

ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ВЫСШИХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО ТИМАНА

О. А. Розенцвет¹, Е. С. Богданова¹, Г. Н. Табаленкова²,
Т. К. Головко², И. Г. Захожий²

¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: olgarozen@pochta.ru

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28

Поступила в редакцию 04.02.11 г.

Эколого-биохимические свойства представителей высших споровых растений Южного Тимана. – Розенцвет О. А., Богданова Е. С., Табаленкова Г. Н., Головко Т. К., Захожий И. Г. – Изучен состав липидов и жирных кислот у четырех представителей высших споровых растений Южного Тимана: *Lycopodium annotinum* L., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Woodsia glabella* R. Br., отличающихся по таксономическому положению, принадлежности к географическому элементу флоры и экологической группе. В спектре мембранных липидов обнаружены гликолипиды, фосфолипиды и бетаиновые липиды. Показана зависимость состава липидов растений от их отношения к водному фактору. Установлено, что листья голарктического арктоальпийского вида *W. glabella* характеризовались наиболее высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот, запасных и бетаиновых липидов.

Ключевые слова: жирные кислоты, запасные липиды, мембранные липиды, Lycopodiophyta, Polypodiophyta.

Ecological and biochemical properties of some typical representatives of cryptogamic plants of Southern Timan. – Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S., Tabalenkova G. N., Golovko T. K., and Zakhzhiziy I. G. – The lipid and fatty acid composition in four representatives of higher spore plants in Southern Timan (*Lycopodium annotinum* L.), *Diphasiastrum complanatum* L. Holub, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Woodsia glabella* R. Br.) was studied. The species differ by their taxonomic position, belonging to a geographical flora element, and by their ecological group. Glycolipids, phospholipids, and betaine lipids were found in the spectra of membrane lipids. The dependence of the plant lipid composition on their relation to water factor was shown. The leaves of the Arctic-Alpine species *W. glabella* were found to be characterized by the highest content of unsaturated fatty acids, reserve and betaine lipids.

Key words: membrane lipids, neutral lipids, fatty acids, Lycopodiophyta, Polypodiophyta.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования эколого-биохимических свойств дикорастущих видов природной флоры существенно расширяют представления о механизмах адаптации растений к условиям существования, соответствии их метаболизма климату (Пьянков, Мокронос, 1993; Головко, 2005; Bazzaz, 1996). Важную роль в экологической пластичности растений играют липиды – основные компоненты мембран, обеспе-

чивающие структурно-функциональное соответствие клетки условиям среды (Harwood, 1998). Структурные и динамические характеристики липидного матрикса биологических мембран могут меняться под влиянием температуры, давления, доступности питательных веществ, pH и других факторов среды (Kuiper, 1985).

Липидная часть мембран растительных клеток содержит преимущественно полярные липиды (ПЛ), прежде всего гликолипиды (ГЛ) и фосфолипиды (ФЛ), а также стеринны (Болдырев и др., 1990; Mazliak, 1977). В составе мембранных структур многих видов криптогамных растений (водоросли, хвощи, плауны, папоротники) обнаружены липиды бетаинового типа (БЛ), одним из которых является 1,2-диацилглицерил-3-O-4'-(N,N,N-триметил) гомосерин (ДГТС) (Sato, 1992; Eichenberger, 1993; Dembitsky, 1996; Rozentsvet et al., 2000).

В отличие от мембранных ПЛ, нейтральные липиды (НЛ) более доступны как источники необходимой для метаболизма энергии и структурных элементов – глицерина, жирных кислот (ЖК), стериннов и других (Somerville et al., 2000).

Целью настоящей работы было выявить качественный и количественный состав липидов и ЖК у представителей плауновидных (Lycopodiophyta) и папоротникообразных (Polypodiophyta) растений, произрастающих на Южном Тимане, в связи с адаптацией к условиям обитания. Как известно, адаптивные реакции живых организмов направлены в первую очередь на сохранение оптимальных форм взаимодействия организма со средой обитания (Озернюк, 1992).

