

УДК 581.192+582.962

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ
И МЕМБРАННЫХ ГЛИЦЕРОЛИПИДОВ
PLANTAGO MEDIA (PLANTAGINACEAE)**

© 2013 Т.М. Гребенкина, В.Н. Нестеров,
Е.С. Богданова, С.В. Саксонов, О.А. Розенцвет*

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 12.12.2012

Исследована динамика морфометрических характеристик, содержание хлорофиллов и каротиноидов, состав мембранных глицеролипидов в надземных и подземных органах *Plantago media* L., собранного на территории национального парка «Самарская Лука» в условиях двух ценопопуляций в течение одного сезона вегетации. Изменение морфометрических показателей, а также содержание фотосинтетических пигментов в листьях происходило на фоне модификаций липидного состава. Изменение состава липидов носит органоспецифичный и онтогенетический характер и зависит от условий обитания. Установлено, что оптимальное время заготовки растений в качестве лекарственного сырья является начало периода вегетации.

Ключевые слова: *Plantago media*, морфометрические характеристики, гликолипиды, фосфолипиды, пигменты,

Grebenkina T.M., Nesterov V.N., Bogdanova E.S., Saksonov S.V., Rozentsvet O.A. – THE SEASONAL DYNAMIC OF THE MORPHOMETRIC PARAMETERS AND MEMBRANE GLYCEROLIPIDS OF *PLANTAGO MEDIA* (PLANTAGINACEAE) – The dynamic of morphometrical characteristics, the contents of chlorophylls, carotenoids and membrane glycerolipids in the overground and underground organs of *Plantago media* L. from territory of “Samarskaya Luka” National Park in the conditions of two populations during one season of vegetation, have been investigated. The change of the morphometric parameters and the contents of the photosynthetic pigments in the leaves took place against the background of the modifications of the lipid contents. The change of the lipid contents has an organospecific and ontogenic character and depends on the conditions of the habitat. It was found that the optimum time for gathering the plants as the medicinal material is the beginning of the period of vegetation.

Key words: *Plantago media*, morphometrical characteristics, glycolipids, phospholipids, pigments.

На протяжении онтогенеза в тканях растения неоднократно меняются типы метаболизма в соответствии с заложенной в нем генетической про-

* Гребенкина Татьяна Михайловна, соискатель; Богданова Елена Сергеевна, кандидат биологических наук; Нестеров Виктор Николаевич, кандидат биологических наук, nesvik1@mail.ru; Саксонов Сергей Владимирович, доктор биологических наук, профессор; Розенцвет Ольга Анатольевна, доктор биологических наук, olgarozen@pochta.ru

граммой, реализация которой в значительной степени зависит от внешних факторов и их сочетаний (Мокроносов, 1981; Романова и др., 2011). Растениям свойственна дифференцированная устойчивость различных частей и органов к неблагоприятным факторам внешней среды. Наиболее чувствительным органом растений считают зеленый лист, изучение морфологических особенностей и морфометрических характеристик которого позволяет оценить адаптацию растения к изменениям окружающей среды (Любименко, 1963; Мокроносов, 2006).

Исследование биологии видов на популяционно-онтогенетическом уровне, их экологических реакций в конкретных эколого-ценотических условиях и связи с соответствующим уровнем и типом метаболизма важно для понимания приспособления растений к условиям существования (Заленский, 1977; Пьянков, Мокроносов, 1993; Larcher, 2003; Головкин, 2005; Zunzunegui et al., 2011).

Согласно современным представлениям, липидам и их надмолекулярным клеточным образованиям – биологическим мембранам – отводят важнейшую роль в функционировании основных клеточных биохимических механизмов (Harwood, 1994). Данные механизмы определяют и регулируют физическое состояние клетки, ее взаимодействие, как с соседними клетками, так и внешней средой. В то же время липиды образуют обширную группу природных биологически активных соединений. Природные препараты отличаются от химически синтезированных соединений, прежде всего – безопасностью (Лекарственные..., 1991; Швец, 2008).

Растения Plantaginaceae используются в качестве лекарственного растительного сырья. Наиболее изученным из данного семейства является *Plantago major*: водный экстракт листьев получают для изготовления препарата «Пантаглюцид» (Оленников и др., 2007; Noor et al., 2000; Samuelsen, 2000; Squirrell, Wolff, 2001; Chiang et al., 2002). Лечебными свойствами обладают также растения *P. media*, поскольку содержат в своем составе горькие и дубильные вещества, витамины С, К и U, флавоноиды, полисахариды, ЖК (Соснина, 2009). Известно о составе липидов корневой части этого вида растений (Kuiper, Kuiper, 1978). Однако литературные сведения о динамике липидов в процессе онтогенеза в целом и на отдельных его стадиях немногочисленны.

Ранее нами были получены данные, свидетельствующие о морфофизиологической и биохимической пластичности листьев *P. media* по отношению к освещенности в условиях европейского северо-востока России (Розенцвет и др., 2013), а также о суточной динамике состава липидов мембран в условиях Средней полосы России (Гребенкина и др., 2012).

Цель работы состояла в исследовании сезонной динамики морфометрических параметров и мембранных глицеролипидов корневой и надземной частей *P. media*. Эти сведения могут быть полезными как для понимания динамики внутриклеточных процессов в разных частях и органах растений, их

взаимодействии, а также определения оптимального времени заготовки лекарственного сырья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования – многолетнее поликарпическое травянистое растение *P. media*, которое характеризуется умеренной требовательностью к почвенно-климатическим условиям. Это евроазиатский бореальный вид (Биологическая ..., 1983). Его ареал охватывает Европу, Сибирь, Переднюю и Среднюю Азию (Шишкин, 1958).

Растения отбирали на территории национального парка «Самарская Лука» на двух площадках размером 800 м x 800 м. Растения ЦП-1 произрастали на ровной площадке среди типичных лугово-степных многолетников *Festuca valesiaca* Gaudin, *Poa angustifolia* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Filipendula vulgaris* Moench и пр. Растения ЦП-2 произрастали на пологом склоне юго-западной экспозиции в сообществе злаков *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Dactylis glomerata* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Fragaria viridis* Duch, с участием разнотравья *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Amoria repens* (L.) Presl и *Medicago falcata* L.

