

УДК 581.1

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ МЕМБРАННЫХ ГЛИЦЕРОЛИПИДОВ ДИКОРАСТУЩИХ ГАЛОФИТОВ В УСЛОВИЯХ ПРИЭЛЬТОНЬЯ

© 2013 О.А. Розенцвет, Е.С. Богданова, В.Н. Нестеров

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Поступила 21.03.2013

Исследована экологическая пластичность мембранных глицеролипидов надземной части дикорастущих галофитов, произрастающих в биотопах с различным уровнем засоления и увлажнения почвы. Показано, что у облигатных галофитов количество накапливаемых липидов определяется видовыми особенностями и является величиной, зависимой от стадии онтогенеза и условий произрастания. Установлено, что такие показатели, как содержание МГДГ и ДГДГ в пуле ГЛ, содержание ФХ в пуле ФЛ являются «жесткими», то есть непластичными, содержание суммарных липидов, СХДГ, ФГ – умеренно пластичными, а содержание мембранных липидов среди суммарных липидов, а также содержание ФЭ – высоко пластичными.

**Ключевые слова:** галофитная растительность, мембранные глицеролипиды, пластичность.

### ВВЕДЕНИЕ

Известно, что галофитная растительность составляет лишь 2% от всех наземных видов растений [11]. Тем не менее, растительные ресурсы галофитов природной флоры являются не только источником лекарственного и масличного сырья, но и растений – биомелиораторов в практике сельского хозяйства аридных территорий [9]. Галофиты предпочитают селиться на засоленных почвах, солончаках, солонцах. Благодаря наличию ряда наследственно закрепленных морфологических и физиологических особенностей они устойчивы к повышенной концентрации солей в среде. Среди галофитов выделено четыре группы растений: соленакапливающие, солевывделяющие, соленепроницаемые и локализирующие соли в специальных структурных образованиях [3]. Семейство *Chenopodiaceae* является одним из наиболее солеустойчивых растений [12]. Повышенное содержание солей в почве благоприятно сказывается на их развитии и накоплении биомассы [13]. У данного семейства свойством галофильности обладают большей частью соленакапливающие представители и реже – солевывделяющие. Однако, такие семейства как *Plumbaginaceae* и *Asteraceae* также могут переносить высокие концентрации солей в почве.

Способность произрастать на засоленных субстратах определяется солеустойчивостью. Механизмы солеустойчивости разнообразны: ограничение поступления ионов солей в побеги и перенос корнями обратно во внешнюю среду; концентрирование ионов в старых листьях и выделение в солевые железы или на поверхность листьев;

изолирование в вакуолях [17]. Одним из регуляторных механизмов поддержания оптимальных концентраций ионов солей в растительной клетке является модификация мембранных структур всех субклеточных компартментов, связанная с изменением скорости и направленности метаболизма входящих в их состав липидов. В частности показано, что накопление ионов солей воздействует на активность липид-синтезирующих ферментов хлоропластов – галактозил трансферазы и ацилазы, что приводит к некоторым изменениям в составе гликоглицеролипидов (ГЛ) [2]. На примере корневых клеток одного из сортов сои, чувствительных к избыточному засолению, установлено, что при солевом стрессе уменьшается уровень фосфорсодержащих глицеролипидов (ФЛ) и увеличивается степень насыщенности жирных кислот (ЖК) [23]. Солеустойчивость растений рода *Plantago* ассоциируется с увеличением содержания холестерина и редукцией – ситостерина [18]. При анализе состава липидов вакуолей галофита *Suaeda maritima* было показано, что степень насыщенности ЖК важна для компартиментализации NaCl: чем выше уровень насыщенных ЖК, тем ниже пассивный транспорт катионов через мембраны [19]. При сравнении состава липидов листьев у разных по солеустойчивости растений было обнаружено, что с увеличением солетолерантности увеличивается соотношение ГЛ/ФЛ [16]. Несмотря на достаточно обширные литературные данные, остается много нерешенных проблем. Так недостаточно изучена роль липидов мембран в стратегии соленакопления растений; мало изучена изменчивость содержания общих липидов и отдельных липидных компонентов в фотосинтезирующих органах дикорастущих галофитов под влиянием факторов среды. Эти вопросы связаны с пластичностью или статичностью структурообразующих компонентов клетки, таких как биологические мембраны, у разных функциональных типов растений.