Южным Тиманом принято называть южную часть Тиманского кряжа, являющегося важной орографической структурой Северо-Востока Европейской части России. Южный Тиман входит в атлантико-арктическую область умеренного климатического пояса. Среднегодовая температура воздуха составляет 1.5°C, средняя температура июля равняется +15°C, продолжительность безморозного периода – 76 дней.

Район исследований относится к зоне среднетаёжных лесов (Леса Республики Коми, 1999). На многочисленных известняковых обнажениях совместно произрастают тундровые, горно-тундровые, южно-бореальные и лесостепные виды (Юдин, 1954; Биологическое разнообразие, 2006). Однако сведения о составе липидов растений данного региона и особенно видов, обитающих в атлантико-арктической области северных широт, немногочисленны. Такие данные необходимы для выявления закономерностей формирования липидного комплекса биологических мембран растений в зависимости от систематического положения вида, их приуроченности к географо-ботанической зоне и адаптации к условиям местообитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Побеги *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub (плаун сплюснутый), *Lycopodium annotinum* L. (плаун годичный), листья папоротников *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (голокучник Линнея) и *Woodsia glabella* R. Br. (вудсия голая) отбирали в утренние часы (8 – 10 ч) в первой половине июля 2007 г. на территории ботанического заказника «Сойвинский» (близ пос. Нижняя Омра) (Мартыненко, Груздев, 2008).

Образцы каждого вида (2 – 3 г сырой массы) фиксировали кипящим изопропиловым спиртом. Липиды экстрагировали по методу Блайя и Дайера (Bligh, Dyer,

1959) и идентифицировали с использованием специфических реагентов на отдельные функциональные группы (Кейтс, 1975). Разделение ФЛ проводили методом двумерной тонкослойной хроматографии (ТСХ) на стеклянных пластинках 6×6 см с закрепленным слоем силикагеля с использованием систем растворителей: первое направление – хлороформ : метанол : бензол : аммиак (130 : 60 : 20 : 12); второе направление – хлороформ : метанол : бензол : ацетон : уксусная кислота (140 : 60 : 20 : 10 : 8). Проявляли ФЛ 10%-ной H₂SO₄ в метаноле с последующим нагреванием при температуре 180°C в течение 15 мин. Количество ФЛ определяли по методу Васьяковского и Латышева (Vaskovsky, Latyshev, 1975).

Разделение ГЛ проводили методом одномерной ТСХ на пластинках 10×10 см с использованием системы растворителей – ацетон : бензол : вода (91 : 30 : 8). Проявляли ГЛ 5%-ным раствором 12MoO₃ × H₃PO₄ в этаноле с последующим нагреванием при температуре 120°C в течение 10 мин. Количество ГЛ определяли на денситометре «Sorbfil» (Россия). Для построения калибровочных кривых использовали стандарт моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ) («Larodan», Швеция).

НЛ разделяли одномерной ТСХ на пластинках с металлической основой 10×10 см («Сорбполимер», Россия) с последовательным применением систем растворителей – толуол : гексан : муравьиная кислота (70 : 30 : 0.5) и гексан : диэтиловый эфир : муравьиная кислота (60 : 40 : 1) (Кейтс, 1975). Количество НЛ определяли на денситометре «Sorbfil» (Россия), в качестве стандарта для построения калибровочных кривых использовали трипальмитат («Sigma», США).

Содержание ДГТС анализировали на спектрофотометре «Specol-11» (Чехия). Калибровочные кривые строили по предварительно выделенному и очищенному ДГТС в диапазоне 1 – 10 мкг (Rozentsvet et al., 2000).

Для анализа ЖК использовали их метиловые эфиры, которые получали кипячением с 5%-ным раствором HCl в метаноле. Полученные эфиры очищали препаративной ТСХ и анализировали на газо-жидкостном хроматографе «Хроматэк Кристалл 5000.1» (Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0.25 мм («RESTEK», США). Температура колонки – 180°C, испарителя и детектора – 260°C. Скорость тока газа-носителя (гелий) – 20 мл/мин.

