

РЕЗУЛЬТАТЫ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Самарская Лука. 2007 – Т. 16, № 4(22) – С. 660-676.

© 2007 О.А. Розенцвет*, О.Н. Макурина**

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ МЕМБРАННЫХ ФОСФОЛИПИДОВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Фосфолипиды, как основной структурный компонент биомембран, играют важную роль в различных метаболических процессах водных растений, в частности – в реакциях адаптации к условиям внешней среды. Нами выявлены качественный и количественный составы фосфолипидов растений различных жизненных форм, а также тканевые отличия в содержании этой группы липидов в растениях, произрастающих в водоемах региона Средней Волги. В настоящей работе установлены закономерности варибельности различных видов фосфолипидов, что свидетельствует о возможной роли отдельных пулов липидов в адаптации водных растений к изменяющимся условиям среды.

Rozentsvet O.A., Makurina O.N. COMPARATIVE ESTIMATION OF ECOLOGICAL VARIABILITY OF MEMBRANE PHOSPHOLIPIDS OF WATER PLANTS.

Phospholipids as the basic structural component of biomembranes play the important role in various metabolic processes of water plants, in particular in reactions of adaptation to conditions of an environment. It was revealed the qualitative and quantitative contents of plant phospholipids of various vital forms and also, tissue differences in the content of this group of lipids in the plants, growing in reservoirs of Middle Volga region. In the present work the dependence of variability of various kinds of phospholipids are established, that testifies to a possible role of separate pools of lipids in adaptation of water plants to changing conditions of environment.

Водная растительность является важным компонентом гидроэкосистем. От них зависит состояние водоемов, разнообразие и обилие населяющих их животных, для многих из которых растения служат источником питания, местом разведения или убежища молоди (Гаевская, 1966; Пшеникова, 2005). Высока роль водных растений в самоочищении за-

* Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003 Тольятти, ул. Комзина, 10

** Биологический факультет ГУ ВПО «Самарский государственный университет», 443011 Самара, ул. Акад. Павлова, 1 E-mail: rozen@infopac.ru

грязненных вод (Мережко и др., 1996; Матвеев и др., 2004). Так, водные растения служат барьером для поступления в водоемы тяжелых металлов, нефтепродуктов, пестицидов, радионуклидов и других загрязняющих веществ (Кокин, 1982).

Согласно общепринятым представлениям, общая схема эволюционного пути водных растений: море–пресные воды–суша–пресные воды–море. Поэтому водные растения, с одной стороны, характеризуются сходством с наземными растениями в силу их филогенетической связи, но в то же время, имеют отличительные структурные и функциональные особенности, связанные с приспособлением к водной среде (Лукина, Смирнова, 1988).

Представители водной флоры, также как и наземные виды, обладают широким спектром органических соединений, играющих в жизни растений определяющую роль. Одной из важнейших групп биомолекул, обеспечивающих жизненно необходимые процессы растительных клеток, являются липиды. Особую роль среди этой группы биомолекул отводят мембранным липидам. Они способны не только отделять содержимое клетки от внешней среды и обеспечивать разделение внутреннего объема клетки на компартменты, но и участвовать в регуляции множества процессов (Болдырев и др., 1990; Антонов и др., 1992). К мембранным липидам растений относятся глико- (ГЛ) и фосфолипиды (ФЛ) (Васьковский, 1997). ГЛ входят в состав ограниченного числа клеточных структур, таких как хлоропласты или протопласты, ФЛ являются основным компонентом всех без исключения биологических мембран, как внешних, отделяющих клетку от окружающей среды, так и внутренних, разделяющих клетку на отдельные компартменты, или отграничивающих внутренние области внутриклеточных структур (субкомпартменты) (Marechal *et al.*, 1997). Среди растительных липидов сравнительно недавно обнаружен третий тип мембранных липидов – бетаиновые липиды (БЛ) (Dembitsky, 1996). Установлено, что эти липиды синтезируются некоторыми бактериями, грибами, водорослями и лишайниками (Benning *et al.*, 1995; Dembitsky, 1996; Vaskovsky *et al.*, 1998; Geiger *et al.*, 1999), а также высшими растениями Sporophyta (Sato, Fujiya, 1984; Бычек, 1994). Наиболее часто встречаемым липидом в растениях является 1(3),2-диацилглицеро-3(1)-0-4'-(N,N,N-триметил)-гомосерин (ДГТС).

К сожалению, о липидном составе высших водных растений известно мало. О липидах водных растений накоплен большой экспериментальный материал, но он, в основном, касается морских растений или пресноводных водорослей. Детальные исследования липидов высших гидрофильных растений всего ряда увлажнения в настоящее время отсутствуют.

Учитывая большое систематическое разнообразие водных растений, включающее как низшие, так и высшие растения, с разной степенью погружения, а также важности такого структурно-функционального соединения клетки, как липиды, в институте экологии Волжского бассейна РАН на протяжении ряда лет проводились исследования липидного состава этой

группы растений (Rozentsvet et al., 1995; Dembitsky, Rozentsvet, 1996; Розенцвет и др., 2000; 2002; 2005; Розенцвет, Босенко, 2002). Наиболее полная информация по составу липидов водных растений получена относительно ФЛ. Целью настоящей работы стало выявление особенностей липидного состава водных растений и границ variability состава мембранных липидов в зависимости от систематического положения, характера жизненной формы, условий обитания, стадии развития и типа тканей, слагающих разные органы растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Объектами исследования служили наиболее распространенные для региона Средней Волги водные растения (табл. 1).

Места отбора материала. Образцы растений отбирали в разных типах водоемов, в которых данные растения образуют разнообразные фитоценозы, нередко являясь в них доминантами:

1) мелководный залив у острова Шалыга-Середыш на акватории Саратовского водохранилища, расположенного в 17 км ниже Жигулевской ГЭС им. В.И. Ленина;

2) залив Волги – Змеинный затон, расположен в 60 км ниже по течению от плотины Жигулевской ГЭС им. В.И. Ленина (территория национального парка «Самарская Лука»);

3) озера окрестностей города Тольятти (оз. Светлое, Рыбацкое, Васильевское);

4) озера Жигулевского государственного заповедника (оз. Чистое, Злачное, Тещины Слезки, Глинистое);

5) болото «Клюквенное» (территория национального парка «Самарская Лука»);

6) ручей «Безымянный» (деревня Студенец, Ульяновской области).

Растения собраны по стандартным методикам, разработанным для водных растений (Катанская, 1991). Для анализа отбирали усредненные пробы биомассы, состоящие из нескольких растений целиком, т.е. листьев, стеблей и корней, или отдельные органы растений.

