

ВЛИЯНИЕ КРАТКОВРЕМЕННЫХ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНЫХ КОЛЕБАНИЙ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА СОСТАВ ЛИПИДОВ *PLANTAGO MEDIA* L. В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО ТИМАНА

© 2012 О.А. Розенцвет¹, В.Н. Нестеров¹, Е.С. Богданова¹, Т.М. Гребенкина¹, Т.К. Головки²

¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

² Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, г. Сыктывкар

Поступила в редакцию 29.09.2011

Изучали влияние кратковременных (в течение суток) и продолжительных (погодные условия года) колебаний факторов среды (температурного и светового режимов, обеспеченности влагой) на состав фосфолипидов и жирных кислот растений *Plantago media* L. (подорожника среднего), произрастающих в условиях Южного Тимана. Исследовались растения двух экотипов: с открытого хорошо освещенного участка – С-растения и растения из густого травостоя – Т-растения. Показана стабильность качественного состава липидов и жирных кислот в листьях растений. Вместе с тем, выявлены изменения в содержании и соотношении отдельных липидов под влиянием внешних условий. Условия среды оказывали более выраженное влияние на липиды листьев световых растений, чем теневых. Полученные результаты свидетельствуют о динамичности состава мембранных липидов в зависимости от времени суток, погодных условий и типа местообитания.

Ключевые слова: *Plantago media*, фосфолипиды, жирные кислоты, факторы среды.

Исследование биологии видов и их экологических реакций в конкретных эколого-биотопических условиях представляет необходимую основу для сохранения и восстановления биоразнообразия растительного мира в условиях усиливающегося антропогенного стресса. Род *Plantago* (подорожник) отличается большим видовым, структурным и экологическим разнообразием. Показана генетическая дифференциация и фенотипическая пластичность некоторых видов рода по отношению к освещенности [16], условиям минерального питания [17], влажности почвы [19]. Среди растений этого рода *Plantago media* L. (подорожник средний) характеризуется умеренной требовательностью к почвенно-климатическим условиям, обладает высокой степенью лабильности – встречается на пойменных лугах, в разреженных лесах, на пастбищах, по дорогам, бывает пионером на отмелях и обнажениях известняка [12]. Его ареал охватывает Европу, Сибирь, Переднюю и Среднюю Азию. На европейском северо-востоке России он доходит до Арктики (Vorkuta), вероятно как заносное

растение. По типу приспособления организмов и выживанию *P. media* характеризуется высоким индексом толерантности и относится к группе гемизврибионтов [10].

В настоящее время принято считать, что экологическая пластичность растений, во многом зависит от способности клеточных мембран поддерживать адаптационную взаимосвязь клетки и внешней среды [14, 15]. Липидам и жирным кислотам (ЖК) отводится ведущая роль в регулировании текучести мембран – одного из главных условий обеспечения многих жизненно важных функций [21].

В естественных условиях, растения подвергаются перекрывающемуся действию экологических факторов, которые могут инициировать скоординированные экофизиологические реакции, что приводит к различным функциональным стратегиям [24]. Особый интерес представляют эврибионтные растения, с высокой степенью лабильности, обитающие в областях, прилегающих к границам ареала. Кроме того, необходимо учитывать, что в естественных условиях произрастания растений постоянно меняются уровень освещенности, температура, концентрация CO₂ и другие факторы. Приспособление растений при этом происходит в динамическом режиме, задаваемом периодом изменений [7]. Однако работ, посвященных изучению вариабельности физиологических и биохимических свойств растений в нетипичных экологических условиях с широким диапазоном изменений экологических факторов недостаточно.

Ранее нами были получены данные, свиде-

Розенцвет Ольга Анатольевна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник.

E-mail: olgarozen@pochta.ru

Нестеров Виктор Николаевич, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник.

E-mail: nesvik1@mail.ru

Богданова Елена Сергеевна, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник.

E-mail: matane4ka@yandex.ru

Гребенкина Татьяна Михайловна, соискатель

Головки Тамара Константиновна, доктор биологических наук, профессор. E-mail: directorat@ib.komisc.ru

тельствующие о морфофизиологической пластичности *P. media* по отношению к освещенности, а также показана роль циклических липидов - каротиноидов в защите фотосинтетического аппарата растений в условиях светового стресса [3]. Кроме того, выявлены качественные и количественные изменения липидов в растениях *P. media* под влиянием внешних условий [4, 5].

Цель настоящей работы заключалась в изучении временной суточной и межгодовой и фенологической изменчивости состава фосфолипидов и жирных кислот растений *P. media*, адаптированных к условиям обитания на Южном Тимане.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования. Южным Тиманом принято называть южную часть Тиманского кряжа, являющегося важной орографической структурой Северо-Востока европейской части России [2]. Среднегодовая температура воздуха в районе исследований составляет -1,5 °С, средняя температура самого теплого месяца - июля равняется +15 °С. Безморозный период длится в среднем 76 дней. Продолжительность фотопериода в конце июня - начале июля достигает 19 ч.