Для оценки достоверности различий между разными группами видов использовали критерии Стьюдента при доверительном интервале $P \leq 0.05$. Значения в таблицах и рисунках представляют средние арифметические 3 – 5 биологических и 3 аналитических повторностей и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно современным представлениям, исследуемые виды растений в систематическом плане относятся к двум отделам Lycopodiophyta и Polypodiophyta (табл. 1). Оба вида Lycopodiophyta представляют один порядок Lycopodiales и одно семейство Lycopodiaceae, а Polypodiophyta представляют один порядок – Aspidiales и два разных семейства – Athyriaceae *G. dryopteris* и Woodsiaceae *W. glabella*. Оба вида плаунов и папоротник *G. dryopteris* являются типичными представителями растительности таёжной лесной зоны голарктического бореального пояса. Папо-

ротник *W. glabella*, встречающийся на известковых скалах гор умеренной зоны северного полушария, является голарктическим арктоальпийским элементом флоры таёжно-тундровой зоны. По экологическому режиму, обусловленному характером увлажнения, все виды, за исключением *D. complanatum*, являются мезофитами.

Таблица 1

Систематическое, географическое и экологическое положение исследованных растений

Систематическое положение	Зоны произрастания	Географический элемент	Экологическая группа
Lycopodiophyta Lycopodiopsida Lycopodiales Lycopodiaceae <i>Lycopodium annotinum</i>	Таёжная	Голарктический бореальный	Мезофит
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	Таёжная	Бореальный голарктический вид	Ксеромезофит
Polypodiophyta Polypodiopsida Aspidiales Athyriaceae <i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Таёжная	Голарктический бореальный	Мезофит
Woodsiaceae <i>Woodsia glabella</i>	Таёжно-тундровая	Голарктический арктоальпийский	Мезофит

Содержание суммарных липидов (СЛ) в сырой массе побегов плаунов и листьев папоротников варьировало от 14.9 до 28.7 мг/г. При этом побеги *L. annotinum* содержали в 1.5 раза больше СЛ, чем побеги *D. complanatum*. У

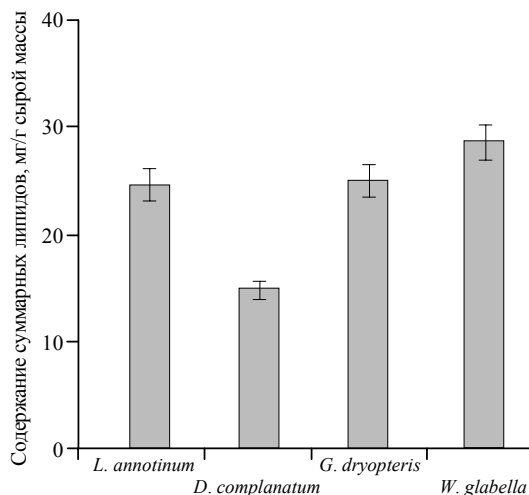


Рис. 1. Содержание суммарных липидов в растениях Южного Тимана

листьев папоротников достоверных различий по этому показателю выявлено не было (рис. 1). Анализ полученных данных показал, что различия в содержании СЛ между исследованными растениями не связаны с их принадлежностью к экологической группе, к систематическому или географическому положению вида. Наиболее низкое содержание СЛ отмечено у ксеромезофита *D. complanatum*. Ранее нами было показано, что у плауна *D. complanatum* произрастающего в зоне широколиственных лесов (Одинцовский район Московской области), содержание СЛ состав-

ляло около 40 мг/г сырой массы (Розенцвет и др., 2002 а). У плауна *L. annotinum*, обитающего в зоне смешанных лесов (Белорецкий район Республики Башкортостан), оно превышало 70 мг/г сырой массы. По-видимому, содержание СЛ не является биохимическим показателем, отражающим систематическое положение таксона, так как зависит от условий произрастания.

Липиды, выделенные из нативных растительных тканей, обычно разделяют на ПЛ и НЛ. Их химическое строение, локализация внутри клетки и функциональное значение различны (Somerville et al., 2000). Полярные липиды обеспечивают специфическое жидкокристаллическое состояние мембран за счет строго определенного состава. В исследованных растениях Южного Тимана ПЛ представлены тремя группами, среди которых доминируют ГЛ, за ними следуют ФЛ и БЛ (рис. 2). Липиды плаунов из смешанных и широколиственных лесов умеренной зоны не отличались от липидов одноименных видов растений, обитающих в подзоне средней тайги на Южном Тимане, по соотношению основных групп ПЛ, а именно ГЛ > ФЛ > ДГТС (Розенцвет и др., 2002 б). Не выявлено также отличий в соотношении этих групп липидов для родственных видов папоротников из других географических районов (Rozentsvet et al., 2000).