Таблица 1

Классификация и места отбора образцов высших водных растений (Черепанов, 1995)

Отдел, класс	Порядок	Семейство	Вид	Происхождение образцов
1	2	3	4	5
Polypodiophyta	Polypodiales	Athyriaceae	<i>Thelypteris palustris</i>	4
	Salviniales	Salviniaceae	<i>Salvinia natans</i>	3,4
Equisetophyta	Equisetales	Equisetaceae	<i>Equisetum fluviatile</i>	4
Angiospermae				

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
MAGNOLIO PSIDA	Ranales	Nymphaeaceae	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	3
	Polygonales	Ceratophyllaceae	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	2,3
		Polygonaceae	<i>Polygonum amphibium</i> L. = <i>Persicaria amphibian</i> (L.) S.F.Gray	4
	Myrtales	Haloragaceae	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	2,4
			<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	4
	Polemoniales	Lentibulariaceae	<i>Utricularia vulgaris</i> L.	4
Scrophulariaceae		<i>Veronica beccabunga</i> L.	6	
LILIOPSIDA	Butomales	Hydrocharitaceae	<i>Veronica anagalis-aquatica</i> L.	6
			<i>Elodea canadensis</i> Michx.	
	Alismatales	Alismataceae	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	1,2,3,4
			<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	1,4
	Potamogetonales	Potamogetonaceae	<i>Potamogeton compressus</i> L.	1
			<i>Potamogeton filiformis</i> Pers.	1
			<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	1
			<i>Potamogeton friesii</i> Rupr.	1
			<i>Potamogeton lucens</i> L.	1,2,4
			<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	1,2,3,4
			<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	1
			<i>Potamogeton pusillus</i> L.	1
			<i>Potamogeton trichoides</i> Cham. Et Schlecht.	1,2,4
			<i>Potamogeton natans</i> L.	4
	Arales	Lemnaceae	<i>Spirodela polyrhiza</i> Schleid.	4
<i>Lemna trisulca</i> L.			4	
<i>Lemna minor</i> L.			3,4	
Thyphales	Thyphaceae	<i>Typha angustifolia</i> L.	4	
Cyperales	Cyperaceae	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	4	
Graminales	Poaceae	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	4	

1 - залив Волги о. Шалыга-Середыш; 2 - Змеиный затон; 3- озера г. Тольятти; 4 - озера Жигулевского заповедника им. И.И. Спрыгина; 5 - болото «Клюквенное»; 6 - ручей «Безымянный»

Экстракция и анализ липидов. Отмытые в проточной воде от эпифитов образцы измельчали с помощью высокоскоростного гомогенизатора (Кейтс, 1975). Экстракцию липидов проводили по методу Блайя и Дайера (Bligh, Dyer, 1959). ФЛ разделяли методом тонкослойной хроматографии на пластинках (6 x 6 см) с закрепленным слоем силиказоля (эстонская фирма "Хаапсалу) с применением систем растворителей: хлороформ-метанол-бензол-аммиак (130 : 60 : 20 : 12) – первое направление и хлороформ-метанол-бензол-ацетон-уксусная кислота (140 : 60 : 20 : 10 : 8) – второе направление. Для обнаружения и идентификации ФЛ использовали специфические реагенты: для фосфорсодержащих компонентов – молибденовый синий (Vaskovsky, Latyshev, 1975), для холинсодержащих липидов – реактив Драгендорфа, для аминокислотсодержащих липидов – 0,2%-ый раствор нингидрина в ацетоне (Кейтс, 1975). Идентификация ДГТС проводилась по характерному окрашиванию с реактивом Драгендорфа (Dembitsky, 1996).

Содержание ДГТС определяли на спектрофотометре Spescol-11 (Розенцвет и др., 2000). Калибровочные кривые строили по количеству предварительно выделенного и очищенного ДГТС в диапазоне 1-10 мкг. Количество ФЛ анализировали методом Васьковского (Vaskovsky *et al.*, 1975).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вариабельность состава липидов в зависимости от систематического положения вида. Главным критерием для выделения водных растений в отдельную группу считают сам факт обитания их в водной среде. Это растения анатомо-морфологически и физиологически приспособленные к жизни в воде, которая является для них оптимальной средой обитания. Для многих из них в онтогенезе характерен различный контакт с воздушной, эдафической и водной средами. Но у некоторых растений весь жизненный цикл проходит только в воде (Лукина, Смирнова, 1988). По морфологическим и анатомическим особенностям водные растения разделяют на низшие (микрорфиты) и высшие (макрорфиты) растения. В систематическом аспекте к макрофитам относятся помимо цветковых растений и многоклеточные крупные водоросли и низшие споровые растения (Распопов, 1977; Белавская, 1982).

В данной работе изучен липидный состав растений, которые представляют собой 3 отдела, 4 класса, 13 порядков и 15 семейств (табл. 1). Из числа споровых растений (Sporophyta) проанализировано только три вида: *Thelypteris palustris*, *Salvinia natans*, *Equisetum fluviatile*. Большая часть исследованных нами растений является однодольными (Magnoliopsida) и двудольными (Liliopsida) цветковыми растениями (Angiospermae).

Среди ФЛ исследуемых видов водных растений обнаружены следующие компоненты: фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), фосфатидилглицерин (ФГ) фосфатидилинозит (ФИ), фосфосфатидилсерин (ФС), фосфатидная кислота (ФК) и дифосфатидилглицерин (ДФГ). Ре-

зультаты количественных анализов мембранных ФЛ приведены в табл. 2. Распределение ФЛ по средним значениям каждого из фосфолипидных показателей для таксонов уровня отдела и класса представлено на рис. 1. Результаты свидетельствуют о том, что основную часть ФЛ в водных растениях составляют ФХ, ФЭ, ФГ и ФИ, который определялся совместно с ФС. Минорными компонентами являются ФК и ДФГ. Аналогичное распределение ФЛ характерно для листьев большинства наземных растений и зеленых водорослей (Somerville, Browse, 1991; Douce, Joyard, 1996; Harwood, 1998).

Таблица 2

Состав фосфолипидов водных растений

Вид	Фосфолипиды, % от суммы					
	ФХ	ФЭ	ФГ	ДФГ	ФИ	ФК
1	2	3	4	5	6	7
<i>Thelypteris palustris</i>	59.6	4.7	11.6	3.4	9.11	11.5
	36.8	12.4	21.8	6.4	12.7	10.0
<i>Salvinia natans</i>	39.3	14.1	13.7	3.6	14.5	14.8
	40.5	10.8	28.4	4.0	8.1	8.1
<i>Equisetum fluviatile</i>	35.7	19.9	23.4	3.7	10.4	6.8
	27.8	13.4	22.2	3.0	11.4	22.2
<i>Ceratophyllum demersum</i>	36.0	19.2	13.4	4.0	14.4	13.1
	59.3	16.9	11.3	2.7	6.7	3.1
	48.4	18.4	17.3	2.9	6.3	6.5
<i>Nuphar lutea</i>	37.6	20.6	12.2	7.1	16.3	6.2
	43.1	19.9	17.7	2.7	13.0	3.6
	42.3	15.3	12.3	3.7	17.3	9.1
	36.3	20.5	15.9	2.2	14.1	11.0
	43.1	17.0	12.2	2.7	21.4	3.6
<i>Polygonum amphibium</i>	46.9	15.9	13.0	4.0	12.2	6.7
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	38.0	16.7	15.7	5.3	18.0	6.3
<i>Myriophyllum spicatum</i>	49.1	20.8	14.6	3.2	6.8	5.5
	33.9	18.9	17.2	3.6	10.7	15.7
<i>Veronica beccabunga</i>	38.4	11.9	21.5	1.3	15.7	11.2
	39.3	21.4	16.8	2.4	11.0	8.8
	34.4	8.0	20.9	2.8	18.7	15.2
	44.3	10.0	12.4	4.4	19.6	9.2
	51.3	5.9	23.4	2.7	6.5	10.1
<i>Veronica anagalis-aquatica</i>	41.8	4.6	24.6	2.4	14.3	12.2
	37.8	17.4	21.3	4.3	8.6	10.6
	41.6	24.2	17.8	1.7	8.2	6.5
	41.6	25.7	16.3	0.7	5.7	10.0
<i>Utricularia vulgaris</i>	37.9	23.1	23.9	2.3	6.8	5.8
	51.1	10.8	18.7	4.3	12	3.1
	30.1	11.7	36.0	3.3	16.6	2.3
	43.3	10.1	14.6	3.2	14.2	14.6
	44.0	10.4	19.0	3.3	12.0	11.3
	32.1	4.8	36.2	6.2	18.3	2.4
	39.4	19.1	20.5	3.2	16.4	10.5