---

Розенцвет Ольга Анатольевна, доктор биологических наук, olgarozen55@mail.ru; Богданова Елена Сергеевна, кандидат биологических наук, cornales@mail.ru; Нестеров Виктор Николаевич, кандидат биологических наук, nesvik1@mail.ru

Пластичность любого организма зависит от факторов окружающей среды [14]. Известно, например, о генетической изменчивости для обеспечения фенотипической пластичности растения внутри популяции [26]. Пластичность растений чаще всего связывают с изменением морфометрических параметров отдельных частей растений [10]. Однако изменение морфометрических признаков основано на физиологической и биохимической пластичности растений, которая проявляется в адаптивном изменении химического состава, как результат изменения интенсивности таких важнейших процессов, как фотосинтез, дыхание, газообмен, транспирация, а также биосинтез хлорофилла и других фотосинтетических пигментов [10, 14, 25]. С этой точки зрения изменчивость липидов - одного из ключевых компонентов биологических мембран, также может характеризовать функциональную пластичность растений. Ранее нами показана специфичность состава мембран галофитов с различными механизмами регуляции солевого обмена в зависимости от абиотических факторов среды [7].

Цель работы – изучить экологическую (сезонную и видовую) пластичность мембранных глицеролипидов в наземной части дикорастущих галофитов в условиях Приэльтонья.

#### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования были выбраны *Salicornia perennans* Willd., *Suaeda salsa* (L.) Pall., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. из семейства *Chenopodiaceae* и *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze из семейства *Plumbaginaceae*. Растительный материал отбирали в первой декаде каждого летнего месяца 2011 г. в первой половине дня на экспериментальных площадках (20 x 20 м), расположенных в дельте рек Большая Сморогда (49°07'с.ш., 46°50'в.д.), Чернавка (49°12'с.ш., 44°40'в.д.), Ланцуг (49°12'с.ш., 46°38'в.д.). Район исследования находится в северной части Прикаспийской низменности (Волгоградская обл.), характеризуется близостью залегания грунтовых вод, засоленностью почвогрунтов, что обуславливает формирование солончаковости и солонцеватости почв и определенного типа растительности [6].

Для биохимических анализов использовали листья по одному из 15 – 20 растений. Среднюю часть листьев или побегов (в случае с *Salicornia perennans*), собранных с одной площадки, измельчали, из объединенной биомассы составляли три независимых биологических пробы (2-4 г сырой массы), деферментатировали кипящим изопропанолом и до анализа хранили в темном холодном месте. Одновременно отбирали пробы почвы на глубине 15-20 см для определения ки-

слотности, влажности и минерального остатка почвенной вытяжки [1].

Липиды экстрагировали трижды смесью хлороформа и метанола (1 : 2, v/v) с одновременным механическим разрушением тканей [4,9]. Количество общих липидов определяли гравиметрически после полного удаления растворителей.

Разделение липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) на пластинках 10 × 10 или 6 × 6 см с закрепленным слоем силикагеля. Для разделения гликолипидов (ГЛ) использовали одномерную ТСХ в системе растворителей – ацетон : бензол : вода (91 : 30 : 8) и 5%-ный раствор  $12\text{MoO}_3 \times \text{H}_3\text{PO}_4$  в этаноле для их проявления. Количество ГЛ определяли на денситометре Sorbfil (Россия). Для построения калибровочных кривых использовали моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ) (“Larodan”, Швеция). Разделение фосфолипидов (ФЛ) проводили методом двумерной ТСХ с использованием систем растворителей: первое направление – хлороформ : метанол : бензол : аммиак (130 : 60 : 20 : 12), второе – хлороформ : метанол : бензол : ацетон : уксусная кислота (140 : 60 : 20 : 10 : 8). Проявляли 10%-ным раствором  $\text{H}_2\text{SO}_4$  в метаноле при нагревании до 180°C в течение 15 мин. Количество ФЛ определяли по содержанию неорганического фосфора с последующим перерасчетом на молекулярные массы липидов [4, 24].