Относительное содержание ГЛ в составе липидов у плаунов выше, чем у папоротников, у которых наблюдается явное преимущество в содержании ФЛ и ДГТС.

Отличительным признаком криптогамных растений является наличие БЛ, в частности ДГТС (Eichenberger, 1993; Dembitsky, 1996; Rozentsvet et al., 2000). Считают, что они являются эволюционно более древними типами липидов. Под воздействием различных видов стресса – осмотического, водного, при дефиците фосфора и т.д. – количество БЛ может увеличиваться (Киселева и др., 2008; Benning et al., 1995). Повышение содержания ДГТС в составе мембранных липидов рассматривают как один из древних механизмов биохимической адаптации растений с участием липидных молекул (Sato, Furuya, 1983; Künzler, Eichenberger, 1997; Makewicz et al., 1997).

Исследованные виды растений Южного Тимана способны синтезировать ДГТС подобно филогенетически родственным видам, обитающим в других географических и климатических зонах (Rozentsvet, 2004). Плауны, относящиеся к одному семейству, не отличались между собой количественным содержанием ДГТС 9.9 – 11.2% от суммы липидов (см. рис. 2). Филогенетическое родство папоротников ограничивается уровнем порядка, поэтому и различия в содержании БЛ

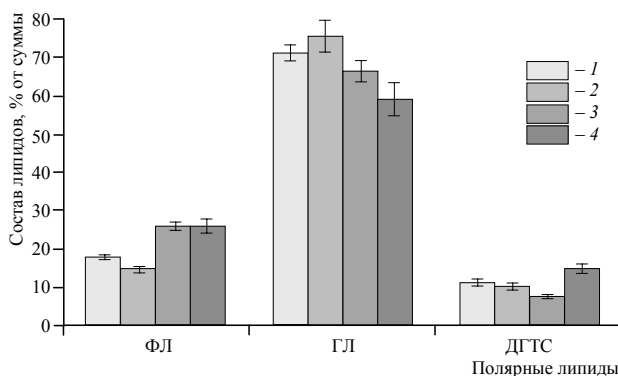


Рис. 2. Состав полярных липидов в растениях Южного Тимана: 1 – *L. annotinum*, 2 – *D. complanatum*, 3 – *G. dryopteris*, 4 – *W. glabella*

более существенны (7.6). Так, в листьях *W. glabella* количество ДГТС было наибольшим – 15%. Можно предположить, что повышенное содержание ДГТС является признаком, способствующим адаптации этого арктоальпийского вида к суровым условиям обитания.

Как уже отмечалось, структурно-функциональное значение липидов различно. ГЛ и фосфатидилглицерин (ФГ) входят в состав липидов мембран тилакоидов хлоропластов (Siegenthaler, Trémolières, 1998). Эти липидные компоненты играют важную роль в фотосинтезе растений, регулируя взаимодействие отдельных комплексов фотосистем (Hölzl, Dörman, 2007). Анализ ГЛ – главных липидов хлоропластов, не выявил существенных различий между видами по относительному содержанию индивидуальных ГЛ (рис. 3). У всех растений доминировали МГДГ, на их долю приходилось 55 – 60% от суммы ГЛ. Содержание дигалактозилдиацилглицерина (ДГДГ) было на уровне 34 – 39%. Наиболее низким (5.6 – 9.6%) было

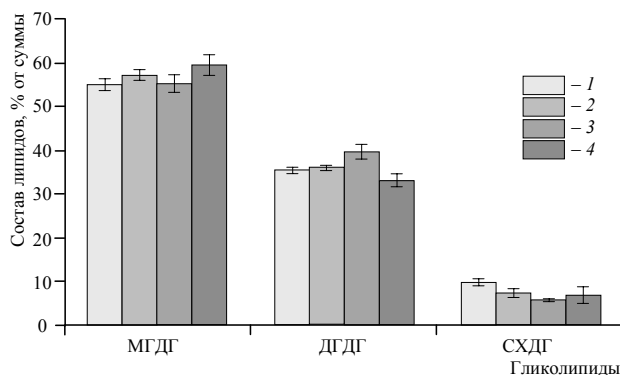


Рис. 3. Состав гликолипидов в растениях Южного Тимана: 1 – *L. annotinum*, 2 – *D. complanatum*, 3 – *G. dryopteris*, 4 – *W. glabella*