Растительный материал. Растения *P. media* произрастали на слабо заросшем склоне юго-восточной экспозиции (С-растения) и на террасе у подошвы склона в густом травостое (Т-растения) на левом берегу реки Сойва вблизи п. Нижняя Омра (62°45' с.ш., 55°49' в.д.). Площадь, занимаемая ценопопуляцией составляла около 700 м². Измерения микроклиматических показателей в местообитаниях растений проводили с помощью портативной метеостанции (Data Logger LI-1400, США). Характеристика погодных условий в период проведения исследований приведена по данным гидрометеоцентра Республики Коми (табл. 1). Метеорологическая станция располагалась на расстоянии примерно 20 км от

исследуемых участков. Эксперименты проводили в первой половине июля в 2007, 2009 и 2010 гг. в фазу цветения растений.

Выделение и анализ липидов. Для анализа липидов листья отбирали по одному со средней части розетки 12–15 типичных растений 3-4 раза в сутки. Среднюю часть листьев измельчали и отбирали из них навески 1-2 г для выделения липидов. Деферментированные в кипящем изопропанолу растения в плотно закупоренных флаконах перевозили к месту проведения анализов. Липиды трижды экстрагировали смесью хлороформа и метанола (1 : 2, по объему) с одновременным механическим разрушением тканей со стеклянными бусами [6]. Объединенные экстракты отмывали от нелипидных примесей, растворитель отгоняли на роторно-вакуумном испарителе.

Разделение фосфолипидов (ФЛ) проводили методом двумерной ТСХ на стеклянных пластинках 6×6 (см) с закрепленным слоем силикагеля. Использовали систему растворителей для первого направления – хлороформ: метанол: бензол: аммиак (130 : 60 : 20 : 12), для второго – хлороформ: метанол: бензол: ацетон: уксусная кислота (140 : 60 : 20 : 10 : 8). Пластинки опрыскивали 10%-ной H₂SO₄ в метаноле с последующим их нагреванием при 180°С в течение 15 мин. Количественное содержание определяли по содержанию неорганического фосфора [22].

Количество глико- (ГЛ) и нейтральных липидов (НЛ) анализировали на денситометре «ДенСкан-04» (Россия).

Жирные кислоты (ЖК) анализировали в виде их метиловых эфиров, получаемых кипячением в 5%-ом растворе HCl в метаноле в течение 1 ч. Полученные эфиры очищали препаративной ТСХ и анализировали на газо-жидкостном хроматографе «Хроматэк. Кристалл 5000.1» (Россия) с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0.25 мм

Таблица 1. Метеорологические показатели в период наблюдений

Показатели	2007 г.			2009 г.			2010 г.		
	Июнь		Июль	Июнь		Июль	Июнь		Июль
	Ш	И	П	Ш	И	П	Ш	И	П
Средняя температура воздуха, °С	18	25	21	11	11	17	16	16	16
Отклонение от нормы	2	9	4	-4	-5	0	2	1	0
Сумма осадков, мм	84	1	18	18	50	17	4	7	2
Осадки в % к норме	443	5	78	82	217	74	18	30	9
Число часов солнечного сияния	90	141	97	100	42	110	105	102	115

Если в тексте средняя T= +15, то отклонение соответственно не может быть -5

Нужно проверить отклонения от нормы

«RESTEK» (США) в изотермическом режиме. Температура колонки – 180 °С, испарителя и детектора – 260 °С. Скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин.

Для оценки ненасыщенности ЖК использовали индекс ненасыщенности (ИН).

$$\text{ИН} = \sum P_j n / 100,$$

где P_j – содержание ЖК (% от суммы) и n – количество двойных связей в каждой кислоте [18].

Активность ацил-липидных $\omega'9$, $\omega'6$ и $\omega'3$ десатураз, как стеароил- (SDR), олеил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения, рассчитывали по формулам:

$$\text{SDR} = (C_{18:1}) / (C_{18:0} + C_{18:1}),$$

$$\text{ODR} = (C_{18:2} + C_{18:3}) / (C_{18:1} + C_{18:2} + C_{18:3}),$$

$$\text{LDR} = (C_{18:3}) / (C_{18:2} + C_{18:3}),$$

где $C_{18:0}$, $C_{18:1}$, $C_{18:2}$ и $C_{18:3}$ – процентное содержание (от суммы ЖК) стеариновой, олеиновой, линолевой и линоленовой кислот соответственно [1].