Растительный материал отбирали трижды в течение летнего сезона 2011г. с периодичностью в один месяц в дневное время с 11.00 до 12.30. Одновременно отбирали образцы растений и почвы в соответствии с рекомендациями Глазовской (1964). В табл. 1 представлены некоторые абиотические параметры среды, характеризующие условия произрастания разных популяций растений.

Таблица 1

Абиотические факторы в местах произрастания *P. media* на площадках 1 и 2

Характеристика	Время вегетации, месяц					
	VI		VII		VIII	
	1	2	1	2	1	2
Т воздуха, °С	36	30	33	24	33	24
Освещенность на уровне растения, lx*1000	64±6	45±3	41±0	2±0	60±0	5±0
pH почвы	6.3	6.4	6.8	6.8	6.8	6.9
Влажность почвы, %	12	19	10	12	8	11

Для определения морфометрических показателей измеряли длину и ширину листьев, собранных по одному со средней части розетки 10–12 типичных растений одного возраста. Площадь листовых пластинок вычисляли по формуле: $S = 0,66 \times l \times d$, где l – длина листа, d – ширина листа (Аникиев, Кузюзов, 1961). Удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ) вычисляли как соотношение сухой массы листьев (мг) к их площади (см²), коэффициент роста листа ($K_{\text{роста}}$) – как соотношение массы листа растения (мг) к его длине (мм). Для определения массы подземных и надземных органов выкапывали

растения целиком, разбирали на листья, генеративные побеги и корни. Соотношение массы надземной и подземной частей растений рассчитывали по формуле $M_{\text{н.ч.}}/M_{\text{п.ч.}}$, где $M_{\text{н.ч.}}$ – сырая масса листьев и генеративных органов, $M_{\text{п.ч.}}$ – масса корней. За длину корневой системы принимали наибольший размер длины. Содержание сухой массы растений определяли после высушивания при 50 °С до постоянного веса.

Образцы почвы отбирали одновременно с растениями, в соответствии с рекомендациями Глазовской (1964). Кислотность почвы определяли в одной вытяжке из 100 г почвы, влажность – гравиметрически после высушивания образцов почвы (1-2 г) до постоянного веса.

Для анализа липидов и пигментов использовали высечки из средней части листьев, каждый по 1-2 г. Содержание фотосинтетических пигментов в ацетоновой вытяжке определяли на спектрофотометре Specol (Германия) при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды). Расчет концентрации пигментов производили по методу Н.К. Lichtenthaler (1987).

Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях растений оценивали по содержанию малонового диальдегида (МДА) после реакции с тиобарбитуровой кислотой (Лукаткин, Голованова, 1988). Количество МДА определяли на спектрофотометре Specol (Германия) при длине волны 532 нм.

Экстракцию липидов проводили трижды смесью хлороформа и метанола 1 : 2 (по объему) (Bligh, Dyer, 1959). Объединенные экстракты отмывали от нелипидных примесей, растворитель отгоняли на роторно-вакуумном испарителе.

Все опыты проводили 3-4 кратной биологической повторности.

Разделение мембранных липидов (МЛ) осуществляли методами, описанными ранее (Розенцвет и др., 2013). Количество определяли на денситометре Sorbfil (Россия).

Статистическую обработку результатов экспериментов осуществляли с помощью пакета офисных программ Microsoft Excel 2003 и Microsoft Excel 2007. Значения в таблицах и рисунках представляют средние арифметические из 3-х биологических повторностей и их стандартные ошибки. Достоверность отличий оценивали с помощью критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В условиях Среднего Поволжья у растений *P. media* начало вегетации приходится на конец апреля, а период цветения обычно начинается в конце мая и заканчивается в середине августа. Условия произрастания растений на двух площадках различались по световому и температурному режимам (табл. 1). Растения ЦП-1 получали существенно больше света и тепла, особенно в середине и конце лета, в сравнении с растениями ЦП-2. При равной кислотности почва на участке 2 содержала в 1,2-1,6 раза больше влаги по сравнению с участком 1. Различия в условиях обитания вызваны особенностями рельефа и типом растительного сообщества.

Растения ЦП-1 в начале лета формировали меньшее количество листьев в расчете на одно растение. Среди растений этой популяции было выявлено меньше (в 3 раза) растений с генеративными побегами. В середине летнего периода большинство растений находилось в стадии полного цветения, при этом количество листьев и генеративных побегов на растениях обеих популяций выравнивалось.

Линейные размеры листьев *P. media* в разные периоды наблюдения различались: в июне длина листьев у растений двух популяционных групп была практически одинаковой, в июле листья растений ЦП-1 были на 50% короче листьев ЦП-2. В целом площадь листьев растений ЦП-1 была ниже, чем растений ЦП-2. В начале лета у растений двух популяций скорость роста листьев была самой высокой, по сравнению с июлем и августом. Однако у растений ЦП-2, особенно в начале лета коэффициент роста был выше, чем у ЦП-1 (57 и 36 мг/мм, соответственно). Листья растений ЦП-2 отличались меньшим показателем УППЛ, количеством сухого вещества, но более длинными генеративными побегами и корнями.

Таблица 2

Динамика морфометрических характеристик надземной и подземной частей *P. media*

Характеристика	Время вегетации, месяц					
	VI		VII		VIII	
	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2
Количество листьев на одном растении	6±0.5	8±0.7	6±0.4	6±0.7	4±0.1	5±1.5
Количество побегов на одном растении	0.2±0	1.7±0.8	1±0.1	1±0.4	0.5±0.5	0.8±0.04
Количество растений с генеративным побегом, %	20	66	50	56	50	33
Длина листа, мм	101.0±5.6	96.3±5	80.0±5.1	116.9±10.4	181.9±15.5	138.1±9.5
Ширина листа, мм	25.1±1.1	34±1.3	27.3±1.2	25.8±1.8	28.1±1.8	33.4±1.6
Площадь листа, см ²	18.61±1.7	22.74±1.6	15.17±1.5	22.26±2.2	37.18±3.7	32.15±2.9
УППЛ, мг/см ²	47.0±4.2	41.4±0.4	27.5±2.3	21.6±2.1	28.6±2.1	24.1±2.4
K роста листа, мг/мм	35.56±3.4	56.96±5.0	21.8±1.1	17.90±1.4	19.52±1.2	24.62±1.0
Количество сухого вещества листа, %	23.7±0.1	17.4±0.1	24.0±0.0	22.7±0.1	29.4±0.2	22.9±0.2
Длина генеративного побега, мм	44.5±4.5	177.3±32	186.5±29	255.8±67.2	560±81.8	422.2±9.6
Длина корневой системы, мм	118.5±17.1	159.1±17.1	120.5±22.3	136.3±19.5	94.3±10.3	121.3±87.4

Анализ структуры биомассы показал, что в течение летнего периода увеличивалась масса листьев и генеративных побегов на фоне снижения массы корней (рис. 1) Отношение $M_{н.ч.}/M_{п.ч.}$ возрастало на протяжении всего летнего сезона у растений обеих популяций, но преобладало у растений, меньше обеспеченных светом и теплом (на 49 и 21% в июне и июле соответ-

ственно). В августе этот показатель становился достоверно равным у растений обеих популяций.