Коэффициент вариации ( $C_v$ ) рассчитывали в % по формуле:

$$C_v = \frac{S_x}{A} \times 100$$

где  $A$  – среднее значение показателя;  $S_x$  – стандартное отклонение от среднего. Результаты представлены в виде  $M \pm m$ , где  $M$  – средняя арифметическая,  $m$  – стандартная ошибка. Достоверность различий оценивали с использованием непараметрического критерия Стьюдента при уровне значимости  $p < 0.05$  [5]. Для статистической обработки использовали программы Statistica 6.0 for Windows, Microsoft Excel 2007.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные растения в систематическом плане представляют два семейства (*Chenopodiaceae* и *Plumbaginaceae*), а в зависимости от типа соленакопления относятся к эугалофитам – *S. perennans*, *S. salsa*, *H. strobilaceum*, *P. oppositifolia* и криногалофитам – *L. gmelinii*. В таблице 1 представлена характеристика микроклиматических и эдафических условий в местах отбора галофитов.

Из приведенных данных можно видеть, что условия среды в местах произрастания растений различались по уровню увлажненности и солёности почвы, а также температурному режиму. Эти характеристики менялись в течение сезона вегетации растений. В июле и августе наиболее увлажненная почва была на р. Ланцуг. В эти же месяцы были зарегистрированы самые высокие (29–

36°C) и низкие (15–22°C) температуры воздуха. В течение летних месяцев менялся также уровень солености почвы. Например, в июне на р. р. Чернавка и Ланцуг соленость не превышала 0,5 г/л, а к июлю этот показатель увеличивался ~ на 40%.

Пластичность липидов оценивали для таких параметров, как количество суммарных липидов, количество мембранных глицеролипидов – сумма ФЛ и ГЛ, а также индивидуальных ГЛ и ФЛ. Результаты показали, что суммарное содержание липидов в надземной части галофитной расти-

тельности варьировало от 2,7 до 16,2 мг/г сырой массы в зависимости от условий произрастания растений и времени вегетации (табл. 2). В листьях криногалофита *L. gmelinii* эта величина на протяжении всего времени наблюдения была в 2-5 раз больше по сравнению с эугалофитами. Для большинства видов, за исключением *H. strobilaceum*, отмечено увеличение количества суммарных липидов к концу лета по сравнению с июнем и июлем.

**Таблица 1.** Характеристика условий произрастания галофитов

Река	Влажность почвы, %			Соленость почвы, г/л			Температура воздуха, °С		
	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август	Июнь	Июль	Август
Б. Сморогда	13,4	11,7	15,6	1,0	1,4	1,0	24	32	15
Чернавка	17,6	15,0	15,2	0,3	1,3	0,8	25	29	15
Ланцуг	10,1	23,9	36,0	0,2	1,3	0,9	27	36	22

**Таблица 2.** Содержание и вариативность суммарных липидов в надземной части галофитов

Виды растений	Период отбора растений					
	Июнь		Июль		Август	
	A	Cv	A	Cv	A	Cv
<i>H. strobilaceum</i>	6,7±0,6	10,7	6,5±2,3	35,9	4,3±0,5	11,5
<i>P. oppositifolia</i>	5,3±0,6	12,6	5,2±1,3	26,6	12,5±2,6	21,0
<i>S. perennans</i>	2,7±0,6	25,3	3,9±0,7	19,6	11,2±2,2	20,4
<i>S. salsa</i>	4,8±1,4	29,7	4,0±1,1	29,6	5,5±1,1	20,3
<i>L. gmelinii</i>	8,1±1,7	21,3	8,9±1,0	11,5	16,2±1,4	27,1