содержание сульфохинозилдиацилглицерина (СХДГ). ФЛ являются структурным элементом клеточных мембран, которые отделяют клетку от внешней среды и разделяют ее на отдельные компартменты (Mazliak, 1977). Более 80% ФЛ составляли фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), ФГ и фосфатидилинозит (ФИ). Были обнаружены минорные компоненты – фосфатидная кислота и дифосфатидилглицерин. На рис. 4 показано, что у всех видов растений доля ФХ составляла 41.9 – 46.8% от суммы ФЛ. Во фракции *L. annotinum* отмечено самое низкое содержание ФЭ – 5.7%. Несмотря на различия в составе ФЛ, у всех видов прослеживается общая закономерность в их соотношении: преобладает ФХ, за ним следуют ФГ или ФЭ, а затем ФИ.

В составе НЛ были идентифицированы триацилглицерин (ТАГ), эфиры стероидов (ЭС), свободные стеринны (СС), свободные жирные кислоты СЖК), воски (В), спирты (СП) и углеводороды (У) (рис. 5). Данные состава НЛ *W. glabella* показывают, что содержание ТАГ в листьях папоротника намного выше (в 3 раза), чем у *D. complanatum* и *Lycopodiophyta*.

Согласно данным, приведённым в табл. 1, папоротник *W. glabella* является представителем арктоальпийской группы растений, тогда как другие исследованные виды относятся к бореальной группе. Учитывая распространение *W. glabella*, можно предположить, что повышенное содержание ТАГ – основного источника запасаемой энергии и характерное для данного вида повышенное содержание БЛ, способствуют его продвижению в северные широты и высокогорья.

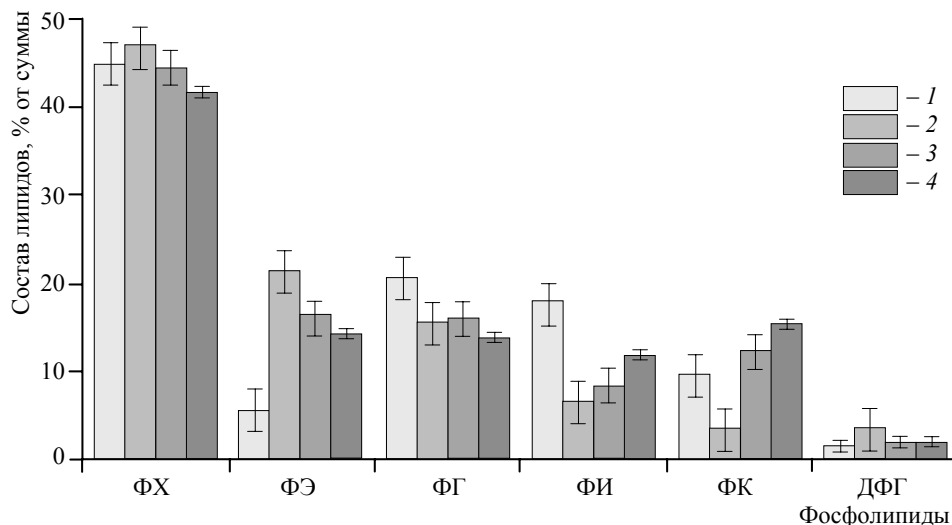


Рис. 4. Состав гликолипидов в растениях Южного Тимана: 1 – *L. annotinum*, 2 – *D. complanatum*, 3 – *G. dryopteris*, 4 – *W. glabella*

