у строму хлоропластів, де відбувається їх декарбоксилювання і надходження CO_2 до циклу Кальвіна [60].

Традиційно САМ-фотосинтез поділяється на облігатний, або конститутивний САМ, що здійснюють зрілі тканини рослини незалежно від зовнішніх умов як частину онтогенетичної програми, і факультативний, або індукований САМ, який запускається у відповідь на несприятливі умови середовища під впливом певних зовнішніх стимулів [61]. Зазначимо, що така класифікація є до певної міри умовною, тому що для багатьох облігатних САМ-рослин характерний онтогенетичний перехід. Молоді рослини фіксують вуглець виключно C_3 -шляхом, оскільки їх вакуолі ще недостатньо великі, і переходять до САМ-фотосинтезу лише з віком. Низка видів з облігатної групи мають певну пластичність і можуть регулювати нічну фіксацію CO_2 залежно від доступності води [62]. Основним критерієм для факультативного САМ є зворотність за зняття несприятливих умов. Саме це відрізняє його від онтогенетично запрограмованого одностороннього C_3 -САМ переходу. Сигналами до індукції САМ-фотосинтезу можуть бути вологозабезпеченість, температурний режим, засолення, освітленість або фотоперіод [62].

За облігатного САМ-фотосинтезу до 99 % фіксації CO_2 відбувається в нічний час. Це підтверджує гіпотезу про те, що САМ є адаптивним, оскільки дає можливість фіксувати CO_2 у той період дня, коли потреба у випаровуванні нижча, що уможливорює життя за обмеженого водопостачання. Для порівняння, у факультативних САМ (індуцибельний САМ, C_3 -САМ) і САМ-циклічних рослин викликана посухою темнова фіксація CO_2 може, за деякими винятками, бути лише невеликою частиною C_3 -асиміляції CO_2 у поливних рослин і відбуватися протягом декількох (деяких) днів.

Метаболізм C_3 потребує АТФ для циклу Кальвіна, необхідного для синтезу крохмалю і сахарози, фотодихання і відновлення нітратів [63]. У рослин із конститутивною активністю циклу Кальвіна лінійний потік електронів виробляє до 3 АТФ та 2 НАДФН на молекулу фіксованого CO_2 . Порівняно з C_3 -рослинами потреба в енергії для фіксації CO_2 у САМ-рослин вища [64—66]. Однак точна стехіометрія АТФ і НАДФН залежить від типу вуглеводів, що утворюються на

світлі (крохмаль у хлоропластах або позахлоропластні гексози, сахароза), типу органічних кислот, які запасуються в темряві (малат, цитрат, ізоцитрат), способу декарбоксілювання кислот (мітохондріальна NAD-ME, ME- або PEP-карбоксікіназа, PEPCK), виду вакуолярного транспорту (АТФаза тонопласта та неорганічна пірофосфатаза, PPase) [65, 66]. У світлий період доби АТФ необхідна для регенерації пірувату через глюконеогенез, у темний — для регенерації фосфоенолпірувату (ФЕП) з пірувату і для активного транспорту малату у вакуоль [64—66]. Рівні АТФ і НАДФН в САМ залежать від тривалості II і IV фаз, коли CO₂ надходить крізь відкриті продиhi. Для збільшення виробництва АТФ під час III фази САМ необхідно стимулювати циклічний або псевдоциклічний потоки електронів, що нагадує ситуацію в клітинах судинного пучка C₄-рослин [65, 67].

На сьогодні факультативний САМ описано принаймні для 104 видів із 27 родів і 15 родин [61]. Характеристики фотосинтезу за змінних зовнішніх умов вивчено лише фрагментарно для представників великої родини Aizoaceae. Разом з тим саме під час дослідження однорічного галофіта *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae, Caryophyllales) відкрито явище факультативного САМ-фотосинтезу [56—58, 61]. Існують лише деякі ознаки переходу *T. tetragonioides* із C₃- до САМ-фотосинтезу за стресових умов [9], тому для обґрунтованої типізації виду як факультативної САМ-рослини необхідне всебічне дослідження його анатомії, ультраструктури та біохімічних властивостей.