Статистическую обработку результатов проводили с помощью программ Statistica 6.0 for Windows и Microsoft Excel 2007. Исследуемые параметры представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой. Достоверность различий оценивали на основании t-критерия Стьюдента при доверительном интервале P0.05 [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение метеорологических и микроклиматических показателей

В таблице 1 приведены данные по метеорологическим условиям в предшествующую проведению наблюдений декаду (III декада июня), собственно в период наблюдения (I декада июля) и последующую декаду (табл. 1). Так, в 2007 г. среднесуточные температуры изменялись в диапазоне 18-25 °С. Максимальная температура приходилась на первую декаду июля. Количество осадков в период с III декады июня по II декаду июля изменялось в широких пределах и составило 443% и 5% от нормы соответственно. Число часов солнечного сияния было наибольшим в первую декаду июля. Температурный режим 2009 г. был более стабильным и холодным по сравнению с 2007 г. Максимальное количество осадков в этот год приходилось на I декаду июля, то есть на период проведения исследований. Этот же период 2009 г. отличался низким числом часов солнечного сияния. Метеоусловия 2010 г. характеризовались стабильными средними температурами, а также высоким числом часов солнечного сияния. В целом, метеоусловия за три года исследований существенно различа-

лись, как в период наблюдений (I декада июля), так и в предшествующую и последующую декады (табл. 1).

Суточную динамику микроклиматических условий измеряли на открытом склоне и в густом травостое – характерных местообитаниях С-растений и Т-растений соответственно (табл. 2). Максимальная температура воздуха за все 3 года исследований наблюдалась в середине дня (12-14 ч). В наиболее прохладный 2009 год диапазон изменений температуры в светлое время суток был меньше, чем в 2007 и 2010 гг. и составлял л 13-19 °С. В самом засушливом 2010 г. диапазон температуры варьировали от 16 до 33 °С, и в этом же году отмечены наибольшие температурные различия в местообитаниях. Максимальный уровень фотосинтетически активной радиации (ФАР), как и температуры был зарегистрирован в полуденное время (12-14 ч). Растения в густом травостое получали в 2-4 раза меньше солнечного света, чем растения, на открытом склоне. Относительная влажность воздуха в полуденные часы была в 1.5 – 2 раза ниже, чем в утреннее и вечернее время. Таким образом, С- и Т- растения испытывали кратковременные и продолжительные изменения условий обитания, связанные с изменениями температурного и светового и водного режима.

Изменение содержания суммарных липидов и отдельных липидных фракций

Количество общих липидов в листьях С-растений составляло 36-81 мг, а Т-растений – 37-67 мг/ г сухой массы (табл. 3). Данный показатель менялся в зависимости от времени суток и погодных условий года. Больше количество общих липидов отмечено в листьях С-растений в дневное время 2007 г., то есть в условиях близких к норме. В наиболее дождливый год с минимальным количеством часов солнечного сияния (2009 г.) у С-растений наблюдали изменение общих липидов от 38 мг/г утром до 45 мг/г в вечернее время. У Т-растений суточная динамика общих липидов в 2009 и 2007 г.г. была аналогичной. В более засушливый 2010 г. количество липидов у С-растений практически не менялось в течение дня, а у Т-растений снижалось к полудню.

Основную часть общих липидов (более 75%) составили полярные ФЛ и гликолипиды (ГЛ), отвечающие за структуру мембран, остальную часть – нейтральные липиды (НЛ). Количество ГЛ у затененных растений, выросших в густом травостое, практически во всех случаях превышает их содержание в листьях растений, произрастающих на склоне. Динамика изменения количества ГЛ также зависела от времени суток и

Таблица 2. Микроклиматические условия в период наблюдения

Год и время суток (ч)	Т, °С		ФАР, мкМ/м ² с		Отн. влажность воздуха, %	
	С-растения	Т-растения	С-растения	Т-растения	С-растения	Т-растения
2007						
4:00	23	20	250	60	73	92
14:00	35	34	1070	480	36	42
21:00	25	25	40	40	85	79
2009						
6:00	14	14	150	40	79	80
12:00	18	19	300	105	60	67
18:00	18	18	60	40	65	74
24:00	13	14	38	25	94	90
2010						
6:00	16	17	543	63	66	85
14:00	33	25	1361	321	32	63
18:00	23	17	112	48	46	67
23:00	16	16	35	35	67	67

Таблица 3. Изменение количества общих липидов (ОЛ), глико- (ГЛ), фосфо- (ФЛ) и нейтральных липидов (НЛ) в листьях *P. media* в течение суток по данным 2007, 2009 и 2010 г.г.