Функциональные свойства и состояние мембран во многом зависят от состава ЖК в липидном бислое. Количество ненасыщенных жирных кислот (ННЖК) существенно влияет на проницаемость мембран и активность многих мембраносвязанных ферментов (Болдырев и др., 1990; Loll et al., 2007). Из табл. 2 видно, что основную группу ЖК составляют кислоты с длиной цепи 16 – 18 атомов углерода, но довольно значителен (4.9 – 12.3%) вклад кислот с длиной цепи более 20 атомов углерода. ННЖК представлены мононенасыщенными (C18:1), диеновыми (C18:2; 20:2) и полиненасыщенными ЖК (ПНЖК). Среди последних преобладает линоленовая (C18:3) и арахидоновая (C20:4) ЖК, что типично для этой группы растений (Heigh, 1969; Jamieson, Reid, 1975). Среди насыщенных ЖК у всех видов преобладала пальмитиновая кислота (C16:0). Наибольшее количество ННЖК, свыше 80% от суммы ЖК, отмечено у *W. glabella*. У других видов этот показатель значительно ниже (59 – 67%). Основной вклад в ненасыщенность липидов *W. glabella* вносят моноеновые и диеновые кислоты. Ненасыщенность липидов *D. complanatum* и *G. dryopteris* образуется, главным образом, за счет триеновой кислоты (C18:3n3). Считается, что высокая степень ненасыщенности ЖК определяет возможности организмов приспосабливаться к низким температурам за счет менее плотной упаковки молекул в бислое мембран. Поскольку *W. glabella* имеет наибольшее количество ненасыщенных ЖК, то можно полагать, что этот вид обладает наибольшими адаптационными возможностями по отношению к данному фактору.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный в данной работе фактический материал впервые характеризует состав липидов и жирных кислот у представителей четырех видов высших споро-

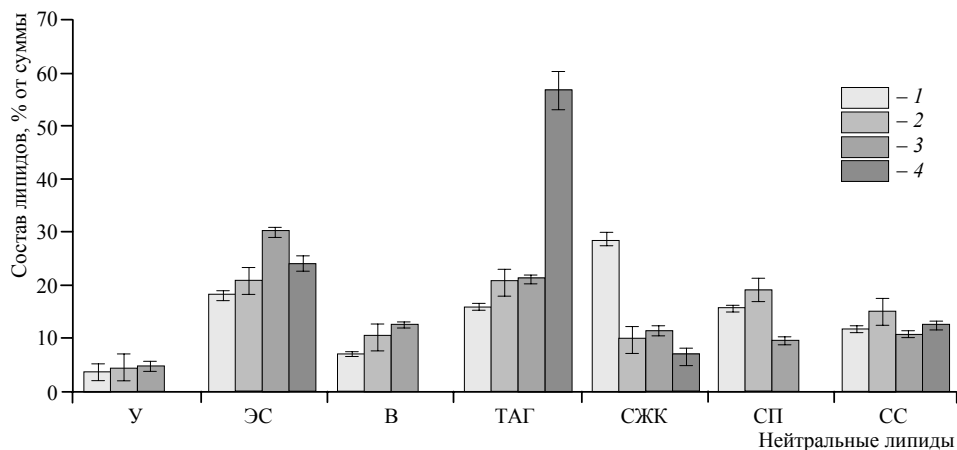


Рис. 5. Состав нейтральных липидов в растениях Южного Тимана: 1 – *L. annotinum*, 2 – *D. complanatum*, 3 – *G. dryopteris*, 4 – *W. glabella*