Отже, літературні відомості засвідчують, що новозеландський шпинат має багато характеристик, завдяки яким можна його рекомендувати для культивування у помірному кліматі як корисний листовий овоч для споживання людиною і корм для тварин. Стійкість цього виду до засоленості, посухи і високих температур сприяє його ефективному вирощуванню на засолених територіях в умовах аридизації клімату. Перевагами *T. tetragonioides* є стійкість до хвороб і специфічних шкідників, захист ґрунтів від ерозії через відмінне зчеплення з ґрунтом. Водночас вирощування в культурі дає можливість використання доступніших солонуватих і морських вод для стійкого виробництва продуктів харчування у середовищах, де традиційні культури неефективні. За таких умов вирощування рослини забезпечуються макро- і мікроелементами, які є важливими компонентами цих водних джерел.

Незважаючи на те що упродовж останніх десятиліть опубліковано багато результатів, що доводять потенціал галофітів як можливих нових сільськогосподарських культур, наукове обґрунтування їх масштабного використання залишається обмеженим, а протоколи вирощування не оптимізовані [7]. Прибережні піщані ґрунти є екологічно безпечним вибором для масштабного вирощування галофітів без ризику сольового забруднення, яке загрожує родючим ґрунтам.

Аналогічно слід уникати забруднення підземних прісних вод. Розуміння важливості галофітів як потенційних джерел харчування, що можуть вирощуватися у засоленому середовищі, значно поширене, зокрема тому, що вони не конкурують із традиційними продовольчими культурами за вимогами до води та ґрунту. На сьогодні дослі-

дження спрямовані як на визначення солестійкості галофітів, так і на поліпшення їх агротехнічних ознак: урожайності, смакових якостей, хімічного складу, використання механізованого збирання, тестування ринкового і економічного потенціалу [7].

REFERENCES

1. Wicke, B., Smeets, E., Dornburg, V., Vashev, B., Gaiser, T., Turkenburg, W. & Faaij, A. (2011). The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils. *Energy & Env. Sci.*, 4 (8), pp. 2669-2681. <https://doi.org/10.1039/c1ee01029h>
2. Baliuk, S., Medvedev, V., Miroshnichenko, M., Skrylnik, Ye., Timchenko, D., Fatiev, A., Khristenko, A. & Tsapko, Yu. (2012). Environmental state of soil in Ukraine. *Ukr. geogr. z.*, 2, pp. 38-42.
3. Jesus, J.M., Danko, A.S., Fiuza, A. & Borges, M.T. (2015). Phytoremediation of salt-affected soils: a review of processes, applicability, and the impact of climate change. *Environ. Sci. Pollut. Res.* <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4205-4>
4. Mukhopadhyay, R., Sarkar, B., Jat, H.S., Sharma, P.C. & Bolan, N.S. (2021). Soil salinity under climate change: Challenges for sustainable agriculture and food security. *J. Env. Managem.*, 280, 111736. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111736>
5. Flowers, T.J., Munns, R. & Colmer, T.D. (2015). Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Ann. Bot.*, 115 (3), pp. 419-431. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu217>
6. Wang, N., Zhao, Z., Zhang, X., Liu, S., Zhang, K. & Hu, M. (2023). Plant growth, salt removal capacity, and forage nutritive value of the annual euhalophyte *Suaeda salsa* irrigated with saline water. *Front. Plant Sci.*, 13, 1040520. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1040520>
7. Ventura, Y., Eshel, A., Pasternak, D. & Sagi, M. (2015). The development of halophyte-based agriculture: past and present. *Ann. Bot.*, 115, pp. 529-540. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu173>
8. Hessini, K., Jeddi, K., Shaer, H.M.El., Smaoui, A., Salem, H.B. & Siddique, K.H.M. (2020). Potential of herbaceous vegetation as animal feed in semi-arid Mediterranean saline environments: The case for Tunisia. *Agronomy J.*, 112, pp. 2445-2455. <https://doi.org/10.1002/agj2.20196>
9. Atzori, G., Nissim, W., Macchiavelli, T., Vita, F., Azzarello, E., Pandolfi, C., Masi, E. & Mancuso, S. (2020). *Tetragonia tetragonioides* (Pallas) Kuntz. as promising salt-tolerant crop in a saline agricultural context. *Agr. Wat. Manag.*, 240, 106261. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106261>
10. Alandia, G., Rodriguez, J.P., Jacobsen, S.E., Bazile, D. & Condori, B. (2020). Global expansion of quinoa and challenges for the Andean region. *Global Food Sec.*, 26, 100429.
11. Bekmirzaev, G., Beltrao, J., Isaev, S., Usmanov, M. & Tadjiev, S. (2023). Use of halophyte plants on saline soils and evaluation of salt removal efficiency. *Web of Conf.*, 389. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202338903043>
12. Yousif, B.S., Nguyen, N.T., Fukuda, Y., Hakata, H., Okamoto, Yu, Masaoka, Y. & Saneoka, H. (2010). Effect of salinity in growth, mineral composition, photosynthesis and water relations of two vegetable crops; New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides*) and water spinach (*Ipomoea aquatica*). *Int. J. Agr. Bio.*, 12, pp. 211-216.
13. Bekmirzaev, G., Ouddane, B., Beltrao, J. & Fujii, Y. (2020). The impact of salt concentration on the mineral nutrition of *Tetragonia tetragonioides*. *Agriculture*, 10 (6), 238. <https://doi.org/10.3390/agriculture10060238>
14. Jaworska, G. & Kmiecik, W. (1999). Content of selected mineral compounds, nitrates III and V, and oxalates in spinach (*Spinacia oleracea* L.) and New Zealand spinach (*Tetragonia expansa* Murr.) from spring and autumn growing seasons. *Elect. J. Pol. Agr. Univ. Ser. Food Sci. Technol.*, 2 (2).
15. Jaworska, G. & Kmiecik, W. (2000). Comparison of the nutritive value of frozen spinach and New Zealand spinach. *Pol. J. Food Nutrit. Sci.*, 50 (4), pp. 79-84.
16. Kmiecik, W. & Jaworska, G. (1999). Effect of growing methods of New Zealand spinach on its yield and pattern of harvests. *Folia hort.*, 11 (1), pp. 75-85.