Продолжение табл. 2

<i>I</i>	2	3	4	5	6	7
<i>Elodea canadensis</i>	47.4	20.2	22.1	1.7	4.4	3.6
	45.1	20.7	23.8	2.2	4.6	3.6
	52.8	19.0	19.3	2.0	4.0	2.9
	42.0	23.7	22.9	1.6	3.9	3.3
	52.8	22.0	20.5	1.1	3.6	0.1
	46.4	22.8	20.1	1.0	6.5	2.4
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	55.8	13.2	16.4	2.4	9.4	2.8
	35.9	20.5	15.90	2.6	14.1	11.0
	41.6	17.7	18.60	3.8	10.0	4.9
	51.6	19.8	12.9	1.2	13.3	1.2
	43.4	23.0	10.60	3.9	17.3	1.8
	41.0	29.2	11.80	1.9	14.6	1.5
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	42.7	10.9	21.9	4.0	12.4	8.1
	42.5	24.3	17.5	2.0	10.8	2.8
	36.6	21.6	18.1	2.1	14.6	7.0
<i>Potamogeton compressus</i>	40.4	21.9	20.8	2.4	6.2	8.1
<i>Potamogeton filiformis</i>	35.6	15.6	28.2	7.6	10.7	2.3
<i>Potamogeton friesii</i>	40.1	18.4	14.8	3.7	8.9	14
<i>Potamogeton pectinatus</i>	40.4	18.4	22.0	4.0	10.3	4.9
	38.4	17.8	20.9	6.7	11.5	4.7
<i>Potamogeton pusillus</i>	49.0	25.6	13.9	4.4	4.7	2.4
<i>Potamogeton trichoides</i>	45.7	16.9	18.1	4.0	4.9	10.3
	48.3	14.4	21.8	5.8	9.6	0.1
	45.9	17.7	15.1	5.8	5.8	9.7
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	41.5	33.2	13.3	1.8	8.9	1.4
<i>Potamogeton lucens</i>	48.0	16.1	20.2	3.5	11.4	0.9
	49.0	15.9	18.3	5.1	9.0	2.6
	57.7	17.2	15.6	3.6	5.2	0.6
	50.0	14.9	16.4	5.6	9.6	3.6
	44.7	14.1	21.4	6.1	8.6	5.1
	48.2	14.6	20.4	2.8	9.1	5.0
<i>Potamogeton natans</i>	57.7	5.7	18.11	6.3	9.4	2.8
	50.3	6.3	21.0	6.8	14.0	1.2
	42.9	19.8	18.0	7.3	10.5	1.7
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	42.2	11.2	23.9	4.7	11.3	6.7
	58.2	19.9	14.0	1.5	5.9	0.5
	41.4	11.0	24.9	3.0	14.0	5.7
	42.2	11.2	23.9	4.7	11.3	7.7
	49.3	16.6	21.7	3.3	4.1	5.4
	48.6	17.8	21.9	2.4	5.0	4.1
	47.2	16.3	23.0	2.7	5.8	5.1
	55.3	11.8	23.5	1.5	4.8	3.2
	49.5	19.9	24.4	1.7	1.2	3.3
	46.5	19.5	18.9	4.5	6.3	4.4
	53.2	10.3	25.1	3.2	3.2	5.0
	51.9	17.8	20.8	3.4	2.3	3.8
	50.8	12.4	23.8	5.6	5.6	1.8
	43.8	18.2	17.1	4.7	9.2	7.1
	45.7	19.2	17.3	5.7	3.6	8.5
	49.3	16.6	21.7	3.3	4.1	5.4

Окончание табл. 2

<i>I</i>	2	3	4	5	6	7
<i>Lemna trisulca</i>	35.5	20.2	16.1	9.1	11.3	7.8
	43.1	16.8	15.7	0.1	23.1	1.2
	37.6	23.2	16.8	3.2	15.2	4.0
	45.1	17.2	17.1	2.2	12.7	2.6
<i>Lemna minor</i>	50.8	18.8	14.8	2.0	12.5	1.1
	34.4	21.9	14.4	3.7	14.9	10.7
	40.5	17.5	22.0	4.0	12.5	3.5
<i>Spirodela polyrhiza</i>	44.1	26.3	8.8	1.5	12.1	7.2
	41.9	23.6	14.4	2.0	12.3	5.7
<i>Typha angustifolia</i>	31.9	19.3	18.9	3.3	16.4	10.3
	48.6	22.5	13.6	0.8	14.5	0.1
<i>Scirpus sylvaticus</i>	35.2	19.3	24.2	1.5	15.5	4.2
<i>Alopecurus aqualis</i>	35.2	21.0	15.6	0.4	14.6	13.3