Годи время суток (ч)	Липиды, мг/г сухой массы							
	ОЛ		ГЛ		ФЛ		НЛ	
	С-растения	Т-растения	С-растения	Т-растения	С-растения	Т-растения	С-растения	Т-растения
2007								
4:00	65,3±0,3	48,3±5,9	21,1±1,3	27,6±1,2	11,2±2,0	12,7±1,0	27,0±1,5	17,6±1,5
14:00	80,9±8,0	53,3±5,0	25,7±3,7	29,2±1,3	13,1±2,0	15,7±1,5	20,5±2,0	16,5±1,4
21:00	54,9±7,7	36,6±5,5	21,2±1,6	20,0±2,3	10,0±3,5	8,8±1,0	20,7±1,6	15,5±1,2
2009								
6:00	37,8±4,0	46,4±2,5	24,0±2,0	29,3±1,1	5,9±1,1	9,6±1,4	6,3±1,0	7,2±1,8
12:00	35,5±3,0	52,0±2,4	26,0±1,1	34,3±1,0	4,3±0,8	9,3±1,0	6,1±0,3	6,9±0,1
18:00	40,6±4,1	53,9±3,0	27,9±1,9	35,2±1,1	6,0±0,9	12,1±1,1	6,7±0,7	6,6±0,8
24:00	45,0±2,9	45,9±0,3	32,1±0,9	28,4±0,9	7,1±1,0	10,0±1,1	5,8±0,1	7,5±1,7
2010								
6:00	67,4±7,0	66,8±2,6	18,0±0,7	25,4±2,0	8,5±1,8	23,8±2,2	10,0±0,1	7,8±1,1
14:00	71,4±4,1	62,0±0,8	20,3±1,0	24,0±1,6	11,0±0,6	24,2±2,1	13,3±1,4	5,5±1,5
18:00	67,4±2,9	62,3±2,5	21,0±0,8	22,0±3,3	14,1±2,0	26,4±1,4	13,4±0,8	10,7±1,8
23:00	69,5±1,9	38,2±5,0	19,3±1,0	23,2±0,9	9,7±0,7	24,5±0,7	10,5±1,0	10,8±0,3

погодных условий (табл. 3). Так, количество ГЛ у С-растений 2007 и 2010 гг. было максимальным в послеполуденное время, а в 2009 г. в ночное. Характер суточной динамики ГЛ у обоих фенотипов растений подобен динамике общих липидов, но в 2010 г. суммарное количество ГЛ в растениях было меньше, чем в 2007 и 2009 гг. Следует отметить, что при наименьшем количестве часов солнечного сияния (2009 г.) наблюдались самые большие различия в содержании ГЛ между С- и Т-растениями.

Количество ФЛ у С-растений, как правило, ниже, чем у Т-растений (табл. 2). Максимальное содержание ФЛ наблюдалось во второй половине дня. Наибольшее количество ФЛ было отмечено в более засушливом 2010 г., причем у Т-растений их было вдвое выше, чем у С-растений.

Фракционный состав ФЛ был более стабильным, чем ГЛ. Содержание НЛ в большей степени зависело от погодных условий, чем от времени суток (табл. 2). Так, в условиях наиболее близких к среднегодовым (2007 г.) количество НЛ у С-, и у Т-растений было выше, чем в дождливый (2009) и аномально засушливый (2010) годы в 1,6-2,9 и 1,5-1,9 раз соответственно. Содержания НЛ у обоих фенотипов растений в 2009 г. и у Т-растений в 2007 г. мало изменялись в течение дня. В то же время, в листьях растений, обитающих на открытом участке и получающих больше света, содержание НЛ в 2007 г. снижалось, а в 2010 г. – возрастало в послеполуденные часы.

Изменение содержания индивидуальных классов фосфолипидов

Структурно-функциональные свойства липидов и их локализация внутри клетки различаются. ГЛ локализованы в хлоропластах, а большая часть ФЛ является компонентами мембран наружной плазмалеммы и эндомембран. Качественный состав ФЛ у растений *P. media*, произрастающих в условиях Южного Тимана, не имел принципиальных отличий от состава ФЛ других фотосинтезирующих организмов и включал следующие компоненты: фосфатидилхолины (ФХ) (1,3-6,0 мг/г), фосфатидилэтаноламины (ФЭ) (0,7-2,9 мг/г), фосфатидилглицерины (ФГ) (0,9-5,3 мг/г), фосфатидилинозитолы (ФИ) (0,5-1,5 мг/г), фосфатидные кислоты (ФК) (0,0-2,7 мг/г), дифосфатидилглицерины (ДФГ) (0,1-0,6 мг/г сухой массы). Доля первых трех липидов обычно составляет более 70 % от суммы ФЛ, поэтому их можно отнести к основным ФЛ. Оставшиеся компоненты считают минорными. Мы проанализировали суточные и годовые изменения в содержании доминирующих в количественном от-

ношении компонентов ФХ, ФЭ и ФГ (рисунок).

В 2007 г. ФХ были преобладающими липидами в составе световых и теневых растений, но у световых их содержание выше, чем у теневых. Максимальные количества ФХ приходятся на утреннее и дневное время. Такая же динамика характерна и для других главных ФЛ. В аномально влажном и прохладном 2009 г. Различия в содержании этого класса ФЛ между С- и Т-растениями менее выражены. В засушливом 2010 г. минимальное количество ФХ и ФЭ наблюдали в послеполуденные часы (14 ч), к вечеру (18 ч) отмечалось их значительное увеличение. Причем, динамика содержания ФХ и ФЭ была одинаковой как для С-, так и для Т-растений. Значительным отличием в содержании главных ФЛ в листьях растений 2010 г. было большее количество ФГ у Т-растений, по сравнению с С-растениями.