Примечание: A – среднее значение, мг/г сырой массы; Cv – коэффициент вариации, %

Учитывая неоднородность условий обитания, были рассчитаны коэффициенты вариации (Cv) количества суммарных липидов. Оказалось, что вариативность этого показателя была видоспецифичной и менялась в зависимости от времени вегетации растений. Так в листьях эугалофитов *H. strobilaceum* и *P. oppositifolia* в июле Cv составлял 35,9 и 26,6, а в июне – 10,7 и 12,6% соответственно, что говорит о том, что в июле содержание суммарных липидов в большей степени зависело от условий обитания, чем в июне. В надземной части *S. perennans* и *S. salsa* отмечен меньший размах вариации суммарных липидов в течение всего периода наблюдений (Cv = 19,6-25,3 и 20,3-29,7). У единственного представителя криногалофитов *L. gmelinii* количество суммарных липидов было наиболее стабильным в июле (Cv = 11,5%) и более вариативным в начале и конце лета (Cv = 21,3 и 27,1%, соответственно) (табл. 2).

Известно, что солеустойчивость растения меняется в онтогенезе, при этом наименьшая солеустойчивость отмечается у молодых растений, при формировании вегетативной массы солеустойчивость повышается, при переходе к бутонизации она опять понижается, а после цветения – повышается [3]. Представленные виды являются облигатными галофитами, их солеустойчивость в естественных для них условиях не вызывает сомнения. Однако полученные данные свидетельствуют о том, что и у истинных дикорас-

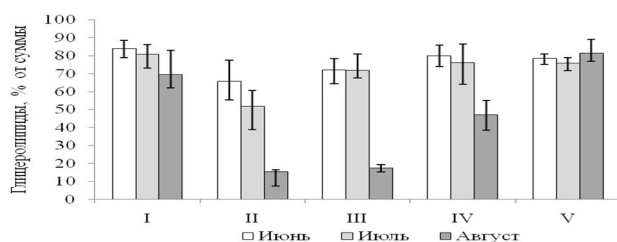
тущих галофитов количество накапливаемых липидов определяется видовыми особенностями и является величиной зависимой от стадии онтогенеза и условий произрастания.

Мембранные глицеролипиды, которые являются главными компонентами матрицы биологических мембран, составляли 25-80% от суммы липидов. Остальную часть суммарных липидов представляли запасные липиды. Данные рис. 1 показывают, что для всех видов соленакопителей, в той или иной степени, характерно снижение вклада мембранных глицеролипидов в общий липидный пул в течение лета.

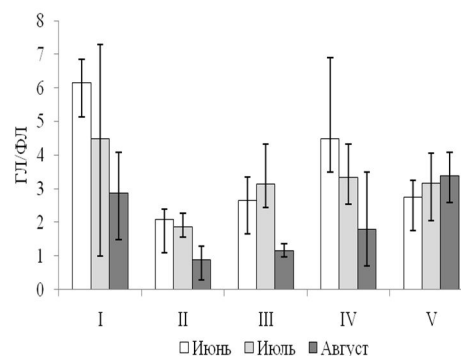
Особенно резко снижалось их содержание в августе в листьях эугалофитов *P. oppositifolia*, *S. perennans*, в среднем более чем в 4 раза по сравнению с июнем. В отличие от них у представителя группы криногалофитов *L. gmelinii* содержание мембранных липидов практически не зависело от стадии вегетации. Такая существенная разница связана, на наш взгляд, не с различиями в регуляции соленакопления, хотя и этот факт нельзя исключать, а скорее с тем, что у исследованных эугалофитов, начиная с июля, на листьях формируются генеративные органы, которые как правило обогащены запасными липидами. В результате относительное содержание мембранных липидов в пуле суммарных липидов постепенно снижается.

Как отмечалось выше, важной характеристикой солеустойчивости растений является соотношение ГЛ и ФЛ. Временная и

видовая вариативность этого показателя представлена на рис. 2.