Таблица 2

Содержание жирных кислот исследованных растений, % от суммы

Кислоты	<i>L. annotinum</i>	<i>D. complanatum</i>	<i>G. dryopteris</i>	<i>W. glabella</i>
< 12	11.4±2.4	0.8±0.1	0.0±0.0	0.0±0.0
14:0	2.0±0.7	1.4±0.1	0.7±0.0	0.3±0.0
15:0	0.9±0.1	1.6±0.0	0.3±0.0	0.2±0.0
16:0	25.8±0.2	26.9±0.5	30.4±1.6	13.5±0.6
16:1	1.6±0.1	1.1±0.0	0.6±0.2	0.3±0.0
18:0	2.1±1.3	2.6±0.0	3.7±0.1	1.5±0.8
18:1 n 9 t	2.0±0.4	6.3±0.3	1.6±0.6	0.3±0.0
18:1 n 9	9.2±1.7	11.8±2.1	10.3±0.6	30.9±1.6
18:2 n 6	11.1±0.2	16.1±1.3	10.6±0.9	28.9±1.5
20:0	1.0±0.1	0.3±0.1	2.7±0.0	1.4±0.7
18:3 n 6	0.1±0.0	0.5±0.1	0.4±0.1	0.8±0.3
18:3 n 3	14.7±0.6	23.0±0.2	25.7±2.8	13.6±0.1
20:2	0.4±0.1	0.3±0.0	0.2±0.0	0.2±0.1
22:0	2.3±0.2	0.4±0.1	2.6±0.1	1.4±0.0
20:3 n 6	0.0±0.0	0.5±0.0	0.4±0.0	0.3±0.1
20:4	0.4±0.1	1.3±0.2	2.8±0.1	2.4±0.6
20:3 n 3	0.2±0.1	0.2±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
23:0	0.5±0.0	0.2±0.0	0.2±0.0	0.1±0.0
20:5	2.0±0.1	1.2±0.1	3.4±0.2	1.1±0.1
X	10.5±0.5	2.6±0.0	2.5±0.3	3.1±0.8
НК	34.6±3.4	33.4±2.1	40.6±3.0	18.4±1.2
МНЖК	12.8±2.2	19.2±2.1	12.5±0.6	31.5±2.2
Диеновые	11.3±1.0	16.4±2.2	10.8±1.2	29.1±3.2
ПННЖК	28.9±2.6	43.1±1.9	43.5±1.1	47.3±2.1

Примечание. t – двойные связи находятся в *транс*-конфигурации; n – положение двойной связи; X – суммарные неидентифицированные кислоты.

вых растений Южного Тимана, отличающихся по таксономическому положению, принадлежности к географической и экологической группе. Выявлены отличия в количественном содержании и качественном составе липидов и ЖК. В спектре мембранных липидов обнаружены ГЛ, ФЛ и БЛ. Установлено, что для липидного комплекса листьев арктоальпийского вида папоротника *W. glabella* характерны высокая доля запасных липидов – ТАГ и мембранных липидов – 1,2-диацилглицеро-3-О-4'- (N,N,N-триметил) гомосеринов, а также высокая ННЖК. Обосновано предположение, что эти особенности отражают географическое и экологическое положение вида, способствуют продвижению в высокие широты и горные условия.

Авторы выражают признательность Л. В. Тетерюк за помощь в определении видов и Л. М. Тарановой за помощь в проведении анализов.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00436) и Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4. Охраняемые природные комплексы Тимана / под ред. С. В. Дегтевой. Сыктывкар : Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2006. Ч. 1. 272 с.

Болдырев А. А., Котелевцев С. В., Ланио М., Альварес К., Перес П. Введение в мембранологию. М. : Изд-во МГУ, 1990. 208 с.

Головко Т. К. Актуальные вопросы экофизиологии растений // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества) : материалы конф. Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2005. Ч. I. С. 88 – 91.

Кейтс М. Техника липидологии. М. : Мир, 1975. 323 с.

Киселева М. А., Котлова Е. Р. Влияние длительного фосфорного голодания на мембранные липиды свободноживущей и симбиотических видов *Pseudococcomyxa* // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 1. С. 88 – 96.

Леса Республики Коми / под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М. : Издат.-продюсер. центр «Дизайн. Информация. Картография», 1999. 332 с.

Мартыненко В. А., Груздев Б. И. Сосудистые растения Республики Коми / под ред. С. В. Дегтевой. Сыктывкар : Изд-во Изд-во Коми науч. центра УрО РАН, 2008. 136 с.

Озернюк Н. Д. Механизмы адаптаций. М. : Наука, 1992. 272 с.

Пьянков В. И., Мокроносов А. Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 4. С. 515 – 531.

Розенцвиг О. А., Козлов В. Г., Спирихин Л. В. Липиды некоторых видов Lycopodiophyta // Химия природных соединений. 2002 а. № 4. С. 251 – 255.

Розенцвиг 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 б. Т. 67, № 9. С. 1215 – 1221.

Юдин Ю. П. Растительность // Производительные силы Коми АССР. Т. III. Ч. I. Растительный мир / под ред. Н. Е. Кабанова. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. С. 16 – 42.