Из минорных компонентов ФЛ, стоит отметить ФК, уровень которых зависел от фенотипа, времени суток и года исследований (табл. 4). Например, в 2007 г. максимальное содержание ФК в листьях С-растений было отмечено в дневное, а у Т-растений – в вечернее время. В 2009 г. содержание ФК в период 6-18 ч практически не менялось, однако к вечеру возрастало в 1,3-1,4 раза у обоих фенотипов растений. Наибольшее содержание ФК (2,1-2,7 мг/г сухой массы) за все 3 года исследования отмечены в листьях С-растений в 2010 г. При этом, концентрация ФК в листьях Т- и С-растений различались в 1,3-2,6 раз.

Изменение состава жирных кислот

В составе ЖК листьев *P. media* идентифицировано около 20 компонентов. Для удобства анализа все ЖК распределили на несколько групп в зависимости от длины углеводородной цепи: ЖК с длиной цепи менее 16 атомов С, ЖК – 16-18 атомов С, ЖК – 20 и более атомов С; и в зависимости от степени ненасыщенности: насыщенные ЖК (НЖК) - двойные связи отсутствуют и ненасыщенные (ННЖК). Динамика содержания основных групп ЖК представлена в таблице 5. Среди ЖК листьев *P. media* кислоты C_{16} и C_{18} ряда составили более 90 %. Листья растений характеризовались сравнительно невысоким содержанием ЖК с короткой углеводородной цепочкой (1,5-6,9%) и ЖК с длиной цепи более 20 атомов С (1,0-3,1%). Сумма ННЖК составляла 60,5-76,8% и была представлена, в основном, кислотами C_{18} ряда. Бóльшее содержание ННЖК было характерно для растений, собранных в прохладном 2009 г., а различия в содержании ЖК в зависимости от световых условий были отмечены 2007 г.