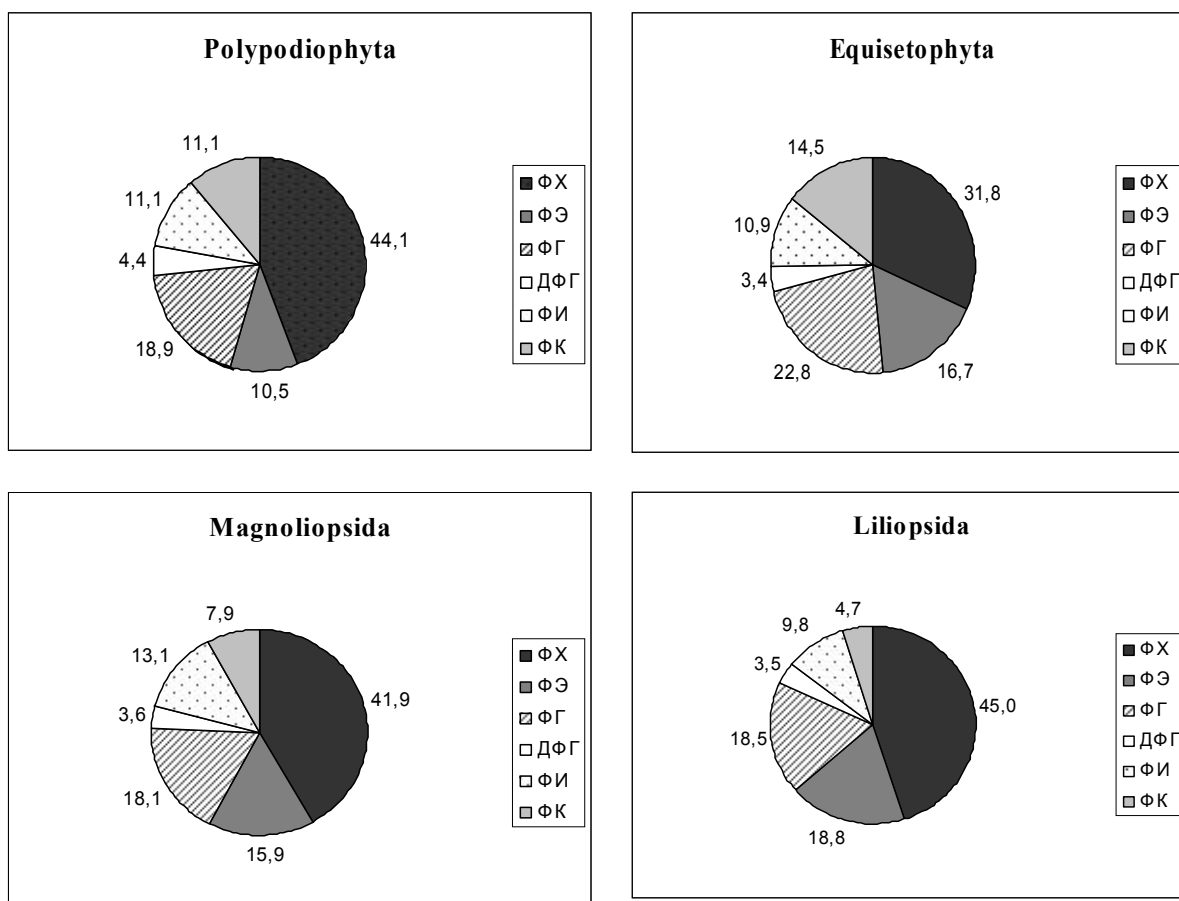


Рис. 1. Фосфолипиды (ФЛ) водных растений разных таксономических групп, % от суммы ФЛ

Доминирующим ФЛ является ФХ, как у всех фотосинтезирующих растений. Его содержание в зависимости от вида изменяется от 31.8% до 59.3% от суммы ФЛ. Далее по мере убывания следуют ФГ, ФЭ, ФИ, ФК и ДФГ. Причем, у растений Liliopsida среднее содержание ФГ и ФЭ практически одинаково. Несмотря на сходство в составе мембранных ФЛ у всех четырех групп растений, липиды растений Polypodiophyta и Equisetophyta

отличаются от липидов Angiospermae присутствием бетаинового липида ДГТС. Как следует из наших результатов, водные представители Polypodiophyta и Equisetophyta не являются исключением и подобно своим наземным аналогам способны синтезировать данный липид. В составе мембранных липидов водных растений отдела Angiospermae, также как и в наземных видах, данный липид не обнаружен. Это подтверждает известную из литературных источников гипотезу о том, что синтез БЛ был утрачен на определенном этапе эволюции (Benning *et al.*, 1995; Künzler, Eichenberger, 1997).

Анализ варибельности фосфолипидных компонентов показывает, что интервалы, в которых варьируют эти показатели, заметно различаются. Например, для ФХ у Polypodiophyta диапазон варибельности составляет 36.9-59.6% от суммы ФЛ, у Equisetophyta – 27.8-35.7%, у Magnoliopsida – 30.1-59.3%, у Liliopsida – 31.9-58.2%. Отношение максимального к минимальному содержанию ФХ варьирует в интервале 1.28-1.97 для разных таксонов. Для ФЭ это же отношение составляет 1.5-6.4; ФГ – 1.3-3.2; ФИ – 1.9-9.1; ФК – 1.8- и более 16. Из этого можно сделать вывод, что для всех видов водных растений ФХ является наименее варибельным и, следовательно, более устойчивым компонентом мембран, исходя из того, что варьирование его содержания отличается наиболее узким диапазоном по сравнению с другими ФЛ.

Для наиболее близкородственных растений ранга семейства (Potamogetonaceae) варибельность ФХ составляет 35.6-58.2%, ФЭ – 5.7-33.2%, ФГ – 13.3-28.2%. Еще более узкие пределы варибельности ФЛ наблюдаются для одного вида растений. Например, для *P. perfoliatus*, представленного в наших исследованиях наибольшим широкой выборкой материала, варибельность содержания ФХ составляет 41.2-58.2%, ФЭ – 10.3-19.9%, ФГ – 14.0-25.1%. Заметно более узкие пределы варибельности для каждого из ФЛ наблюдаются также для *A. plantago-aquatica* и *U. vulgaris*. Но во всех случаях ФХ остается наиболее устойчивым компонентом ФЛ. Этот факт объясняется тем, что ФХ по своему строению является полностью электронейтральным липидом. Он обладает исключительной способностью существовать в виде бимолекулярных слоев в крайне широком диапазоне ионных концентраций и температур, причем, он не только сам образует стабильные ламеллярные структуры, но и способствует их образованию при смешивании с другими липидами, не способными образовывать бислои при данных условиях (Ивков, Берестовский, 1981). Исходя из этого, наиболее постоянный уровень в содержании ФХ, по-видимому, вызван необходимостью поддержания бислоиной структуры мембран.

Варибельность состава липидов в зависимости от экологического статуса растений. С экологической точки зрения, то есть с учетом приспособленности к водной среде, водные растения, встречаемые в водоемах и водотоках Среднего Поволжья, проанализированные в данной работе, согласно классификации Папченкова (1986) делятся на следующие

экологические группы: **I** – свободно плавающие в толще воды (*Ceratophyllum demersum*, *Spirodela polyrhiza*, *Lemna trisulca*, *Utricularia vulgaris*); **II** – погруженные укореняющиеся растения (*Myriophyllum spicatum*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton compressus*, *P. filiformis*, *P. friesii*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. pussillus*, *P. berchtoldii*, *P. trichoides*, *Elodea canadensis*); **III** – свободно плавающие на поверхности воды (*Lemna minor*, *Salvinia natans*); **IV** – укореняющиеся гидрофиты с плавающими листьями (*Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*, *Polygonum amphibium*); **V** – высокотравные гелофиты (*Typha angustifolia*); **VI** – низкотравные гелофиты (*Alisma plantago-aquatica*, *Alopecurus aequalis*, *Veronica beccabunga*, *V. anagalis-aquatica*); **VII** – *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*, *Thelypteris palustris*); **VIII** – околотоводные травянистые гигрофиты (*Scirpus sylvaticus*).