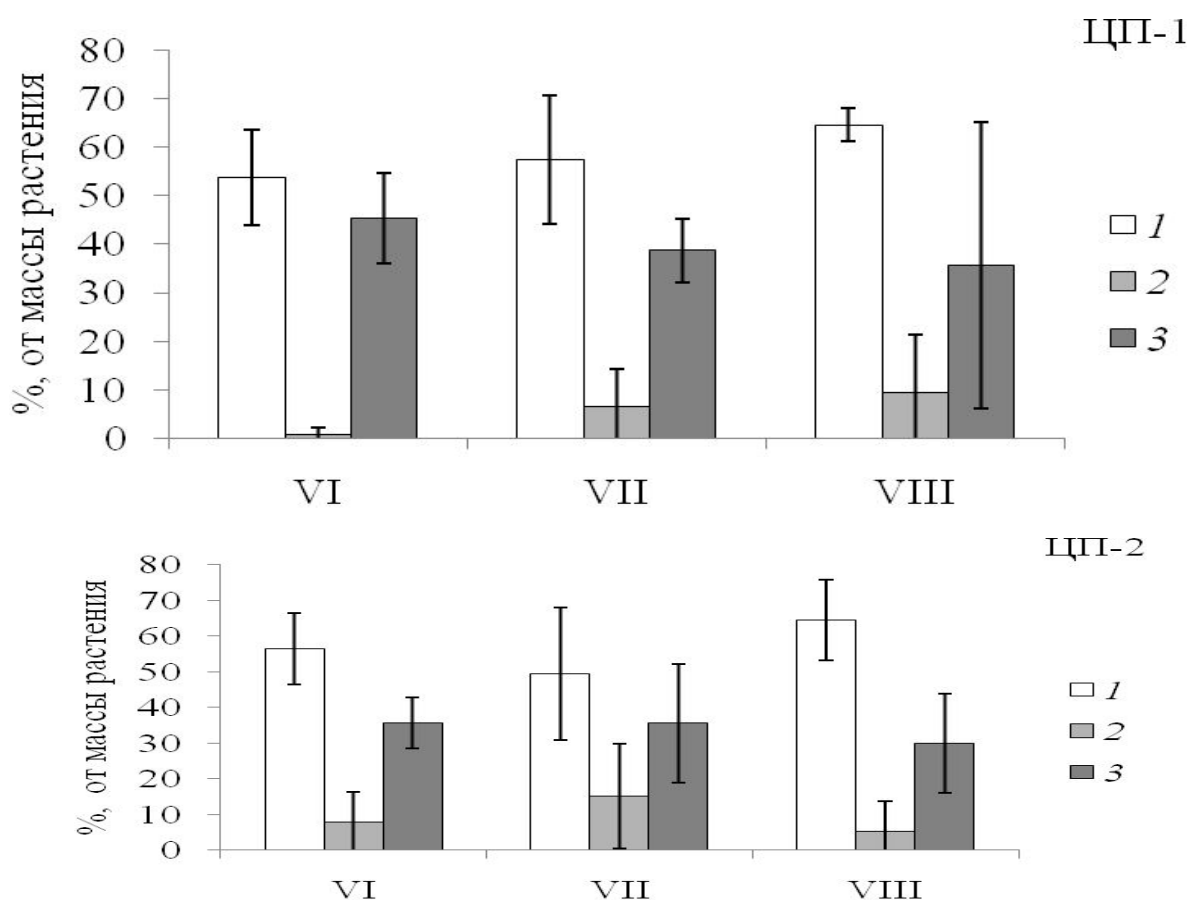


Рис. 1. Изменение биомассы разных частей растений *P. media* (а) экотип 1, (б) экотип 2

По оси абсцисс – время сезона вегетации: VI – июнь, VII – июль, VIII - август; по оси ординат – концентрация % от массы растений. 1 – листья, 2 – генеративные побеги, 3 – корни

Таблица 3

Динамика состава и содержания пигментов в листьях *P. media*

Пигменты, мг/г сырой массы	Время вегетации, месяц					
	VI		VII		VIII	
	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2	ЦП-1	ЦП-2
Хлорофилл <i>a</i>	0.70±0.06	0.80±0.03	0.71±0.0	0.81±0.02	0.54±0.05	0.70±0.01
Хлорофилл <i>b</i>	0.43±0.04	0.50±0.02	0.46±0.01	0.55±0.01	0.37±0.04	0.47±0.02
Каротиноиды	0.33±0.03	0.24±0.01	0.30±0.01	0.33±0.01	0.23±0.02	0.28±0.0
Сумма пигментов	1.45±0.18	1.54±0.11	1.47±0.04	1.69±0.06	1.14±0.19	1.45±0.04
Хлорофилл <i>a</i> / хлорофилл <i>b</i>	1.63±0.01	1.60±0.02	1.54±0.06	1.47±0.03	1.46±0.01	1.49±0.03
Хлорофиллы/ Каротиноиды	3.42±0.01	5.42±0.03	3.90±0.09	4.12±0.0	3.96±0.02	4.18±0.1
ССК	45,6	46,1	47,1	48,5	48,8	48,2

Листья растений ЦП-1 накапливали меньше зеленых пигментов, чем листья растений ЦП-2. При этом максимальное содержание хлорофиллов у

обоих типов растений отмечено в июле, то есть в период полного цветения (1,17 мг/г и 1,36 мг/г сырой массы, соответственно). Отношение Хл а/Хл в для растений двух ЦП в течение лета снижалось. В листьях растений ЦП-2 достоверно выше доля Хл b в сравнении с растениями ЦП-1.

