

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ЛИПИДОВ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SUAEDA* SCOP. В УСЛОВИЯХ ПРИЭЛЬТОНЬЯ

О. А. Розенцвет, В. Н. Нестеров, Е. С. Богданова, Т. М. Лысенко

Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: olgarozen55@mail.ru

Поступила в редакцию 27.09.12 г.

Особенности состава липидов двух видов рода *Suaeda* Scop. в условиях Приэльтона. – Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С., Лысенко Т. М. – Исследован состав липидов *Suaeda acuminata* и *S. salsa*, приуроченных к сообществам галофитных однолетников и сильнозасоленным почвам хлоридно-сульфатного типа засоления в условиях Приэльтона. Методом корреляционно-регрессионного анализа показано, что мембранные липиды листьев *S. acuminata* более зависимы от общего уровня солёности, а мембранные липиды листьев *S. salsa* – от анионного состава солей. На состав жирных кислот в листьях *S. acuminata* в большей степени оказывал влияние состав анионов, а листьев *S. salsa* – как состав анионов, так и общий уровень солёности. Вариации в составе липидов свидетельствуют об участии липидного обмена в функционировании механизмов, способствующих выживанию галофитов в условиях засоления почвы.

Ключевые слова: *Suaeda*, засоление почвы, полярные и нейтральные липиды, жирные кислоты, Приэльтонец.

Features of the halophytic lipid composition in the conditions of Lake Elton. – Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S., and Lysenko T. M. – The lipid composition in *Suaeda acuminata* and *S. salsa* in the conditions of strong-saline soils of chloride-sulfate type around Lake Elton was studied. Regression and correlation analysis has shown that the membrane lipids in the *S. acuminata* leaves are more dependent on the total salinity level, and the membrane lipids in the *S. salsa* leaves are more dependent on the anionic salt composition. The fatty acid composition in the *S. acuminata* leaves is increasingly influenced by anions, and that in the *S. salsa* leaves is by anions and the overall salinity level. Variations in the lipid composition indicate the involvement of lipid metabolism in the functioning of mechanisms for halophyte survival in saline soils.

Key words: *Suaeda*, soil salinity, polar and neutral lipids, fatty acids, Lake Elton.

ВВЕДЕНИЕ

Высокие концентрации солей в почве создают особые экологические условия, существовать в которых может только небольшая, важная в эволюционном плане группа растений-галофитов (Строганов, 1958; Проблемы..., 2009; Parida, Das, 2005). Многие из них применяются в качестве альтернативных источников энергии, восков, углеводов, биологически активных соединений, таких как алкалоиды, терпеноиды, жирные кислоты и другие (Ivanova et al., 2006).

В основе устойчивости растений к солям лежат различные механизмы, которые согласно Б. П. Строганову (1962) разделяют на две группы. К первой группе относятся механизмы, запускающие реакции обмена веществ, для нейтрализации неблагоприятного действия солей. Например, накопление веществ, регулирующих

осмотические свойства клеток и оказывающих защитное влияние (пролин, полиамины путресцин, спермидин и др.) (Шевякова, 1981, 1983). Ко второй группе относятся механизмы, регулирующие транспорт ионов из среды в клетку. Этот тип приспособлений связан с защитными функциями мембран, основными структурными компонентами которых являются липиды.

Интерес к изучению особенностей липидного состава клеточных мембран непрерывно возрастает в связи с их важной ролью в регулировании «взаимоотношений» клетки и среды, особенно для организмов, приспособившихся к экстремальным условиям обитания (Bybordi et al., 2010). В этих исследованиях важным является знание не только детального состава липидов, но и их количественных вариаций, что позволяет судить о молекулярных механизмах адаптации при изменении условий обитания (Lüttge, 1993; Ivanova et al., 2006). Химическое строение, локализация внутри клетки и функциональное значение липидов различны. Гликолипиды являются основными структурными элементами липидного бислоя тилакоидных мембран хлоропластов и во многом определяют эффективность его функционирования (Lee, 2004; Hölzl, Dörman, 2007). В плазматических мембранах и эндомембранах, разделяющих клетку на отдельные компартменты, главными являются фосфолипиды (Wada, Murata, 2009). Физические свойства липидов в мембранном бислое в большой степени определяются уровнем ненасыщенности их жирных кислот (Лось, 2001).

Галофитная растительность выбранного нами района исследований – Приэльтонья – имеет высокое разнообразие и характеризуется поясным распределением сообществ, что типично для озёрных котловин (Ильин, 1927; Сафронова, 2006; Лысенко, 2008). Действие засоления на внутриклеточные процессы дикорастущих растений галофитных сообществ Приэльтонья практически не изучалось. Вместе с тем подобные исследования могут способствовать выявлению роли структурных макромолекул, в частности липидов, в реализации физиологических, биохимических и ультраструктурных механизмов адаптации.

Цель работы заключалась в изучении особенностей состава липидов листьев двух видов галофитов – *Suaeda acuminata* (С. А. Мей) (сведа заостренная) и *S. salsa* (L.) Pall. (сведа солончаковая) (названия видов растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995)) в условиях Приэльтонья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований – Приэльтонье – расположен в Волгоградской области в пределах подзоны светло-каштановых почв. Зональным типом растительности данной территории являются полынно-типчаково-ковыльные (опустыненные) степи, относящиеся к Ергенинско-Заволжской подпровинции Заволжско-Казахстанской степной провинции Евразийской степной области (Сафронова, 2006). Климатические условия территории характеризуются резким недостатком влаги, сильной засушливостью, особенно в весенне-летний период. Самые высокие температуры наблюдаются в июне – сентябре (+40 – +45°C), а самые низкие – в январе (-8 – -12°C). Среднегодовое количество осадков – 280 – 300 мм, а испарение достигает 850 мм, что в 2 – 2.5 раза больше, чем выпадает с осадками.