Сравнение состава липидов растений в зависимости от экологической принадлежности проведено для наиболее значимых в количественном отношении липидов, а именно ФХ, ФЭ, ФГ и ФИ, которые можно назвать главными ФЛ (табл. 2). Для всех гидрофитных растений (группы I-IV) содержание ФХ варьирует в диапазоне 30.1-59.3% от суммы ФЛ, ФЭ – 4.6-33.2%, ФГ – 8.8-36.2%. Для гелофитов соответствующие показатели выглядят следующим образом: ФХ – 27.8-59.6%; ФЭ – 4.7-29.2%; ФГ – 10.4-24.2%. При достаточно широком уровне содержания практически всех главных ФЛ, диапазоны вариабельности для гидрофитов и гелофитов оказались одинаковыми. На рис. 2 приведены границы вариабельности ФЛ растений в отдельных экологических группах. Очевидно, что изменчивость количественного состава липидов имеет общий характер для всех экологических групп, исходя из сходства полученных диаграмм. В то же время, оказалось, что для растений плавающих (группы I, III), и гелофитов и околотоводных гигрофитов (группы V-VIII) диапазоны варьирования содержания ФЛ более узкие по сравнению с диапазоном варьирования ФЛ погруженных укореняющихся растений (группа II) и погруженных растений с плавающими на поверхности листьями (группа IV) (рис. 2). Возможно, что эти различия, связаны с тем, что каждая из экологических групп растений имеет разную степень контакта с воздушной, водной и почвенной средами. Если растения группы I в основном связаны с водной средой, то диапазон вариабельности их ФЛ достаточно узок. Гелофитные растения (группы V-VIII) в большей степени контактируют с воздушной средой и состав липидов у этих растений также менее вариабелен. Растения группы IV (погруженные укореняющиеся растения) связаны в равной мере со всеми тремя средами, что приводит к большей лабильности мембран и липидов, входящих в их состав.

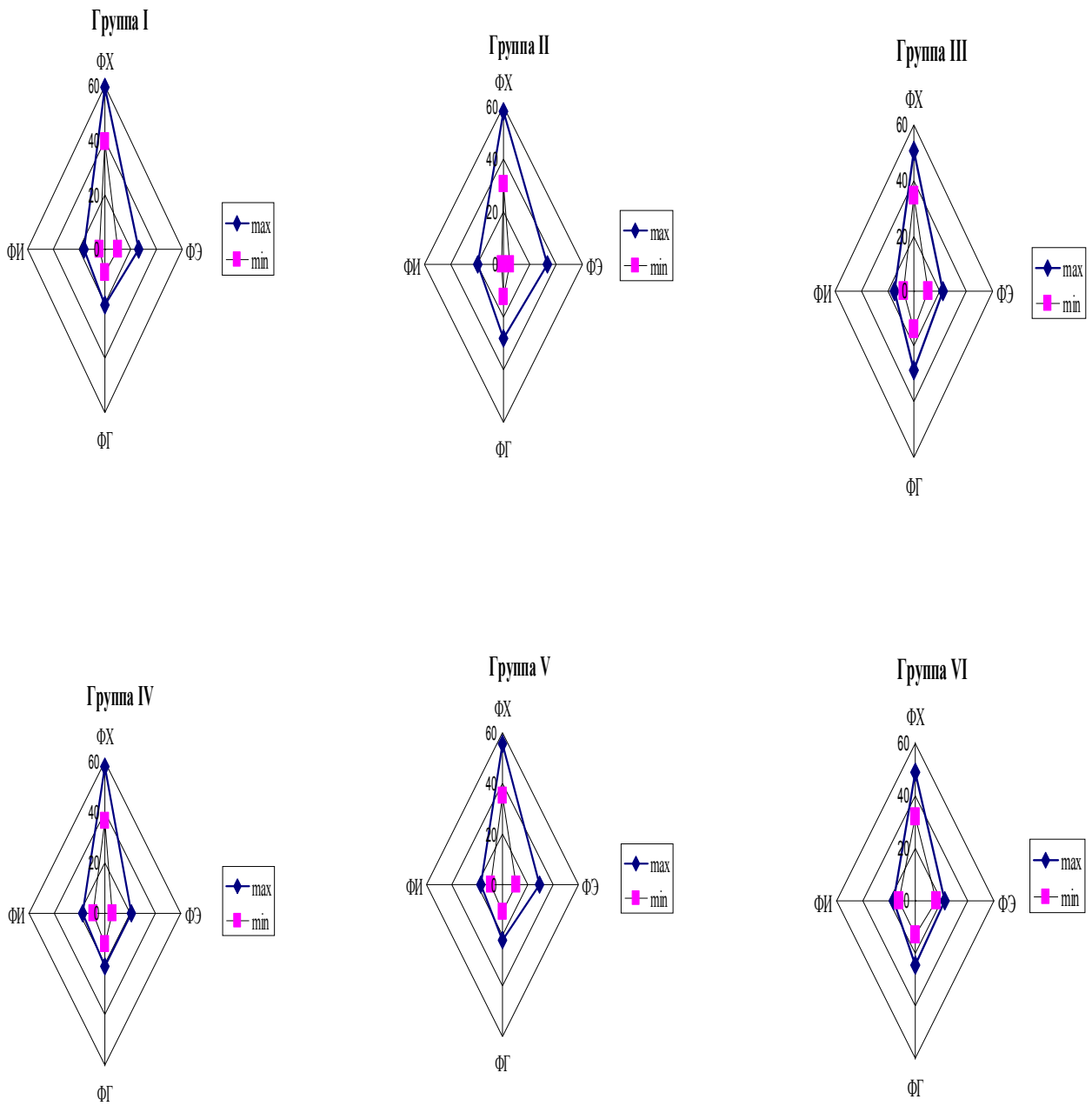
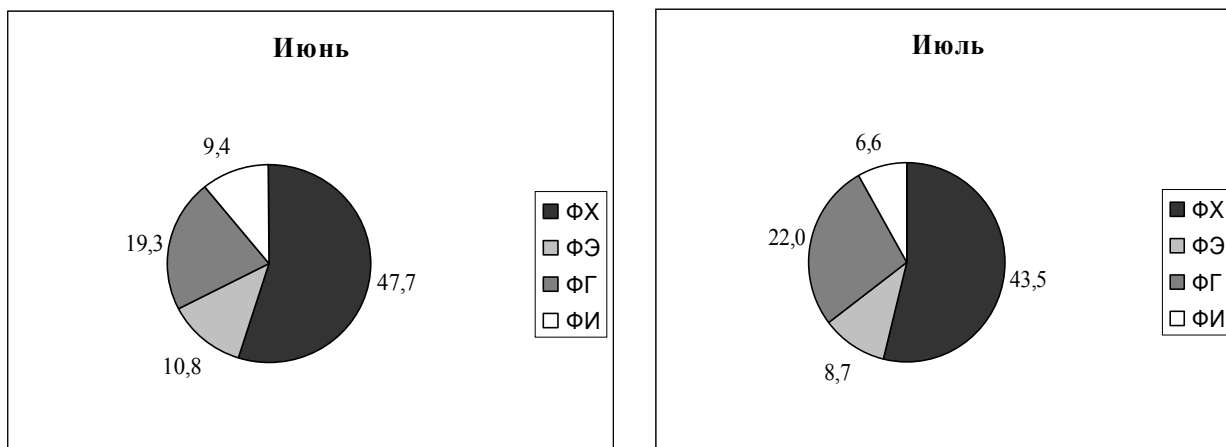