Содержание каротиноидов в листьях растений ЦП-1 было максимальным в июне, затем оно уменьшалось на 16-20%. Концентрация каротиноидов в листьях растений ЦП-2 в июне была минимальной, но увеличивалась к июлю – августу.

На долю ССК приходилось 45,6-48,8 и 46,1-48,8% хлорофиллов растений ЦП-1 и 2, соответственно. Соотношение хлорофиллов к каротиноидам было ниже у растений, обеспеченных большим количеством света и тепла, и имело тенденцию к увеличению в течение летних месяцев. Для затененных растений этот показатель был максимальным в июле и уменьшался к августу.

Одним из общепринятых критериев оценки физиологического состояния растений на уровне клетки является интенсивность образования продуктов ПОЛ. Содержание МДА – конечного продукта ПОЛ, в начале лета не имело достоверных отличий у растений разных популяций, однако увеличивалось в листьях растений ЦП-1 в 1,6-2,9 раз в середине и конце летнего периода. В листьях растений ЦП-2 накопление МДА возрастало вдвое, но происходило позднее, чем у растений ЦП-1 (рис. 2).

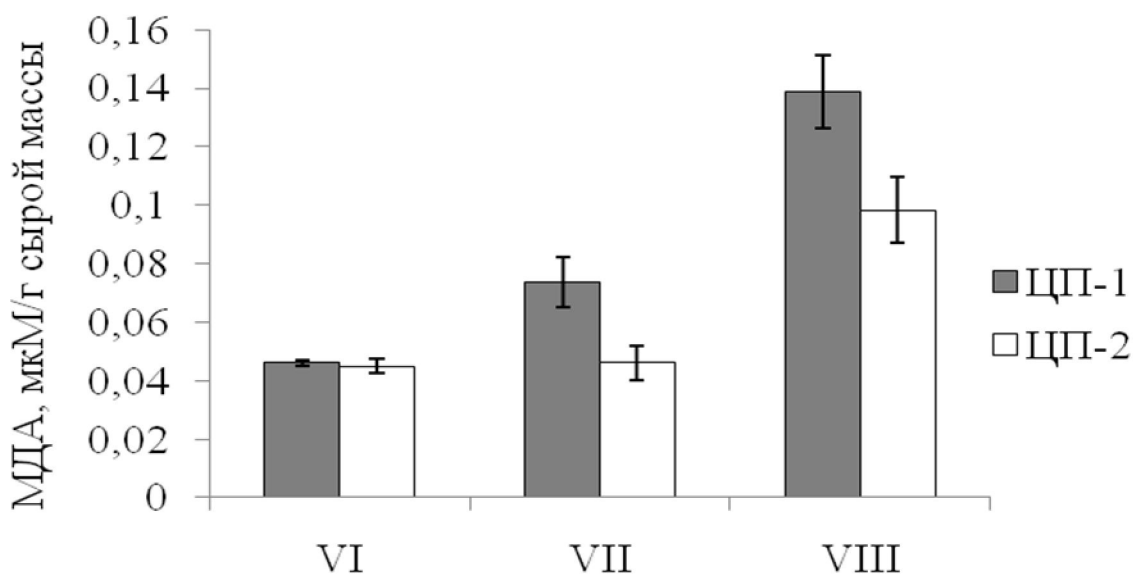


Рис. 2. Изменение содержания МДА в листьях *P. media* в зависимости от времени сезона и условий произрастания

По оси абсцисс – время сезона вегетации: VI – июнь, VII – июль, VIII - август; по оси ординат – концентрация МДА, мкМ/г сырой массы

В листьях растений максимальное количество МЛ накапливалось в июне. Причем в растениях, собранных на хорошо освещаемом участке (ЦП-1), количество МЛ было в 1,3 раза больше по сравнению с растениями, получающими меньше света и тепла (рис. 3). В июле этот показатель был одинаковым, а в августе – преобладал в листьях растений ЦП-2. В листьях расте-

ний двух популяций, собранных в июле, отличающихся меньшими размерами в сравнении с листьями растений, собранных в июне и августе, было зафиксировано меньшее содержание МЛ. Генеративные побеги растений ЦП-2 накапливали больше МЛ, особенно в июне (в 1,6 раз), по сравнению с растениями ЦП-1. В корнях количество МЛ было ниже, чем в листьях и генеративных побегах, и различалось у растений разных популяций только в начале лета (в 2 раза больше у растений ЦП-2).