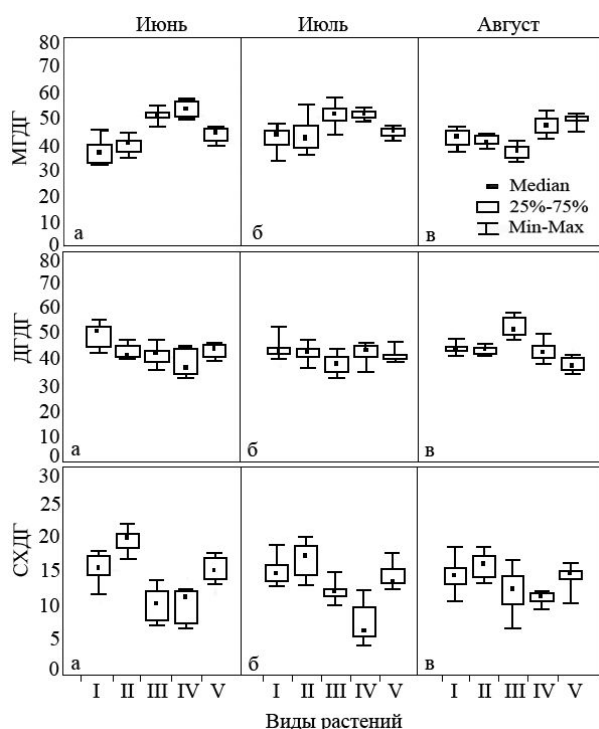
**Рисунок 1.** Содержание мембранных глицеролипидов в наземной части галофитов. На оси абсцисс: I – *H. strobilaceum*, II – *P. oppositifolia*, III – *S. perennans*, IV – *S. salsa*, V – *L. gmelinii*



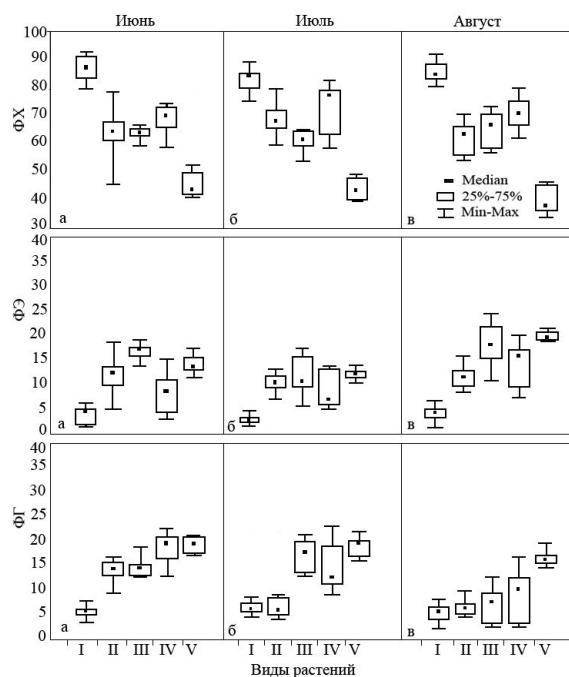
**Рисунок 2.** Соотношение мембранных глико- (ГЛ) и фосфоглицеролипидов (ФЛ) в наземной части галофитов. На оси абсцисс: I – *H. strobilaceum*, II – *P. oppositifolia*, III – *S. perennans*, IV – *S. salsa*, V – *L. gmelinii*

**Таблица 3.** Коэффициенты вариации мембранных глицеролипидов в наземной части галофитов

Виды растений	Месяц отбора растений					
	Июнь		Июль		Август	
	ГЛ	ФЛ	ГЛ	ФЛ	ГЛ	ФЛ
<i>H. strobilaceum</i>	30,2	60,0	28,8	87,9	13,9	39,1
<i>P. oppositifolia</i>	51,3	52,5	13,6	21,9	53,2	26
<i>S. perennans</i>	53,2	28,3	26,1	11,6	26	23,3
<i>S. salsa</i>	36,5	11,6	52,3	42,1	30,5	42,4
<i>L. gmelinii</i>	17,8	11,2	14,1	38,5	42,7	34,2



**Рисунок 3.** Содержание индивидуальных гликоглицеролипидов в наземной части галофитов. На оси ординат: МГДГ – моногалактозилдиацилглицерол, ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерол, СХДГ – сульфохинозилдиацилглицерол; абсцисс: I – *H. strobilaceum*, II – *P. oppositifolia*, III – *S. perennans*, IV – *S. salsa*, V – *L. gmelinii*