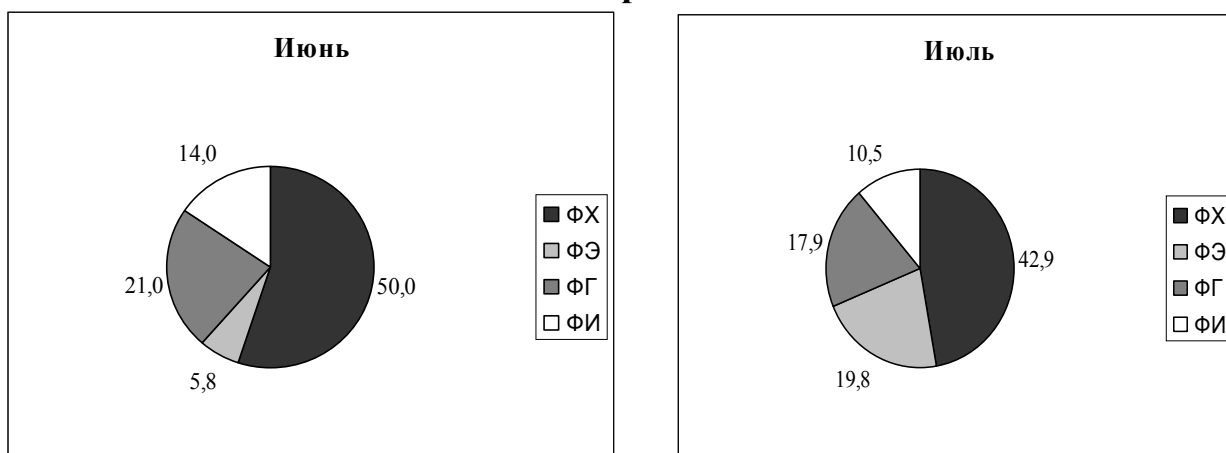
Рис. 2. Распределение фосфолипидов в водных растениях в зависимости от экологической группы

Многие исследователи отмечают, что состав липидов может существенно изменяться в зависимости от условий обитания (Kuiper, 1984; Harwood, 1998). В связи с этим вариабельность липидного состава растений может служить мерой адаптационного потенциала растительного организма. Вполне возможно, что границы вариабельности состава липидов растений в разных жизненных формах, могут свидетельствовать о разных адаптационных возможностях растений, относящихся к этим группам. С этой точки зрения, погруженные укореняющиеся водные растения (группа II) должны обладать большей пластичностью, чем все остальные группы растений, поскольку вариабельность их липидных характеристик выше по сравнению с липидами растений других экологических групп.

Вариабельность состава липидов в зависимости от времени отбора. Как следует из представленных выше результатов, все растения отбирались в разных типах водоемов и в разное время. Но для некоторых видов растений оказалось возможным проведение сравнительных исследований, когда пробы отбирались в разных озерах и дважды в течение одного вегетационного сезона. На рисунках 3,4 приведены результаты анализов состава ФЛ для *Potamogeton natas* и *Alisma plantago-aquatica*. Это растения одного класса Liliopsida, но разных порядков и семейств (*P. natas* – порядок Potamogetonales, *A. plantago-aquatica* – порядок Alismatales). По экологическим признакам *P. natas* является гидрофитом, а *A. plantago-aquatica* – гелофитом. Для гидрофита *P. natas* (рис. 3) содержание ФЛ в образцах, собранных в июне в разных озерах, практически идентичны, за исключением содержания ФЭ. Мало отличается состав ФЛ в образцах этого растения, собранных в июле из разных озер, снова исключая ФЭ. Если учесть, что места обитания этого вида растения представляют собой близко расположенные друг от друга озера, имеющие одинаковые источники питания и гидрохимический состав (Розенцвет и др., 2000), то вполне естественно, что состав ФЛ в разных образцах является одинаковым. Небольшое изменение, не превышающее 15%, отмечено в содержании ФХ в образцах, собранных в июне и в июле. Наибольшая вариабельность как от места обитания, так и от времени сбора материала, обнаружена в содержании ФЭ, разница между минимальным и максимальным его содержанием отличалась более, чем в три раза. Для гелофита *A. plantago-aquatica* (рис. 4) разница в содержании всех главных ФЛ оказалась менее заметной, и даже для ФЭ вариабельность не превысила 33%. Вероятно, состав липидов у взрослых растений (поздняя стадия онтогенеза), обитающих в идентичных местах, существенно не меняется.



Озеро Чистое



Озеро Тещины слезки

Рис. 3. Распределение фосфолипидов у *Potamogeton perfoliatus* в зависимости от времени и места обитания, % от суммы ФЛ

Вариабельность состава липидов в разных органах растений. Тело высших или листостебельных растений расчленено на органы: корни, стебли, листья, цветки, клубни и т.д. (Лотова, 2000). В связи с этим представляло интерес выяснить, в какой мере эта дифференциация отражается на качественном и количественном составе липидов. С этой целью был исследован ФЛ состав отдельных органов трех видов растений *Veronica beccabunga*, *Potamogeton perfoliatus* и *Salvinia natans*, которые имеют разные систематический и экологический статусы. Из нескольких, примерно равного возраста растений, отбирались отдельно листья, стебли, корни и цветы в количестве достаточном для выделения липидов и их последующего анализа.

Как следует из данных, представленных в табл. 3, ФХ является главным ФЛ в листьях и цветах всех трех видов. Однако, если в листьях *V. beccabunga* количество ФХ составляет 53.6% от суммы ФЛ, то в цветах его уровень составляет только 29.4%, а в стеблях – 22.2%. Второе место по вкладу в ФЛ в листьях всех видов занимает ФГ. ФЭ в листьях и корнях