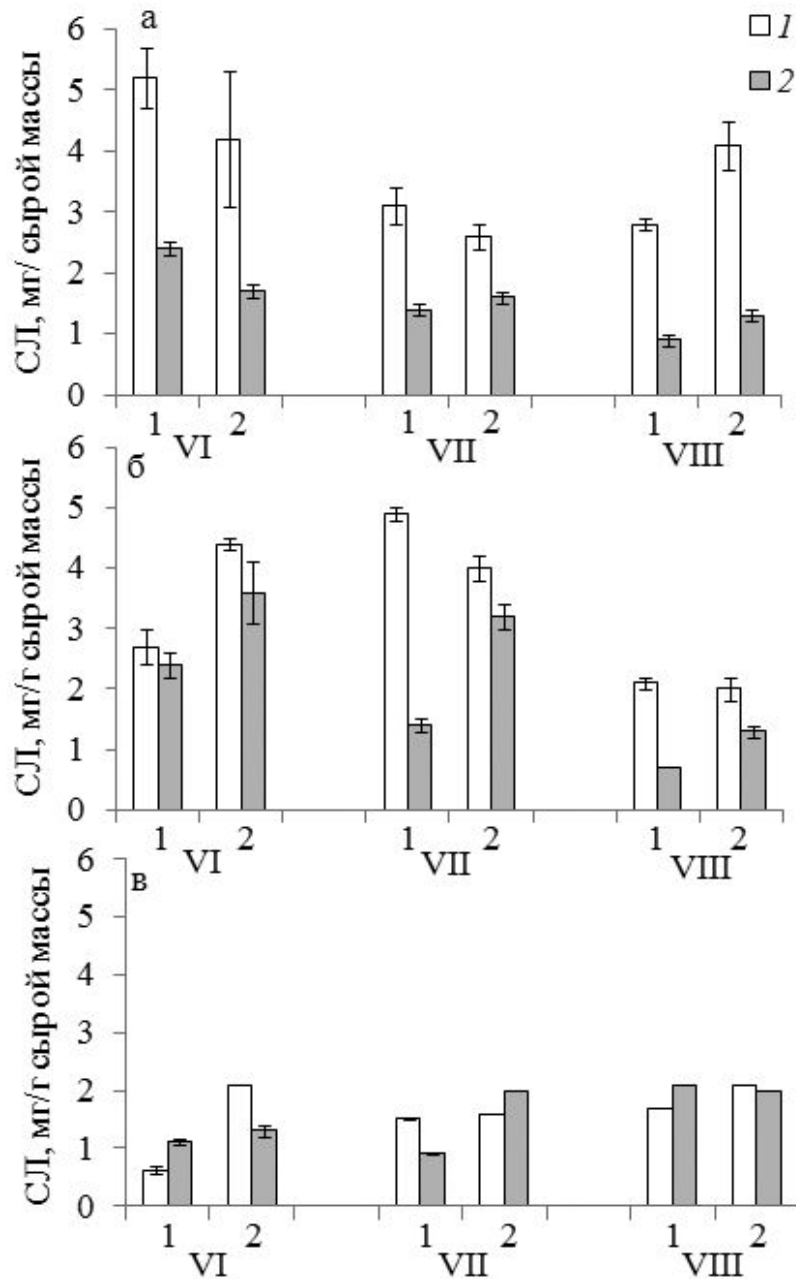


Рис. 3. Изменение содержания мембранных липидов *P. media* (а) в листьях, (б) в генеративных побегах, (в) в корнях. По оси абсцисс – время сезона вегетации: VI – июнь, VII – июль, VIII – август; по оси ординат – концентрация гликолипидов, мг/г сырой массы. 1 – ГЛ, 2 – ФЛ

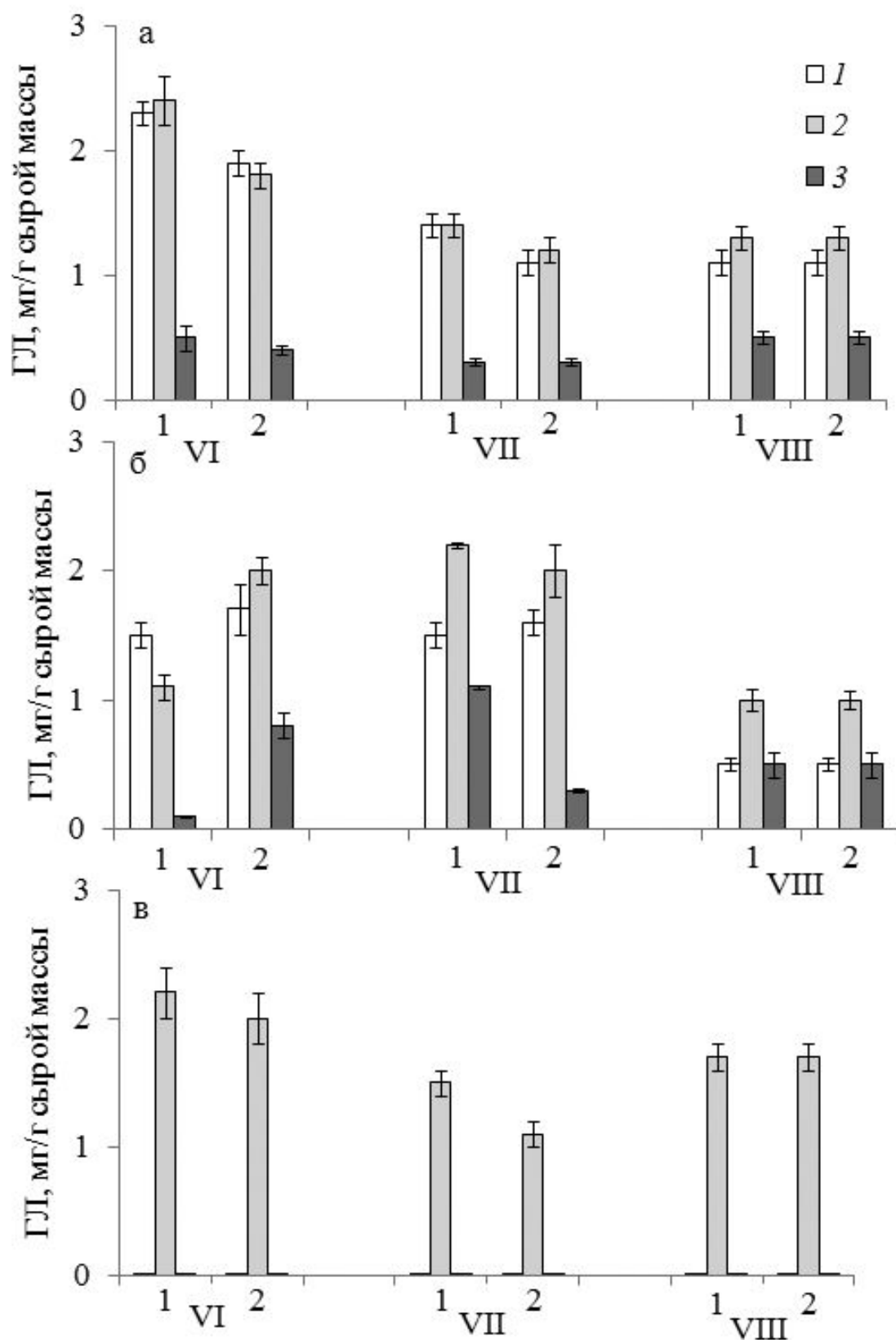


Рис. 4. Изменение содержания гликолипидов *P. media*
 (а) в листьях, (б) в генеративных побегах, (в) в корнях. По оси абсцисс – время сезона вегетации: VI – июнь, VII – июль, VIII – август; по оси ординат – концентрация гликолипидов, мг/г сырой массы. 1 – МГДГ, 2 – ДГДГ, 3 – СХДГ