Более информативной характеристикой ненасыщенности ЖК считают ИНЖК, который

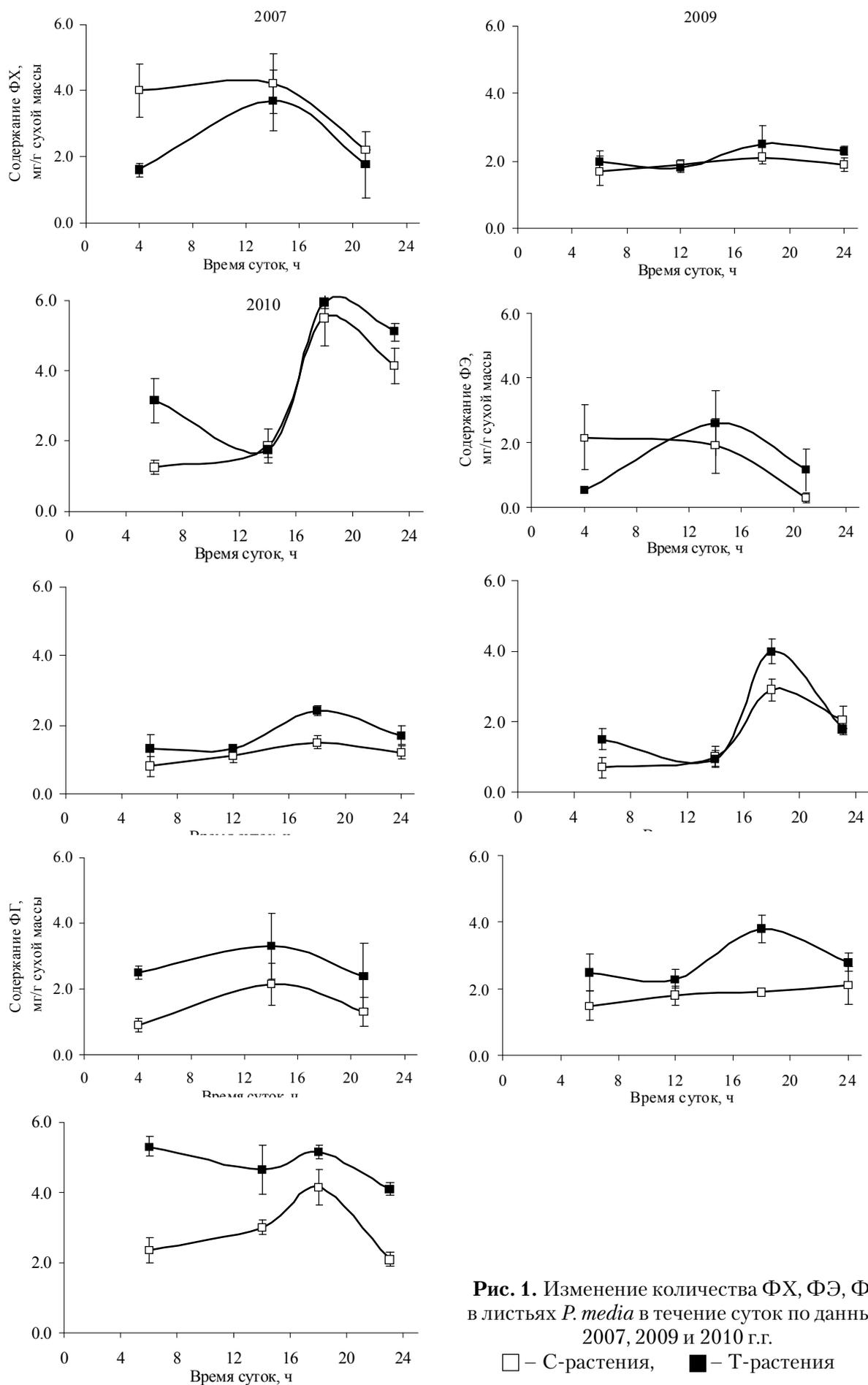


Рис. 1. Изменение количества ФХ, ФЭ, ФГ в листьях *P. media* в течение суток по данным 2007, 2009 и 2010 г.г.
 □ – С-растения, ■ – Т-растения

учитывает вклад кислот в зависимости от длины цепи и количества двойных связей. Эта величина согласно данным таблицы 5, также была максимальной у растений, выросших на свету в 2009 г. В этот год различия ИН между растениями световыми (1,85-2,05) и теневыми (1,93-1,99) были минимальны. В условиях 2007 г., характеризующихся более теплой температурой, обеспеченностью солнечным светом и влагой, ИН ЖК у световых растений был ниже (1,49-1,71) в сравнении с растениями, выросшими в тени (1,56-1,79).

Биосинтез ННЖК, таких как олеиновая ($C_{18:1}$), линолевая ($C_{18:2}$) и линоленовая ($C_{18:3}$), у большинства видов высших растений осуществляется с участием ацил-липидных десатураз, обеспечивающих образование двойных связей в углеводородных цепях ЖК типа C_{18} (Лось, 2001). По данным литературы оценка активности ЖК десатураз с помощью стеариол- (SRD), олеил- (ORD) и линолеил- (LDR) десатуразных отношений позволяет в определенной мере судить о механизмах синтеза и роли ненасыщенных ЖК в устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям [1]. Активность ацил-липидной 9 десатуразы, обеспечивающей введение первой двойной связи в стеариновую кислоту ($C_{18:0}$), которая оценивается по стеариол – (SRD) десатуразному отношению, была более высокой в 2007 г. Активность 6- десатуразы, ответственной за введение второй двойной связи, была выше в 2009 г. Иными словами, превращение олеиновой кислоты в линолевую протекало интенсивнее в 2009 г. В целом можно видеть, что активность 6 и 3 десатураз выше, чем активность 9 десатуразы (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фосфолипиды являются главными липидами плазмалеммы и других непластидных эндомембран, и одними из первых реагируют на изменения в среде обитания. Действие различных физических и химических факторов приводит к

освобождению из ФЛ плазмалеммы ФК, которая выступает в роли вторичного посредника, передающего сигнальный импульс на протеинкиназы и затем на факторы регуляции транскрипции, вызывая в конечном итоге экспрессию защитных генов [11]. Лучшими субстратами для фосфолипаз являются ФХ, ФЭ и ФГ [23]. Снижение уровня ФХ и ФЭ, наблюдаемое в полуденное время в растениях, собранных во влажный и аномально засушливый годы, по-видимому, свидетельствует об активации фосфолипазы D, сигнализирующей об избытке света и тепла (2010 г.) или, наоборот, о недостатке света (2009 г.). Ответной реакцией на этот сигнал стало усиление восстановительных процессов, о чем свидетельствует увеличение количества ФХ и ФЭ в последующий период (18.00 ч). Нельзя исключать также возможность снижения метаболической активности, которая происходит у растений при стрессе. Подобные стратегии были описаны для растений средиземноморского климата в условиях засухи [13].

Модификации пула ЖК отводят ведущую роль в адаптации организмов к условиям обитания. В литературе имеются данные, указывающие на значение количественных и качественных изменений ЖК для репарации ФС II при ингибировании [20]. Нами установлено влияние световых и температурных условий на комплекс ЖК листьев *P. media*. Так, превращение олеиновой ЖК в линолевую и линолевой ЖК – в линоленовую (ODR=0,96 и LDR=0,76) протекало интенсивнее в 2009 г., который отличался более низкой температурой в период вегетации. Такая динамика ORD подтверждает, что экспрессия генов ацил-липидной 6 десатуразы зависит от температуры. Наибольшее содержание НЖК наблюдали в листьях световых растений в 2007 г. Следует подчеркнуть, что в условиях приближенных к норме, различия в составе ЖК между С- и Т-растениями были более выражены, чем у растений этих экотипов, выросших в засушливый и влажный годы.

Полученные результаты свидетельствуют о

Таблица 4. Изменение количества ФК (мг/г сухой массы) в листьях *P. media* в течение суток по данным 2007, 2009 и 2010 г.г.