17. Jaworska, G. (2005). Content of nitrates, nitrites, and oxalates in New Zealand spinach. *Food Chem.*, 89 (2), pp. 235-242. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.02.030>
18. Pyun, B., Yang, H., Sohn, E., Yu, S.Y., Lee, D., Jung, D., Ko, B. & Lee, H. (2018). *Tetragonia tetragonioides* (Pall.) Kuntze regulate androgen production in a letrozole-induced polycystic ovary syndrome model. *Molecules*, 23 (5), pp. 1-14. <https://doi.org/10.3390/molecules23051173>
19. Kim, D.S., Ko, B.S., Ryuk, J.A. & Park, S. (2020). *Tetragonia tetragonioides* protected against memory dysfunction by elevating hippocampal amyloid- β deposition through potentiating insulin signaling and altering gut microbiome composition. *Int. J. Mol. Sci.*, 21(8), 2900. <https://doi.org/10.3390/ijms21082900>
20. Zhao, C., Zhang, H., Song, C., Zhu, J. & Shabala, S. (2020). Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity. *The Innovation*. pp. 1-41. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2020.100017>
21. Shabala, S. & Mackay, A. (2011). Ion transport in halophytes. *Adv. Bot. Res.*, 57, pp. 151-199. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387692-8.00005-9>
22. Apse, M.P. & Blumwald, E. (2007). Na^+ transport in plants. *FEBS Lett.*, 581, pp. 2247-2254. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.04.014>
23. Bonales-Alatorre, E., Shabala, S., Chen, Z.H. & Pottosin, I. (2013). Reduced tonoplast fast-activating and slow-activating channel activity is essential for conferring salinity tolerance in a facultative halophyte, quinoa. *Plant Physiol.*, 162 (2), pp. 940-952. <https://doi.org/10.1104/pp.113.216572>
24. Bonales-Alatorre, E., Pottosin, I., Shabala, L., Chen, Z.H., Zeng, F., Jacobsen, S.E. & Shabala, S. (2013). Differential activity of plasma and vacuolar membrane transporters contributes to genotypic differences in salinity tolerance in a halophyte species, *Chenopodium quinoa*. *Int. J. Mol. Sci.*, 14 (5), pp. 9267-9285. <https://doi.org/10.3390/ijms14059267>
25. Raven, J.A. (1985). Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. *New Phytol.*, 101, pp. 25-77.
26. Shabala, S. & Shabala, L. (2011). Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria. *Biomol. Concepts*, 2, pp. 407-419. <https://doi.org/10.1515/BMC.2011.032>
27. Liang, W., Ma, X., Wan, P. & Liu, L. (2018) Plant salt-tolerance mechanism: a review. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 495 (1), pp. 286-291. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2017.11.043>
28. Ibrahimova, U., Kumari, P., Yadav, S., Rastogi, A., Antala, M., Suleymanova, Z., Zivcak, M., Hussain, S., Abdelhamid, M., Hajihashemi, S., Yang, X. & Brestic, M. (2021). Progress in understanding salt stress response in plants using biotechnological tools. *J. Biotechnol.*, 329 (10), pp. 180-191. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2021.02.007>
29. The 13 healthiest leafy green vegetables. Retrieved from <https://www.healthline.com/nutrition/leafy-green-vegetables>
30. Lisiewska, Z., Kmiecik, W., Gębczyński, P. & Sobczyńska, L. (2011). Amino acid profile of raw and as-eaten products of spinach (*Spinacia oleracea* L.). *Food Chem.*, 126 (2), pp. 460-465. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.11.015>
31. Sikora, E. & Bodziarczyk, I. (2012). Composition and antioxidant activity of kale (*Brassica oleracea* L. var. *acephala*) raw and cooked. *Acta Sci. Polonorum Technol. Alimentaria*, 11 (3), pp. 239-248.
32. Pandjaitan, N., Howard, L.R., Morelock, T. & Gil, M.I. (2005). Antioxidant capacity and phenolic content of spinach as affected by genetics and maturation. *J. Agr. Food Chem.*, 53 (22), pp. 8618-8623. <https://doi.org/10.1021/jf052077i>
33. Koudela, M. & Petříková, K. (2008). Nutrients content and yield in selected cultivars of leaf lettuce (*Lactuca sativa* L. var. *crispa*). *Hort. Sci.*, 35 (3), pp. 99-106. <https://doi.org/10.17221/3/2008-HORTSCI>
34. Sularz, O., Smoleń, S., Koronowicz, A., Kowalska, I. & Leszczyńska, T. (2020). Chemical composition of lettuce (*Lactuca sativa* L.) biofortified with iodine by KIO_3 , 5-Iodo-, and 3,5-diiodosalicylic acid in a hydroponic cultivation. *Agronomy*, 10 (7), 1022. <https://doi.org/10.3390/agronomy10071022>
35. Yang, X., Gil, M.I., Yang, Q. & Tomas-Barberan, F.A. (2022). Bioactive compounds in lettuce: Highlighting the benefits to human health and impacts of preharvest and postharvest practices. *Compr. Rev. Food Sci. Food Saf.*, 21 (1), pp. 4-45. <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12877>