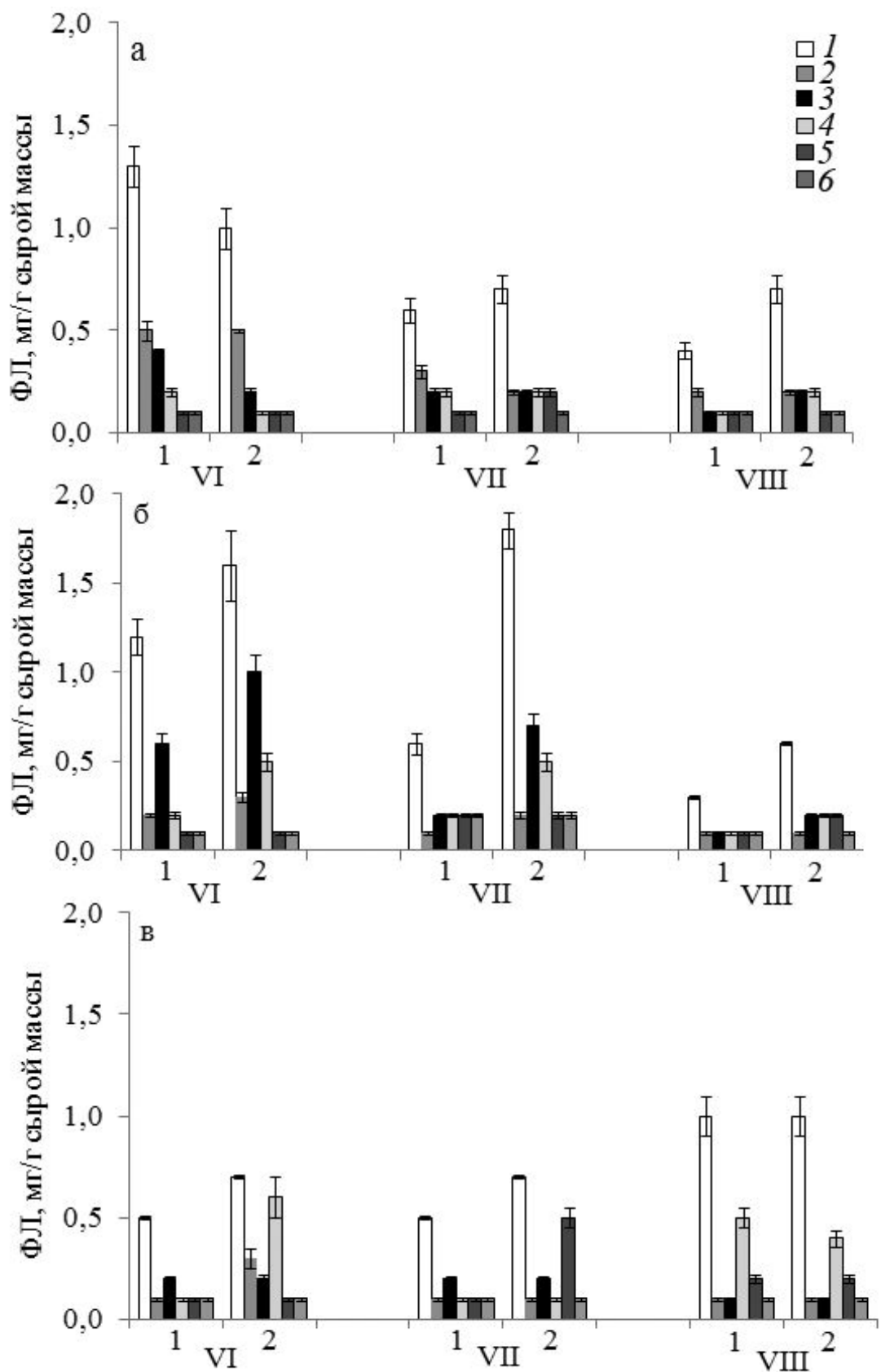


Рис. 5. Изменение содержания фосфолипидов *P. media*
 (а) в листьях, (б) в генеративных побегах, (в) в корнях. По оси абсцисс – время сезона вегетации: VI – июнь, VII – июль, VIII – август; по оси ординат – концентрация фосфолипидов, мг/г сырой массы. 1 – ФХ, 2 – ФГ, 3 – ФЭ, 4 – ФИ, 5 – ФК, 6 – ДФГ

Показательным является анализ динамики не только количества, но соотношение групп МЛ: ГЛ и ФЛ. Фракция ГЛ – структурных компонентов мембран тилакоидов – представлена моногалактозилдиацилглицерином (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерином (ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерином (СХДГ) (рис. 4).

По полученным данным видно, что в листьях растений большее количество МГДГ и ДГДГ синтезировалось в июне, причем, в растениях ЦП-1 их содержание было на 15% выше, чем в растениях ЦП-2. В июне и июле содержание МГДГ в генеративных побегах двух ЦП было практически одинаковым, а к августу снижалось в три раза. Уровень ДГДГ и СХДГ в исследованных популяционных группах в течении лета составлял от 1,0 до 2,2 и от 0,1 до 1,1 мг/г сыр. м., соответственно. При этом наибольшее накопления данных компонентов ГЛ в побегах ЦП-1 приходился на июль, а в ЦП-2 – на июнь. В корневой части наибольшие изменения были связаны с ДГДГ: в июне было зафиксировано максимальное его содержание, в июле снижалось в 1,3 и 1,8 раз для растений ЦП 1 и ЦП 2, соответственно, а к августу количество ДГДГ несколько возрастало.

Фосфолипиды являются структурными элементами непластидных клеточных мембран, которые отделяют клетку от внешней среды и разделяют ее на отдельные компартменты. Среди индивидуальных ФЛ идентифицированы: фосфатидил -холин (ФХ), -этанолламин (ФЭ), -глицерол (ФГ), -инозит (ФИ), фосфатидная кислота (ФК) и дифосфатидилглицерин (ДФГ) (рис. 5).

Во всех частях исследованных растений не зависимо от их места произрастания, содержание ФХ было высокое и составило для листьев 0,4-1,3, для генеративных побегов – 0,3-1,8, корней – 0,5-1,0 мг/г сыр. массы. В течение лета в листьях и генеративных побегах *P. media* количество данного компонента ФЛ снижалось, также как снижалось количественное содержание ФГ и ФЭ. В корневой части растений количество ФХ увеличивалось от июня к августу на фоне снижения ФЭ, а содержание ФГ оставалось практически постоянным.