Время суток, ч	2007 г.		2009 г.		2010 г.	
	С-растения	Т-растения	С-растения	Т-растения	С-растения	Т-растения
4-6	1,3±0,1	1,6±0,1	0,9±0,0	1,0±0,1	1,4±0,1	2,5±0,1
12-14	1,1±0,1	1,9±0,2	0,7±0,1	0,9±0,1	1,3±0,1	2,7±0,2
18	-	-	0,9±0,0	1,2±0,1	1,6±0,1	2,1±0,1
21-24	1,8±0,2	1,5±0,1	1,3±0,1	1,5±0,1	1,0±0,1	2,6±0,1

Таблица 5. Динамика содержания основных групп ЖК липидов и активность ацил-липидных десатураз *P. media*

Показатель	Содержание ЖК, % от суммы					
	С-растения			Г-растения		
	4-6 ч	12-14 ч	21-24 ч	4-6 ч	12-14 ч	21-24 ч
2007						
∑ C _{<16} ЖК	6,90	3,55	4,25	4,30	2,80	5,30
∑ C ₁₆₋₁₈ ЖК	90,70	95,20	94,80	93,95	95,85	91,60
∑ C _{20-C>20} ЖК	2,40	1,25	0,95	1,75	1,35	3,10
∑ НЖК	39,45	37,35	32,05	29,35	30,30	37,20
∑ ННЖК	60,55	62,65	67,95	70,65	69,70	62,80
ИН	1,49	1,48	1,71	1,77	1,79	1,56
SDR	0,56	0,64	0,68	0,59	0,67	0,57
ODR	0,89	0,85	0,93	0,95	0,92	0,93
LDR	0,70	0,64	0,73	0,76	0,73	0,73
2009						
∑ C _{<16} ЖК	2,40	2,20	1,70	1,45	1,75	1,55
∑ C ₁₆₋₁₈ ЖК	94,75	95,75	95,50	96,00	95,45	94,15
∑ C _{20-C>20} ЖК	2,85	2,05	2,80	2,55	2,80	4,30
∑ НЖК	28,50	23,20	24,40	24,75	26,25	26,60
∑ ННЖК	71,50	76,80	75,60	75,25	73,75	73,40
ИН	1,85	2,05	1,99	1,99	1,93	1,93
SDR	0,49	0,52	0,52	0,47	0,51	0,44
ODR	0,96	0,97	0,96	0,97	0,96	0,96
LDR	0,71	0,76	0,73	0,74	0,71	0,70
2010						
∑ C _{<16} ЖК	2,65	2,30	2,10	1,50	1,60	1,80
∑ C ₁₆₋₁₈ ЖК	94,40	95,85	96,00	95,95	96,60	94,80
∑ C _{20-C>20} ЖК	2,95	1,85	1,90	2,55	1,80	3,40
∑ НЖК	30,75	29,20	30,10	26,45	26,00	30,00
∑ ННЖК	69,25	70,80	69,90	73,55	74,00	70,00
ИН	1,70	1,78	1,75	1,88	1,89	1,77
SDR	0,58	0,62	0,61	0,54	0,55	0,51
ODR	0,92	0,92	0,92	0,95	0,95	0,94
LDR	0,71	0,71	0,71	0,72	0,73	0,70

динамичности состава мембранных липидов в зависимости от времени суток, погодных условий и типа местообитания. Способность к морфологическим, функциональным и структурным изменениям клетки обеспечивает устойчивость растений подорожника к произрастанию на Южном Тимане, широкому географическому распространению, а также к кратковременным и продолжительным колебаниям факторов среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород центральной сибери в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2009. № 2. С. 71-76.
2. Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4: Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть 1)