36. Guidi Nissim, W., Masi, E., Pandolfi, C., Mancuso, S. & Atzori, G. (2021). The response of halophyte (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) Kuntz.) and glycophyte (*Lactuca sativa* L.) crops to diluted seawater and NaCl solutions: A comparison between two salinity stress types. *Appl. Sci.*, 11 (14), 6336. <https://doi.org/10.3390/app11146336>
37. Samec, D., Urlic, B. & Salopek-Sondi, B. (2019). Kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*) as a superfood: Review of the scientific evidence behind the statement. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.*, 59 (15), pp. 2411-2422. <https://doi.org/10.1080/10408398.2018.1454400>
38. Erdogan, B.Y. & Onar, A.N. (2012). Determination of nitrates, nitrites and oxalates in kale and sultana pea by capillary electrophoresis. *J. Food Drug Anal.*, 20 (2), pp. 532-558. <https://doi.org/10.3923/javaa.2011.2051.2057>
39. Lisiewska, Z., Kmieciak, W. & Korus, A. (2008). The amino acid composition of kale (*Brassica oleracea* L. var. *acephala*), fresh and after culinary and technological processing. *Food Chem.*, 108 (2), pp. 642-648. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.11.030>
40. Ayaz, F.A., Glew, R.H., Millson, M., Huang, H.S., Chuang, L.T., Sanz, C. & Hayirlioglu-Ayaz, S. (2006). Nutrient contents of kale (*Brassica oleracea* L. var. *acephala* DC.). *Food Chem.*, 96 (4), pp. 572-579. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.03.011>
41. Słupski, J., Achrem-Achremowicz, J., Lisiewska, Z. & Korus, A. (2010). Effect of processing on the amino acid content of New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides* Pall. Kuntze). *Int. J. Food Sci. Technol.*, 45 (8), pp. 1682-1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2010.02315.x>
42. Friday, C. & Igwe, O.U. (2021). Phytochemical and nutritional profiles of tetragonia *tetragonioides* leaves grown in Southeastern Nigeria. *ChemSearch J.*, 12 (2), pp. 1-5. [file:///H:/ajol-file-journals_539_articles_220134_submission_proof_220134-6349-539923-1-10-20220117%20\(1\).pdf](file:///H:/ajol-file-journals_539_articles_220134_submission_proof_220134-6349-539923-1-10-20220117%20(1).pdf)
43. Acosta-Motos, J.R., Ortuno, M.F., Bernal-Vicente, A., Diaz-Vivancos, P., Sanchez-Blanco, J. & Hernandez, J.A. (2017). Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms. *Agronomy*, 7 (1), 18. <https://doi.org/10.3390/agronomy7010018>
44. Abdel-Aal, E.S.M., Akhtar, H., Zaheer, K. & Ali, R. (2013). Dietary sources of lutein and zeaxanthin carotenoids and their role in eye health. *Nutrients*, 5 (4), pp. 1169-1185. <https://doi.org/10.3390/nu5041169>
45. Bunea, A., Andjelkovic, M., Socaciu, C., Bobis, O., Neacsu, M., Verhe, R. & Van Camp, J. (2008). Total and individual carotenoids and phenolic acids content in fresh, refrigerated and processed spinach (*Spinacia oleracea* L.). *Food Chem.*, 108 (2), pp. 649-656. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.11.056>
46. de Azevedo-Meleiro, C.H. & Rodriguez-Amaya, D.B. (2005). Carotenoids of endive and New Zealand spinach as affected by maturity, season and minimal processing. *J. Food Comp. Anal.*, 18 (8), pp. 845-855. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2004.10.006>
47. Waskiewicz, A., Muzolf-Panek, M. & Golinski, P. (2013). Phenolic content changes in plants under salt stress. In Ahmad, P., Azooz, M. & Prasad, M. (Eds.). *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4747-4_11
48. Flowers, T.J. & Muscolo, A. (2015). Introduction to the special issue: halophytes in a changing world. *AoB Plants*, 7, plv020. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv020>
49. Slama, I., Abdelly, C., Bouchereau, A., Flowers, T. & Savoure, A. (2015). Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Ann. Bot.*, 115 (3), pp. 433-447. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu239>
50. Kovar, M. & Olsovska, K. (2020). Mechanisms of drought resistance in common spinach (*Spinacia oleracea* L.) and New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonoides* (Pall.) Kuntze) plants under soil dehydration. *J. Central Eur. Agr.*, 21 (2), pp. 275-284. <https://doi.org/10.5513/JCEA01/21.2.2618>
51. Palaniswamy, U.R., Bible, B.B. & McAvoy, R.J. (2002). Effect of nitrate: ammonium nitrogen ratio on oxalate levels of purslane. *Trends in New Crops and New Uses*, 11, pp. 453-455.
52. Rabhi, M., Atia, A., Abdelly, C. & Smaoui, A. (2015). New parameters for a better evaluation of vegetative bioremediation, leaching, and phytodesalination. *J. Theor. Biol.*, 383, pp. 7-11. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.07.027>

53. Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., Bhowmik, P.C., Hossain, M.A., Rahman, M.M. & Fujita, M. (2014). Potential use of halophytes to remediate saline soils. *BioMed Res. Int.*, 589341. <https://doi.org/10.1155/2014/589341>
54. Bekmirzaev, G., Beltrao, J., Neves, M.A. & Costa, C. (2011). Climatological changes effects on the potential capacity of salt removing species. *Int. J. Geol.*, 5, pp. 79-85.
55. Rabhi, M., Ferchichi, S., Jouini, J., Hamrouni, M.H., Koyro, H.W., Ranieri, A. & Smaoui, A. (2010). Phytodesalination of a salt-affected soil with the halophyte *Sesuvium portulacastrum* L. to arrange in advance the requirements for the successful growth of a glycophytic crop. *Biores. Techn.*, 101(17), pp. 6822-6828. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.03.097>
56. Niewiadomska, E., Bilger, W., Gruca, M., Mulisch, M., Miszalski, Z. & Krupinska, K. (2011). CAM-related changes in chloroplastic metabolism of *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Planta*, 233, pp. 275-285. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1302-y>
57. Silvera, K., Neubig, K.M., Whitten, W.M., Williams, N.H., Winter, K. & Cushman, J.C. (2010). Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. *Funct. Plant Biol.*, 37, pp. 995-1010. <https://doi.org/10.1071/FP10084>
58. Herrera, A. (2009). Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? *Ann. Bot.*, 103(4), pp. 645-653. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn145>
59. Moreno-Villena, J.J., Zhou, H., Gilman, I.S., Tausta, S.L., Cheung, C.Y.M. & Edwards, E.J. (2022). Spatial resolution of an integrated C⁴+CAM photosynthetic metabolism. *Sci. Adv.*, pp. 1-14.
60. Cushman, J.C. (2001). Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiol.*, 127(4), pp. 1439-1448.
61. Winter, K. (2019). Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 70(22), pp. 6495-6508. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz002>
62. Matiz, A., Miotto, P.T., Mayorga, A.Y., Freschi, L. & Mercier, H. (2013). CAM photosynthesis in bromeliads and agaves: what can we learn from these plants? *Photosynthesis*, 1, pp. 91-134. <https://doi.org/10.5772/56219>
63. Noctor, G. & Foyer, C.H. (1998). A reevaluation of the ATP: NADPH budget during C₃ photosynthesis: a contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity. *J. Exp. Bot.*, 49, pp. 1895-1908. <https://doi.org/10.1093/jxb/49.329.1895>
64. Nobel, P.S. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. (1991). *New Phytol.*, 119, pp. 183-205. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb01022.x>
65. Winter, K. & Smith, J.A.C. (Eds.). (2012). *Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution*. Vol. 114. Springer Science & Business Media.
66. Luttge, U. (2004). Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Ann. Bot.*, 93 (6), pp. 629-652. <https://doi.org/10.1093/aob/mch087>
67. Köster, S. & Winter, K. (1985). Light scattering as an indicator of the energy state in leaves of the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoe pinnata*. *Plant Physiol.*, 79 (2), pp. 520-524. <https://doi.org/10.1104/pp.79.2.520>