Bazzaz F. Plants in Changing Environments : Linking Physiological, Population and Community Ecology. Cambridge : Cambridge University Press, 1996. 312 p.

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. Vol. 317. P. 103 – 111.

- Bligh E. G., Dyer W. J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Can. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37, № 10. P. 911 – 917.
- Dembitsky V. M. Betaine ether linked glycerolipids : chemistry and biology // Progr. Lipid. Res. 1996. Vol. 35, № 1. P. 1 – 51.
- Eichenberger W. Betaine lipids in lower plants. Distribution of DGTS, DGTA and phospholipids, and the intracellular localization and site of biosynthesis of DGTS // Plant Physiol. Biochem. 1993. Vol. 31, № 2. P. 213 – 221.
- Harwood J. L. What's so special about plant lipids // Plant lipid biosynthesis. Fundamentals and agricultural application / ed. J. L. Harwood. Cambridge : Cambridge University Press, 1998. P. 305 – 363.
- Heigh W. Fatty acid composition and biosynthesis in ferns // Biochim. Biophys. Acta. 1969. Vol. 176. P. 647 – 630.
- Hölzl G., Dörman P. Structure and function of glycerolipids in plants and bacteria // Progr. Lipid Res. 2007. Vol. 46. P. 225 – 243.
- Jamieson G. R., Reid E. H. The fatty acid composition of fern lipids // Phytochemistry. 1975. Vol. 14. P. 2229 – 2232.
- Kuiper P. J. C. Environmental changes and lipid metabolism in higher plants // Plant Physiol. 1985. Vol. 64. P. 118 – 122.
- Künzler K., Eichenberger W. Betaine lipids and zwitterionic phospholipids in plants and fungi // Phytochemistry. 1997. Vol. 46, № 5. P. 883 – 892.
- Loll B., Kern J., Saenger W., Zouni A., Biessadka J. Lipids in photosystem II: Interactions with protein and cofactors // Biochim. Biophys. Acta. 2007. № 1767. P. 509 – 519.
- Makewicz A., Gribi C., Eichenberger W. Lipids of *Ectocarpus fasciculatus* (Phaeophytaceae). Incorporation [^{14}C] oleata and the role of TAG and MGDG in lipid metabolism // Plant Cell Physiol. 1997. Vol. 38. P. 952 – 960.
- Mazliak P. Glyco- and Phospholipids of Biomembranes in Higher Plants // Lipids and Lipid Polymers in Higher Plants / eds. M. Tevini, H. K. Lichtenthaler. Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer-Verlag, 1977. P. 48 – 72.
- Rozentsvet O. A. Comparative examination of distribution of phospholipids and a betaine lipid DGTS in tropical fern species // Biochem. System. and Ecol. 2004. Vol. 36, № 3. P. 303 – 311.
- Rozentsvet O. A., Saksonov S. V., Dembitsky V. M. Occurrence of diacylglycerol-trimethyl-homoserines and major phospholipids in some plants // Phytochemistry. 2000. Vol. 53. P. 1 – 7.
- Sato N. Betaine lipids // Bot. Mag. Tokyo. 1992. Vol. 105, № 1077. P. 185 – 197.
- Sato N., Furuya M. Isolation and identification of diacylglycerol-O-4'-(N,N,N-trimethyl)-homoserine from the fern *Adiantum capillus-veneris* L. // Plant and Cell Physiol. 1983. Vol. 24, № 6. P. 1113 – 1120.
- Siegenthaler P. A., Trémolières A. Role of acyl lipids in the function of photosynthetic membranes in higher plants // Lipids in photosynthesis : structure, function and genetics. Advances in photosynthesis and respiration / eds. P. A. Siegenthaler, N. Murata. Dordrecht : Springer, 1998. Vol. 6. P. 79 – 98.
- Somerville Ch., Browse J., Jaworski J. G., Ohlrogge J. B. Lipids // Biochemistry and molecular biology of plants / eds. B. B. Buchanan, W. Gruissem, R. L. Jones / Amer. Society of Plant Physiologists. Rockville, 2000. P. 456 – 527.
- 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, № 1. P. 246 – 249.