Вклад ФХ в пул ФЛ листьев был максимальным в начале лета и составлял 50% от суммы ФЛ. Затем его вклад снижался до 40% в листьях растений ЦП-1 и до 44% в листьях растений ЦП-2. В растениях каждой популяции вклад ФГ в состав ФЛ в течение лета не менялся. Однако в растениях ЦП-2 он был выше в июне в 1,3 раза по сравнению с растениями ЦП-1, но ниже в другие летние месяцы. Относительное содержание ФЭ в пуле ФЛ было достаточно постоянным в отличие от ФИ, содержание которого увеличивалось в листьях обеих популяций. Снижение содержания ФХ сопровождалось увеличением содержания ФК и ДФГ.

Иная картина наблюдалась в изменении состава ФЛ в побегах. Вклад ФХ в пул ФЛ снижался в растениях ЦП-1, но увеличивался в растениях ЦП-2. В содержании ФЭ отмечена тенденция к снижению в течение лета в растениях обеих популяций на фоне постоянства в содержании ФИ и увеличения содержания ФК и ДФГ. В корневой части растений с течением времени со-

держание ФК оставалось на одном уровне, несколько увеличивался вклад ФХ во фракции ФЛ, и значительно (более чем в 2 раза) увеличивался вклад ФИ.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате проведенной работы были выявлены основные закономерности изменения морфометрических и физиолого-биохимических показателей в надземных и подземных частях растений *P. media* двух популяционных групп. Растения ЦП-1, произрастающие на площадке 1 получали существенно больше тепла и света, но были меньше обеспечены влагой по сравнению с растениями, произрастающими на площадке 2. Листья растений ЦП-2 были больше обводнены, имели меньшую УППЛ, но большую площадь и биомассу. Кроме того, растения ЦП-2 имели более длинную корневую систему. Следовательно, на уровне целого растения очевидна адаптация к условиям обитания, которая проявлялась в изменении морфометрических показателей и структуры биомассы.

Все исследованные растения находились в фазе цветения. В течение летнего периода происходила последовательная смена фенологических фаз: от зацветания, характерного для растений, собранных в июне, к полному цветению – в июле и отцветанию – в августе (Биол. флора, 1983). Постепенное изменение фенологического состояния сопровождалось снижением темпов роста листьев (табл. 2), перестройкой структуры биомассы (рис. 1), а также изменением пигментного аппарата листьев. По данным некоторых авторов (Maslova, 1993; Дымова, Головки, 1998), соотношение хлорофиллов меньше 3 характерно для теневыносливых растений. В этом отношении *P. media* можно отнести к растениям, способным переносить умеренное затенение. В то же время сумма хлорофиллов в листьях растений ЦП-1 была ниже, чем у растений ЦП-2, получающих меньше света. Накопление зеленых пигментов в листьях теневых растений обычно происходит вследствие повышения их концентрации на фоне уменьшения числа пластид и увеличения их размеров. Как правило, такие растения содержат больше хлорофилла *b*, поглощающего коротковолновые лучи (Любименко, 1963). Это подтверждено нашим исследованием: на протяжении летнего сезона происходило уменьшение соотношения Хл *a/b* у растений ЦП-2 (табл. 2). Соотношение между количеством хлорофиллов и каротиноидов также отличалось у растений разных групп. Вероятно, в условиях более высокой инсоляции на первый план выступает фотозащитная роль каротиноидов, тогда как в пигментном аппарате теневых растений желтые пигменты играют роль дополнительных светосборщиков (Стржалка и др., 2003). Наибольшее концентрирование пигментов соответствовало фазе «зацветания» и «полного цветения». На последней стадии цветения при общем снижении пигментного фонда обнаруживалось увеличение доли хлорофилла в ССК у растений двух популяций, что, вероятно, связано с закономерной перестройкой состава тилакоидов в процессе развития фотосинтезирующих органов (Тютерева, Войцеховская, 2011).

Изменение морфометрических показателей надземных и подземных органов происходило на фоне модификаций липидного состава. Липиды листьев, как главные фотосинтезирующие органы, обычно обогащены ГЛ. Их концентрация в листьях растений *P. media* коррелировала со скоростью роста ($r=0,94$ при $p<0,05$) и площадью листьев ($r=0,77$ при $p<0,05$) и не зависела от места обитания. При общем снижении количества СЛ в процессе роста, вклад ГЛ менялся в пределах 53-58% и 46-56% от СЛ для растений двух ЦП, соответственно. Однако соотношение и содержание индивидуальных ГЛ претерпевали более значительные изменения. Наиболее интенсивному периоду роста соответствовало наибольшее содержание МГДГ и ДГДГ, что сопряжено с новообразованием мембранных структур фотосинтетического аппарата. По мере роста и развития в пуле ГЛ увеличивался вклад ДГДГ и сульфолипида. Максимум содержания ФГ в июне в листьях также свидетельствует об интенсивном формировании фотосинтетического аппарата растений двух популяций. Содержание ФГ коррелировало с $K_{\text{роста}}$ листа ($r=0,86$ и $r=0,94$, соответственно при $p<0,01$), поскольку данный тип липидов принимает участие в стабилизации субъединиц фотосистем I и II (Hagio et al., 2002; Wada, Murata, 2009). В последний месяц лета на фоне снижения количества фотосинтетических пигментов уменьшалось соотношение МГДГ/ДГДГ и увеличивалось количество СХДГ, что свидетельствует об изменении архитектуры мембран и/или изменении их числа (Anderson et al., 2008).

В течение летнего сезона вегетации понижалась также концентрация ФЛ в листьях растений двух популяций. Установлена связь между изменением морфометрических показателей и индивидуальными ФЛ: с уменьшением площади листьев снижалось соотношение ФХ/ФЭ – основных структурных липидов непластидных мембран ($r=0,83$ при $p<0,01$).

Поведение ФЛ в побегах, в отличие от листьев, было более зависимо от условий обитания, но не связано с морфометрическими показателями (рис. 4). Общим признаком в изменении ФЛ в листьях и в побегах является повышение содержания ФК. В корневой части растений с течением времени содержание ФК оставалось на одном уровне, и значительно (более чем в 2 раза) увеличивался вклад ФИ.