Отримано 09.11.2023

BIOCHEMICAL AND PYSIOLOGICAL FEATURES OF NEW ZELAND SPINACH (*TETRAGONIA TETRAGONIOIDES*) AS A NEW CROP FOR SALINE SOILS

O.K. Zolotareva, N.M. Topchiy, O.M. Fedyuk

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., 01004, Kyiv, Ukraine
e-mail: e.zolotareva@ukr.net

Salinity is a growing problem causing huge crop losses in many regions of the world, especially in arid and semi-arid regions. The use of salt-tolerant crops, which have the ability to accumulate salt, can be an effective way of introducing saline soils into production. The salt-tolerant *Tetragonia tetragonioides*, commonly known as New Zealand spinach, is an annual

plant belonging to the Aizoaceae family. Unlike most leafy vegetables, *T. tetragonioides* is tolerant to drought and high temperatures. When grown on saline soils, it has been shown to absorb large amounts of salt, producing a significant amount of dry matter. This species can be easily cultivated in different climatic conditions, can produce several harvests throughout the year (summer and winter), and has a high content of minerals and biologically active substances. In addition to its value as a leafy vegetable for human consumption, this species can be used as animal feed. The advantage of the species is the resistance to diseases and specific pests. *T. tetragonioides* provides protection against soil erosion due to its excellent soil adhesion. At the same time, its cultivation can make it possible to use more accessible brackish and seawater for sustainable food production in environments where traditional crops are not effective. In this case, the cultivation of these plants can be provided with macro- and micronutrients that are important components of these water sources.

Key words: *Tetragonia tetragonioides*, Aizoaceae, soil salinity, facultative C₃-CAM-photosynthesis, phytodesalination.

ORCID

О.К. ЗОЛОТАРЬОВА — O.K. Zolotareva <https://orcid.org/0000-0001-7399-2213>

Н.М. ТОПЧИЙ — N.M. Topchiy <https://orcid.org/0000-0003-4694-5707>

О.М. ФЕДЮК — O.M. Fediuk <https://orcid.org/0000-0003-4225-7202>