- / СВ. [под ред. Дегтевой]. Сыктывкар, 2006. 272 с.
3. Головкин Т.К., Дальке И.В., Захожий И.Г., Дымова О.В., Табаленкова Г.Н. Функциональная пластичность и устойчивость фотосинтетического аппарата *Plantago media* L. к фотоингибированию. 1. Влияние световых условий местообитания на структуру, пигментный комплекс и фотосинтез листьев // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 4. С. 490-501.
 4. Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Розенцвиг О.А., Богданова Е.С. Суточная динамика содержания липидов в листьях *Plantago media* L. // VII Съезд ОФР России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий». Нижний Новгород, 2011. Тез. Док. С. 199-200.
 5. Гребенкина Т.М., Нестеров В.Н., Розенцвиг О.А., Богданова Е.С. Липиды листьев *Plantago Media* L // Известия Самарского НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 5. С. 130-133.
 6. Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ, и идентификация липидов. М: Мир, 1975. 322 с.
 7. Кособрухов А.А. Активность фотосинтетического аппарата при периодическом повышении концентрации CO₂ // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 1. С. 8-16.
 8. Лакш Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
 9. Лось Д.А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163-198.
 10. Османова Г.О. Экобиоморфология и структура ценопопуляций видов рода *Plantago* L. (*Plantaginaceae* Juss.) // Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. 2009. 37 с.
 11. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука, 2002. 294 с.
 12. Шишкин Б.К. Род 1381. Подорожник - *Plantago* L. Флора СССР. В 30-ти томах / Начато при руководстве и под главной редакцией акад. В.Л. Комарова. Л.: Издательство Академии Наук СССР. 1958. Т. XXIII. 148 с.
 13. Grammatikopoulos G., Manetas Y. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance // Can. J. Bot. 1994. V. 72. P. 1805-1811.
 14. Harwood J.L. Environmental factors which can alter lipid metabolism // Progr. Lipid Res. 1994. V.33, № 1/2. P. 193-202.
 15. Kuiper P.J. Environmental Changes and Lipid Metabolism in Higher Plants // Plant Physiol. 1985. V. 64. P. 118-122.
 16. Kuiper D., Smid A. Genetic Differentiation and Phenotypic Plasticity in *Plantago major* ssp. *major*. 1. The Effect of Differences in Level of Irradiance on Growth, Photo-synthesis, Respiration and Chlorophyll Content // Physiol. Plant. 1985. V. 60. P. 520-528.
 17. Lambers H., Posthumus F., Stulen I., Lanting I., van de Dijk S.J., Hofstra R. Energy Metabolism of *Plantago major* ssp. *major* as Dependent on the Supply of Mineral Nutrients // Physiol. Plant. 1981. V. 51. P. 245-252.
 18. Lyons J.M., Weaton T.A., Pratt Y.K. Relationship between the Physical Nature of Mitochondrial Membranes // J. Plant Physiol. 1994. V. 143. P. 399-406.
 19. Mudrik V., Kosobrukho A., Knyazeva I., Pigulevskaya T. Changes in the Photosynthetic Characteristics of *Plantago major* Plants Caused by Soil Drought Stress // Plant Growth Regul. 2003. V. 40. P. 1-6.
 20. Murata N., Takahashi M. S., Nishiyama Y, Allakhverdiev S.I. Photoinhibition of Photosystem II under Environmental Stress // Biochem. Biophys. Acta. 2007. V. 1767. P. 414-421.
 21. Siegenthaler P.-A., Tremolieres A. Role of Acyl Lipids in the Function of photosynthetic membranes in Higher Plants // Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics / Eds Siegenthaler P.-A., Tremolieres A. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. P. 145.
 22. Vaskovsky V.T., Latyshev N.A. Modified Jungnickels Reagent for Detecting Phospholipids and Other Phosphorus Compounds on Thin-layer Chromatograms // J. Chromatogr. 1975. V. 115. P. 246-249.
 23. Wang X., Devaiah S.P., Zhang W., Welti R. Signaling Functions of Phosphatidic Acid // Prog. Lipid Res. 2006. V. 45. P. 250-278.
 24. Zunzunegui M., Barradas M.C.D., Alvarez-Cansino A.-L., Esquivias M.P., Novo F.G. Seasonal physiological plasticity and recovery capacity after summer stress in Mediterranean scrub communities // Plant Ecol. 2011. V. 212. P. 127-142.

INFLUENCE OF SHORT-TERM AND LONG FLUCTUATIONS OF FACTORS OF ENVIRONMENT ON THE CONTENT OF LIPIDS *PLANTAGO MEDIA* L. IN THE CONDITIONS OF SOUTHERN TIMAN

© 2012 O.A. Rozentsvet¹, V.N. Nesterov¹, E.S. Bogdanova¹, T.M. Grebenkina¹, T.K. Golovko²,

¹ Institute of Ecology of the Volga Basin Russian Academy of Science, Togliatti

² Institute of Biology, Ural Branch, Russian Academy of Science, Syktывkar

There were studied the influence of short-term (twenty-four hours) and long-term (annual weather conditions) fluctuations of environmental factors (temperature and light condition, provision with moisture) on the content of phospholipids and fatty acids of plants *Plantago media* L., growing in the Southern Timan. There were analyzed the plants of two ecotypes: the one from the open well lit site – C-plant, and another plants from dense herbage – T-plant. Stability of qualitative content of lipids and fatty acids in leaves of plants is shown. At the same time, changes in maintenance and correlation of separate lipids under the influence of external conditions are revealed. Environmental conditions exerted more expressed impact on the leaves lipids of light plants, than the shadow ones. The received results prove the dynamism of content of membrane lipids depending on part of day, weather conditions and habitat type.

Key words: *Plantago media*, phospholipids, fatty acids, environmental factors.

Olga Rozentsvet, Doctor of Biology, Leading Research Fellow.

E-mail: olgarozen@pochta.ru

Victor Nesterov, Candidate of Biology, Associate Research Fellow. E-mail: nesvik1@mail.ru

Elena Bogdanova, Candidate of Biology, Associate Research Fellow. E-mail: matane4ka@yandex.ru

Tatyana Grebenkina, Applicant

Tamara Golovko, Doctor of Biology, Professor.

E-mail: directorat@ib.komisc.ru