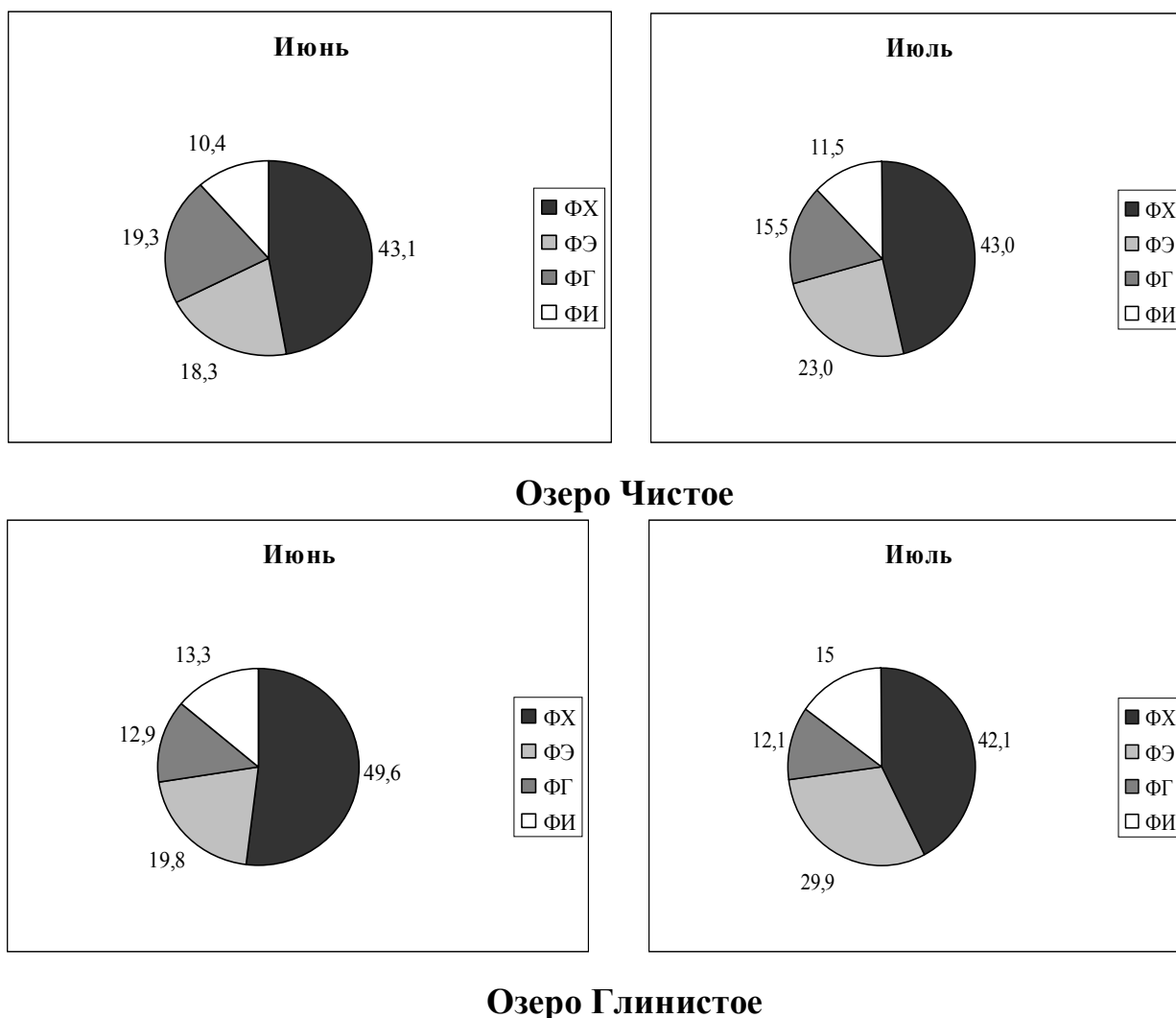


Рис. 4. Распределение фосфолипидов у *Alisma plantago-aquatica* в зависимости от времени и места обитания, % от суммы ФЛ

составляет лишь 2.5 - 6.3%. Уровень ФИ практически одинаков в липидных экстрактах, выделенных из разных органов. Количество ФК и ДФГ отличается более значительно. Так, в цветах *V. beccabunga* ФК больше, чем в листьях почти в 3 раза, в стеблях ФК занимает лидирующее положение (39.9% от суммы ФЛ), а в корнях уровень ФК равен уровню ФХ. Более высокое содержание ФК в стеблях по сравнению с содержанием в листьях отмечено и для *P. perfoliatus*. Если принять во внимание, что ФК является основным субстратом в синтезе ФЛ, то, возможно, что большое количество ФК, обнаруженное нами в корнях и стеблях, связано с меньшей скоростью липидного обмена в этих органах.

**Состав фосфо- и бетаиновых полярных липидов
в разных органах водных растений**

Название органа	Фосфолипиды, % от суммы						ДГТС, мг/г липидов
	ФХ	ФЭ	ФГ	ДФГ	ФИ	ФК	
<i>Veronica beccabunga</i>							
Листья	53.6	2.5	23.8	6.0	9.8	4.3	Отсутствие
Стебли	22.2	8.3	18.1	3.4	8.1	39.9	Отсутствие
Корни	33.5	20.8	9.9	1.2	9.8	24.8	Отсутствие
Цветы	29.4	6.3	24.5	7.4	17.0	15.4	Отсутствие
<i>Potamogeton perfoliatus</i>							
Листья	48.2	16.6	19.4	5.3	6.1	10.2	Отсутствие
Стебли	25.6	17.2	14.3	6.0	11.3	25.2	Отсутствие
<i>Salvinia natans</i>							
Надводные листья	40.5	10.8	28.4	4.0	8.1	8.1	20.3
Подводные листья	71.7	21.0	0	1.6	5.2	0.5	34.0
Сорусы	51.2	16.7	2.3	0.5	20.3	9.0	20.8

У *S. natans*, в отличие от наземных представителей Polypodiophyta, существует два типа листьев – надводные и подводные, но отсутствуют корни (Губанов и др., 1984). Под водой развиваются и шаровидные сорусы, представляющие собой группу расположенных скученно спорангиев, ответственных за бесполое размножение. В надводных листьях *S. natans* главным ФЛ является ФХ (40.5%), затем следуют ФГ, ФЭ и другие липиды, что согласуется с данными по анализу ФЛ наземных видов (Rozentsvet *et al.*, 2001; Розенцвет и др., 2002). В подводных листьях ФХ по-прежнему лидирует среди всех ФЛ. Однако его доля намного выше, чем в надводных листьях и достигает 71.7%. Доля ФГ при этом составляет только 2.7%. В сорусах количество ФХ равно 51.2%, то есть почти столько же, сколько и в надводных листьях, но содержание ФГ в них аналогично содержанию ФГ в подводных листьях (2.3%). Достаточно большая разница в содержании и других ФЛ. Содержание ФЭ в подводных листьях в два раза превышает его содержание в надводных листьях (21.0% против 10.8%). Все это говорит о том, что состав липидов клеточных мембран, соответствующих клеткам разных органов одного и того же растения и разным жизненным формам одного органа (подводные и надводные листья), значительно различается. В надводных листьях наблюдается достаточно типичное распределение ФЛ, характерное для листьев высших растений, а липиды подводных листьев более обогащены ФХ при низком содержании ФГ.

Количество ДГТС в надводных листьях *S. natans* составляет 20.3 мг/г липидов, что практически равно содержанию ДГТС в сорусах. В подводных листьях уровень ДГТС выше и составляет 34.0 мг/г липидов. Сравнивая количества ДГТС и ФЛ, можно отметить, что вклад этого липида у *S. natans* довольно значителен и составляет 13.9-33.6% от суммы ФЛ и ДГТС.