**Рисунок 4.** Содержание индивидуальных фосфоглицеролипидов в наземной части галофитов. На оси ординат: ФХ – фосфатидилхолин, ФЭ – фосфатидилэтаноламин, ФГ – фосфатидилглицерол; абсцисс: I – *H. strobilaceum*, II – *P. oppositifolia*, III – *S. perennans*, IV – *S. salsa*, V – *L. gmelinii*

Судя по снижению соотношения ГЛ/ФЛ, которое характеризует соотношение пластидных и непластидных мембран, у эугаллофитов в течение лета количество ГЛ снижалось, в то время как у криногаллофита практически не менялось. Для растений *S. salsa*, *H. strobilaceum*, *S. perennans* характерны большие отклонения от средних показателей величины ГЛ/ФЛ, что говорит о большей зависимости мембранного аппарата от условий произрастания. Анализ вариативности каждого типа мембранных липидов, показал, что для большинства эугаллофитов вариативность содержания ГЛ и ФЛ выше в начале и середине лета, а для криногаллофита – в конце лета.

Проанализирована также структура и вариации пула ГЛ (рис. 3, табл. 2). Было установлено, что в надземной части всех растений содержание МГДГ и дигалактозилглицерола (ДГДГ) – основных структурных компонентов матрикса мембран тилакоидов, в течении лета менялось мало. Об этом свидетельствуют данные коэффициента вариации: величина  $C_v$ , как правило, не превышала 15%. В отличие от двух предыдущих классов липидов вариативность сульфхиновозолглицеролов (СХДГ) была более высокой. Так в листьях эугаллофитов *S. salsa*  $C_v = 33,6\%$  в середине лета, а в листьях *S. perennans* – 23,2 и 21,1% в июне и августе, соответственно. Данный тип липидов отвечает за стабильность каталитического комплекса  $CF_0-CF_1$  АТФ-синтазы [20, 21]. Можно предположить, что повышенная вариация данного типа липидов по

сравнению с другими классами ГЛ связана с участием в регуляции энергетических процессов.

Не менее важным для структурной организации фотосинтетического аппарата является единственный фосфорсодержащий липид фосфатидилглицерол (ФГ). Известно, что ФГ способствует тримеризации мономеров светособирающего комплекса, что влияет на формирование гран, а также поддержанию олигомерной структуры полипептидных комплексов реакционного центра фотосистемы II [15, 22]. Было установлено, что в течение всего времени исследования содержание ФГ во фракции ФЛ составляло от 5,9 до 19,7% (рис. 4). Менее вариативным содержанием ФГ во фракции ФЛ было у солевывделяющего растения *L. gmelinii* (максимальное значение  $C_v = 11,2$ ). Что касается эугаллофитов, то, как правило, вариативность содержания ФГ у них была более интенсивной, и увеличивалась к августу (табл. 4). В целом данные дают основание предполагать, что фотосинтетический аппарат *L. gmelinii*, представляющего солевывделяющий тип растений, менее зависим от условий произрастания, что, по-видимому, связано с их способностью регулировать солевой обмен с помощью специализированных клеток внутри солевых желез.

Среди других классов фосфорсодержащих глицеролипидов были идентифицированы фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), фосфатидилинозит, фосфатидная кислота и дифосфатидилглицерол. Все они характеризуют преимущественно непластидные мембраны. Наиболее изученными с точки зрения солеустойчивости являются ФХ и ФЭ.