Поскольку ФК и ФИ являются сигнальными молекулами, то их одновременное увеличение в листьях и корнях, вероятно, связано с активацией сигнальных (фосфатидатной и кальциевой) систем для перехода на следующий уровень регуляции физиологических процессов (Тарчевский, 2002). Косвенным доказательством того, что в августе осуществлялся иной уровень метаболизма, является снижение темпов роста и интенсивности фотосинтеза, а также накопление ПОЛ, что характерно для стареющих растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведения комплексного исследования установлено, что морфологическая пластичность подземных и надземных органов *P. media* обеспечивается разнообразными адаптационными механизмами на уровне

клетки, органа и организма в разных популяциях. Постепенные изменения морфометрических показателей сопровождаются изменением темпов роста и структуры биомассы, снижением содержания фотосинтетических пигментов и модификацией состава мембранных липидов. Изменение состава липидов носит органоспецифичный и онтогенетический характер и зависит от условий обитания. На примере *P. media* показано, что если рассматривать липиды в качестве источника биологически активных соединений, необходимо учитывать, что они в той или иной степени, принимают участие в адаптации растений к условиям обитания, а также тот факт, что их содержание существенно меняется в зависимости от фазы развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. № 8. С. 375-377.

Биологическая флора Московской области: Сб. / Под ред. Т.А. Работнова. М: Изд-во Моск. ун-та, 1983. Вып.7. С. 197-202.

Глазовская М.А. Геохимические основы типологии и методики исследования природных ландшафтов. М.: Наука, 1964. – **Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Богданова Е.С.** Изменение состава липидов и пигментов *Plantago media* (Plantaginaceae) в течение светлого времени суток // Растительные ресурсы. 2012. № 4. С 565-578.

Лекарственные растения: Справочное пособие. Под ред. Н.И. Гринкевич. М.: Высшая школа, 1991. 398 с. – **Лукаткин А.С., Голованова В.С.** Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений. Физиология растений. 1988. Т. 35. С. 773-780. – **Любименко В.Н.** Избранные труды (в 2-х томах). Работы по фотосинтезу и приспособлению растений к свету. Киев: Изд-во Акад. наук УССР, 1963. 683 с.

Мокронос А.Т. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Academia, 2006. 448 с. – **Мокронос А.Т.** Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.

Оленников Д.Н., Самуелсен А.Б., Танхаева Л.М. Подорожник большой (*Plantago major* L.). Химический состав и применение // Химия растительного сырья. 2007. № 2. С. 37-50.

Пьянков В.И., Мокронос А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. 1993. Т. 40. С. 515-531.

Розенцвет О.А., Головки Т.К., Богданова Е.С., Табаленкова Г.Н., Нестеров В.Н., Дымова О.В. Модификация пула полярных липидов листьев при адаптации растений *Plantago media* L. к световому режиму в природных условиях // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2013. № 2. С. 1-9. – **Романова Г.А., Семенова Г.А., Новичкова Н.С., Игнатьева А.Р., Мудрик В.А. Иванов Б.Н.** Физиолого-биохимические и флуоресцентные показатели старения листьев сахарной свеклы в вегетативной фазе роста // Физиология растений. 2011. Т. 58. С. 221-233.

Соснина С.А. Сравнительное фармакогностическое изучение, стандартизация сырья и фитопрепаратов видов рода *Plantago* L: Автореф. дис. ... канд. фарм. наук. Пермь, 2009. 20 с. – **Стржалка К., Костецка-Гугала А., Латовски Д.** Каротиноиды растений и стрессовое воздействие окружающей среды: роль модуляции физических свойств мембран каротиноидами // Физиология растений. 2003. Т. 50. С 188-193.

Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука, 2002. 294 с. – **Тютерева Е.В., Войцеховская О.В.** Реакции лишнего хлорофилла в мутанта ячменя

chlorine 3613 на пролонгированное снижение освещенности. 2. Динамика каротиноидов в хлоропластах листьев // Физиология растений. 2011. Т. 58. С. 186-194.

Швец В.И. Липосомы в фармации. Продукты нанобиотехнологии. Провизор; 3. <http://www.provisor.com.ua/archive/2008>. – **Шишкин Б.К.** Род 1381. Подорожник - *Plantago L.* Флора СССР. В 30 т. / Начато при руководстве и под главной редакцией акад. В.Л. Комарова; ред. тома Б.К. Шишкин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. XXIII.

Anderson J.M., Chow W.S., Rivas J.L. Dynamic flexibility in the structure and function of photosystem II in higher plant thylakoid membranes: the grana enigma // *Photosynth. Res.* 2008. V. 98. P. 575-587.

Bligh E.G., Dyer W.J. A rapid method of lipid extraction and purification /// *Can. Journal Biochem. Physiol.* 1959. V. 37. P. 911-917.

Chiang L.C., Chiang W., Chang M. Y., Ng L.T., Lin C.C. Antiviral activity of *Plantago major* extracts and related compounds in vitro // *Antiviral Research.* 2002. V. 55. P. 53-62.

Harwood J.L. Environmental factors which can alter lipid metabolism // *Progr. Lipid. Res.* 1994. V. 33. P. 193-202.

Kuiper D., Kuiper P.J.C. Lipid Composition of the Roots of *Plantago* Species: Response to Alteration of the Level of Mineral Nutrition and Ecological Significance // *Physiol. Plant.* 1978. V. 44. P. 81-86.

Larcher W. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Group.* Spriger-Verlag:Berlin, 2003. 513 p. – **Lichtenthaler H.K.** Chlorophyll and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes // *Methods. Enzimol.* 1987. V. 148. P. 331-382.

Noor H., Juing M., Chee B.J., Kueh B.L., Zolkepli O. Medicinal Properties of *Plantago major*: Hypoglycaemic and Male Fertility Studies // *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science.* 2000. V. 23. P. 29-35.

Samuelsen A.B. The traditional uses, chemical constituents and biological activities of *Plantago major L.* // *J. Ethnopharmacol.* 2000. V. 71. P. 1–21. – **Squirrell J., Wolff K.** Isolation of polymorphic microsatellite loci in *Plantago major* and *P. intermedia* // *Molecular Ecology Notes,* 2001. V. 1. P. 179-181.

Wada H., Murata N. Lipids in Thylakoid membranes and Photosynthetic Cells. In *Lipids in Photosynthesis: Essential and Regulatory Function.* / Eds Wada H., Murata. N. Dordrecht: Springer, 2009). P. 1-9.

Zunzunegui M., Barradas M.C.D., Ain-Lhout F. et al. Seasonal physiological plasticity and recovery capacity after summer stress in Mediterranean scrub communities // *Plant Ecol.* 2011. V. 212. P. 127-142.