Таким образом, количественное соотношение ФЛ может существенным образом зависеть как от ткани, слагающей разные органы исследованных растений, так и от типа листьев в случае их гетерофильного существования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании полученных данных можно прийти к следующим выводам. Качественный состав мембранных липидов водных растений не имеет принципиальных отличий от состава липидов наземных растений соответствующего систематического ранга.

Экологическая вариабельность количественного состава мембранных фосфолипидов водных растений зависит от экологической группы и жизненной формы растения, а также от типа ткани. Границы изменчивости в содержании ФГ и ФЭ, являются более широкими по сравнению с ФХ, что позволяет говорить о том, что эти липиды являются более чувствительными к совокупному воздействию факторов среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов В.Ф., Смирнова Е.Ю., Шевченко Е.В. Липидные мембраны при фазовых превращениях. М.: Наука, 1992. 136 с.

Белавская А.П. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 10. С. 1313-1320. – **Бычек И.А.** Особенности распределения липидов в бриофитах: таксонометрический и экологический аспекты // Биохимия. 1994. Т. 59, № 11. С. 1646-1662.

Васьковский В.Е. Липиды // Соросовский образоват. журн. 1997. № 3. С. 32-37

Гаевская Н.С. Роль высших растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука, 1966. 328с. – **Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н.** Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с.

Ивков В.Г., Берестовский Г.Н. Динамическая структура липидного бислоя. М.: Наука, 1981. 224 с.

Катанская В.М. Высшие водные растения континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1991. 187с. – **Кейтс М.** Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с. – **Кокин К.А.** Экология высших водных растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 158 с.

Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 526 с. – **Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.** Физиология высших водных растений. Киев: Наук. думка, 1988. – 186 с.

Матвеев В.И., Соловьева В.В., Саксонов С.В. Экология водных растений. Самара, 2004. 239 с. – **Мережко А.И., Пасичная Е.А., Пасичный А.П.** Биотестирование токсичности водной среды по функциональным характеристикам макрофитов // Гидробиологический журнал. 1996. Т. 32. № 1. С. 87-94.

Папченков В.Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. 1986. № 6. С. 8-12. – **Пшеничкова Л.М.** Водные растения российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2005. 106с.

Распопов И.М. Макрофиты, высшие водные растения. Основные понятия // Первая всесоюз. конф. по высшим водным растениям. Борок, 1977. С. 91-94. – **Розенцвет О.А., Босенко Е.С.** Характеристика липидов отдельных органов вероники поручейной // Химия природных соединений. 2002. Вып. 6. С. 413-415. – **Розенцвет О.А., Резанка Т., Босенко Е.С., Ужамецкая Е.А., Дембицкий В.М.** Жирные кислоты, фосфолипиды и бетаиновый липид ДГТС водного папоротника сальвиния плавающая // Химия природных соединений. 2005. Т. 41. С. 487-490. – **Розенцвет О.А., Саксонов С.В., Дем-**

бицкий В.М. Углеводороды, жирные кислоты и липиды пресноводных трав семейства Potamogetonaceae // Биохимия. 2002. Т. 67, № 3. С. 422-429. – **Розенцвет О.А., Саксонов С.В., Козлов В.Г., Конева Н.В.** Эколого-биохимический подход к изучению липидов высших водных растений // Изв. Самар. НЦ РАН. 2000. Т. 2, № 2. С. 358-366. – **Розенцвет О.А., Филин В.Р., Саксонов С.В., Мещеряков В.В.** Сезонная динамика полярных липидов в листьях папоротников *Dryopteris filix-mas* и *Matteuccia struthiopteris* // Биохимия. 2002. Т. 67, № 9. С. 1215-1221.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.

Benning C., Huang Z., Gage D. Accumulation of a novel glycolipids and a betaine lipid in cells of *Rhodobacter sphaeroides* grown under phosphate limitation // Arch. Biochem. and Biophys. 1995. V. 317. P. 103-111. – **Bligh E.G., Dyer W.J.** A rapid method for total lipid extraction and purification // Canad. J. Biochem. Physiol. 1959. V. 37. P. 911-919.

Dembitsky V.M. Betaine ether linked glycerolipids: chemistry and biology // Progr. Lipid. Res. – 1996. – V. 35, № 1. – P. 1-51. – **Dembitsky V.M., Rozentsvet O.A.** Distribution of polar lipids in some marine, brackish and freshwater green macrophytes // Phytochemistry. 1996. V. 41, № 2. P. 483-488. – **Douce R., Joyard J.** Biosynthesis of thylakoid membrane lipids // Advances in Photosynthesis / Eds. D.R. Ort, C.F. Yocum. V. 4. Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions. – Dordrecht (Netherlands): Kluwer Acad. Publish., 1996. P. 69-101.

Geiger O., Rohrs V., Weissenmayer B., Finan T.M., Thomas-Otes J.E. The regulator gene *phoB* mediates phosphate stress-controlled synthesis of the membrane lipid diacylglycerol-N,N,N-trimethylhomoserine in *Rhizobium (Sinorhizobium) meliloti* // Mol. Microbiol. – 1999. V. 32. P. 63-73.

Harwood J. 1998. What's so special about plant lipids? // Harwood J.L. (ed.). Plant lipid biosynthesis. Fundamentals and agricultural application. Cambridge: University Press, 1998. P. 1-28.

Kuiper P.J.C. Environmental changes and lipid metabolism of higher plants // Physiol. Plant. 1984. V. 64. P. 118-122. – **Künzler K., Eichenberger W.** Betaine lipids and zwitterionic phospholipids in plants and fungi // Phytochemistry. 1997. V. 46, № 5. P. 883-892.

Rozentsvet O.A., Dembitsky V.M., Zhuicova V.S. Lipids from macrophytes of the middle Volga // Phytochemistry. 1995. V. 38. P. 1209-1213. – **Rozentsvet O.A., Saksonov S.V., Filin V.R., Dembitsky V.M.** Seasonal changes of lipid content in the leaves of some ferns // Physiol. Plantarum. 2001. V. 113. P. 59-63.

Marechal E., Block M.A., Douce R., Joyard J. Lipid synthesis and metabolism in the plastid envelope // Physiologia Plantarum. 1997. V. 100. P. 65-77.

Somerville C., Browse J. Plant lipids: metabolism, mutants and membranes // Sciens. 1991. V. 252. P. 80-86. – **Sato N., Furuya M.** Distribution of diacylglyceroltrimethylhomoserine in selected species of vascular plants // Phytochemistry. 1984. V. 23. P. 1625-1627.

Vaskovsky V.E., Latyshev N.A. Modified Jungnickel's reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin-layer chromatograms // J. Chromatogr. 1975. V. 115, № 1. P. 246-249. – **Vaskovsky V.E., Khotimchenko S.V., Boolukh E.M.** Distribution of diacylglyceroltrimethylhomoserine and phosphatidylcholine in mushrooms // Phytochemistry. 1998. V. 47. P. 755-760.

Поступила в редакцию
25 сентября 2007 г.