**Таблица 4.** Коэффициенты вариации индивидуальных глико- и фосфоглицеролипидов галофитов

Липиды	Вид				
	<i>H. strobilaceum</i>	<i>P. oppositifolia</i>	<i>S. perennans</i>	<i>S. salsa</i>	<i>L. gmelinii</i>
Июнь					
МГДГ	13,5	7,5	3,9	4,6	5,4
ДГДГ	8,9	6,5	7,7	11,7	5,9
СХДГ	12,6	8,5	23,2	22,7	10,8
ФГ	19,1	14,4	10,8	17,3	7,7
ФХ	4,4	14,2	3,1	6,9	9,1
ФЭ	39,0	67,1	8,6	47,5	13,4
Июль					
МГДГ	11,1	8,3	7,4	2,6	4,3
ДГДГ	9,5	8,2	8,9	8,8	6,9
СХДГ	11,9	12,6	9,9	33,6	14,5
ФГ	16,4	28,1	18,5	28,9	11,2
ФХ	4,3	8,0	4,8	11,8	8,2
ФЭ	28,0	18,8	32,9	38,8	10,1
Август					
МГДГ	6,6	5,0	6,5	7,3	5,4
ДГДГ	3,5	4,3	6,9	8,1	8,4
СХДГ	13,8	12,1	21,1	6,5	15,6
ФГ	32,6	22	44,2	19,3	10,9
ФХ	3,9	7,8	8,6	7,3	12,8
ФЭ	36,7	17,8	21,3	29,5	5,5

Анализ состава ФЛ выявил определенную связь с соленакпливающим признаком: у эугалофитов содержалось в среднем в 1,5 раза больше ФХ по сравнению с криногалофитом (рис. 4). Учитывая, что ФХ локализуется на внешней стороне бислоя мембраны, а ФЭ - на внутренней, высокое содержание ФХ может говорить о большей асимметрии и кривизне мембран, и большем влиянии на структуру функциональных белков. Литературные данные показывают, что с увеличением засоленности среды наблюдается тенденция повышения соотношения ФХ/ФЭ. Это находит объяснение в том, что данные липиды различаются по строению и размеру полярной головки, а также по типу конфигураций ламеллярной и гексагональной фазы в липидном бислое. Полагают, что помимо разрыва бислоевой структуры гексагональная фаза способна инициировать образование дополнительных гидрофильных водных каналов в биологической мембране, позволяющих пассивную диффузию воды через мембраны [16]. С этой точки зрения мембраны эугалофитов *Limonium gmelinii* и *Halocnemum strobilaceum* обладают наибольшей способностью к предотвращению обезвоживания за счет пассивной диффузии воды.

Вариативность ФХ отличалась довольно узкими интервалами. Например, у *H. strobilaceum* в течение сезона вегетации  $C_v$  для ФХ варьировал в диапазоне 3,9-4,4, а у *L. gmelinii* – 8,2-12,8. Вариативность ФЭ была в 3-10 раз выше, чем в ФХ для всех видов в течение всего периода наблюдений (табл. 3).

В соответствии с литературными данными значение коэффициента вариации  $C_v$  менее 10% может служить основанием для отнесения показателя к категории “жестких” [8]. Если  $C_v > 40\%$ , то правомерно заключение об относительно высокой пластичности показателя, а при вариации  $40\% > C_v > 10\%$  - умеренно пластичной. Таким образом, такие компоненты как содержание МГДГ, ДГДГ в пуле ГЛ, содержание ФХ в пуле ФЛ являются «жесткими», то есть не пластичными, содержание суммарных липидов, содержание СХДГ, ФГ – умеренно пластичными, а содержание мембранных липидов среди суммарных липидов, а также содержание ФЭ – высоко пластичными.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ. 1970. 487 с.
2. Асилбекова Д.Т., Турсунходжаева Ф.М. Липиды листьев *Sarraris spinosa* L. // Хим. раст. сырья. 2009. № 2. С. 97-99.
3. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
4. Кейтс М. Техника липидологии. М: Мир, 1975. 322 с.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
6. Лысенко Т.М., Митрошенкова А.Е., Шарпило Н.И., Круглов А.А. Фиторазнообразие восточной Европы // Материалы к флоре Приэльтонья. 2010. № 8. С. 97-107.
7. Розенцвейг О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. Состав мембран дикорастущих галофитов с различными механизмами регуляции солевого обмена в зависимости от абиотических факторов среды // Биологические мембраны. 2013 (в печати).
8. Трахтенберг И.М., Сова Р.Е., Шефтель В.О., Онищенко Ф.А. Проблемы нормы в токсикологии. М.: Медицина, 1991. 208 с.
9. Atia A., Barhoumi Z., Mokded R. et al. Environmental ecophysiology and economical potential of the halophyte *Crithmum maritimum* L. (Apiaceae) // J. Medicinal Plants Res. 2011. Vol. 5. P. 3564-3571.
10. Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian J. Bot. 2003. Vol. 51 (4). P. 335-380.
11. Dajic Z. Salt stress // Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants / editors K.V. Madhava Rao, A.S. Raghavendra, K. Janardhan Reddy. Netherlands: Press Springer, 2006. P. 41-99.
12. Flowers T.J. Physiology of halophytes // Plant soil. 1985. Vol. 89. P. 41-56.
13. Flowers T.J., Colmer T.D. Salinity tolerance in halophytes // New Phytology. 2008. Vol. 179. P. 945-963.
14. Givnish T.J. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants // Evolutionary Ecol. 2002. Vol. 16. P. 213-242.
15. Hagio M., Sakurai I., Sato S. et al. Phosphatidylglycerol is essential for the development of thylakoid membranes in *Arabidopsis thaliana* // Plant Cell Physiol. 2002. Vol. 43 (12). P. 1456-1464.
16. Hirayama O., Mihara M. Characterization of membrane lipids of higher plants different in salt-tolerance // Agric. Biol. Chem. 1987. Vol. 51 (12). P. 3215-3221.
17. Ievinsh G. Biological basis of biological diversity: physiological adaptations of plants to heterogeneous habitats along a sea coast // Acta Univ. Latv. Biology. 2006. Vol. 710. P. 53-79.
18. Kuiper P.J.C. Environmental changes and lipid metabolism of higher plants // Physiol. Plant. 1984 (64). P. 118-122.
19. Leach R.P., Wheeler K.P., Flowers T.J., Yeo A.R. Molecular markers for ion compartmentation in cells of higher plants II. Lipid composition of the tonoplast of the halophyte *Suaeda maritima* (L.) DUM. // J. Experimen. Bot. 1990. Vol. 41. P. 1089-1094.
20. Okanenko A.A., Taran N.Y., Kosyk O.I. Plant sulfolipid. 1. Functions // Биополимери і клітина. 2008. Т. 24 (6). С. 431-440.
21. Ramani B., Zorn H., Papenbrock J. Quantification and fatty acid profiles of sulfolipids in two halophytes and a glycophyte grown under different salt concentrations // Z. Naturforsch. 2004. Vol. 59. P. 835-842.
22. 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 / editors P.-A. Siegenthaler, A. Tremolieres. Dordrecht: Publ. Kluwer Acad., 1998. P. 145-173.
23. Surjus A., Durand M. Lipid changes in soybean root membranes in response to salt treatment // J. Experimen. Bot. 1996. Vol. 47 (294). P. 17-23.

24. *Vaskovsky V.E., Latyshev N.A.* Modified jungnickel's reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin-layer chromatograms. *J. Chromatogr.* 1975. Vol. 115. P. 246-249.
25. *Youssef A.M.* Salt tolerance mechanisms in some halophytes from Saudi Arabia and Egypt // *J. Agric. Biol. Sci.* 2009. Vol. 5. P. 191-206.
26. *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. Vol. 212. P. 127-142.

## **ECOLOGICAL PLASTICITY OF MEMBRANE GLYCEROLIPIDS OF WILD HALOPHYTES IN PRIELTONYE**

**© 2013 O.A. Rozentsvet, E.S. Bogdanova, V.N. Nesterov**

Ecological plasticity of membrane Glycerolipids has been examined for wild halophytes growing in habitats with different levels of salinity and soil moisture. It was shown that in obligate halophytes the amount of lipid species is caused by the stage of ontogeny and growth conditions. It was established that such factors as the content of MGDG and DGDG in GL pool, content of PC in PL pool are "hard", that is, non-flexible; content of total lipids, SQDG, PG is moderately flexible, and the content of membrane lipids of total lipids, as well as PE content is highly flexible.

**Key words:** Halophytes, membrane glycerolipids, ecological plasticity.