Выбранные виды являются однолетними растениями семейства Chenopodiaceae Vent. Растения отбирали в июне, июле и сентябре 2011 г. в устьевых участках рек Большая Сморогда (49°07'с.ш., 46°50'в.д.) и Чернавка (49°12'с.ш., 44°40'в. д.), расположенных на территории Волгоградской области и питающих оз. Эльтон. Одновременно отбирали образцы почвы на глубине 15 – 20 см для определения кислотности, влажности, температуры, а также химического анализа.

Анализ водной вытяжки из 100 г почвы проводился в сертифицированной лаборатории абиотических факторов в Институте экологии Волжского бассейна РАН.

Для биохимических анализов использовали листья из 15 – 20 растений, собранных на экспериментальных площадках размером 20 × 20 м. Из объединенной биомассы листьев составляли три независимых биологических пробы (2 – 4 г сырой массы), деферментировали в кипящем изопропанол и до анализа хранили в темном холодном месте. Липиды экстрагировали трижды смесью хлороформа и метанола (1 : 2, v/v) с одновременным механическим разрушением тканей (Bligh, Dyer, 1959). Разделение и анализ липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии как описано ранее (Розенцвет и др., 2011). Суммарное содержание липидов (СЛ) рассчитывали как сумму проанализированных отдельно нейтральных липидов (НЛ), гликолипидов (ГЛ) и фосфолипидов (ФЛ).

Метилирование жирных кислот (ЖК) осуществляли кипячением в 5%-ном растворе HCl в метаноле. Полученные эфиры анализировали на 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 газаносителя (гелий) – 2 мл/мин.

Для оценки ненасыщенности ЖК использовали индекс ненасыщенности: $ИН = \sum P_j n / 100$, где P_j – содержание ЖК (% от суммы) и n – количество двойных связей в каждой кислоте. Активность ацил-липидных $\omega 9$, $\omega 6$ и $\omega 3$ десатураз, участвующих в биосинтезе ненасыщенных олеиновой (С 18:1 $\omega 9$), линолевой (С 18:2 $\omega 6$) и линоленовой (С 18:3 $\omega 3$) кислот, рассчитывали для десатурации стеарата (SDR), олеата (ODR) и линолеата (LDR) по уравнениям: $SDR = (C\ 18:1) / (C\ 18:0 + C\ 18:1)$; $ODR = (C\ 18:2 + C\ 18:3) / (C\ 18:1 + C\ 18:2 + C\ 18:3)$; $LDR = (C\ 18:3) / (C\ 18:2 + C\ 18:3)$ (Алаудинова и др., 2000).

Статистическую обработку результатов анализов проводили с использованием программ Statistica 6.0 для Windows, Microsoft Excel 2007. 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 $p < 0.05$, а влияние абиотических факторов на содержание липидов – с помощью корреляционно-регрессионного анализа (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Растения *S. acuminata* и *S. salsa* являются типичными представителями галофитов, широко распространёнными в европейской части России, на Кавказе, в Средней и Малой Азии, Западной Сибири. Оба вида встречаются на мокрых со-

лончаках берегов солёных озёр (Цвелев, 1996). В районе Приэльтона растения отбирались в поймах рек у мест их впадения в озеро Эльтон. Уровень солей в водах указанных рек может колебаться от 7 до 40 мг/л в зависимости от направления ветров (Розенцвет и др., 2012). Отметим, что в устьях р. Чернавка и р. Б. Сморогда *S. acuminata* образует монодоминантные ценозы, а *S. salsa* входит в состав солеросового сообщества. Проективное покрытие видов в сообществах колеблется от 30 до 65%.

Характеристика биотопов, в которых произрастали растения, приведена в табл. 1. Как видно из приведенных данных, почва в местах произрастания обоих видов не имела существенных различий по уровню увлажненности, кислотности, температурному режиму, но отличалась по содержанию солей. В целом почва характеризуется хлоридно-сульфатным типом засоления. Однако содержание как хлоридов, так и сульфатов существенно различалось в местах отбора проб и варьировало в период наблюдений (табл. 2).

Таблица 1

Некоторые абиотические условия на местах отбора растений

Фактор	Период отбора	Место отбора	
		Устье р. Б. Сморогда	Устье р. Чернавка
Влажность, % от сырой массы	Июнь	13.4	17.6
	Июль	11.7	15.0
	Сентябрь	15.6	15.2
Кислотность	Июнь	7.5	7.8
	Июль	7.3	7.0
	Сентябрь	6.9	7.2
Температура на поверхности почвы, °С	Июнь	24.0	25.0
	Июль	32.0	29.0
	Сентябрь	15.0	15.0
Содержание солей, мг/л	Июнь	1.0	0.3
	Июль	1.4	1.3
	Сентябрь	1.0	0.8

Для оценки особенностей состава липидов было проанализировано содержание суммарных липидов (СЛ), соотношение основных групп липидов, таких как

Таблица 2

Анионный состав почвы в местах отбора растений

Фактор, мг/дм ³	Место отбора	
	Устье р. Сморогда	Устье р. Чернавка
Аммоний	0.12 – 1.50	0.12 – 0.93
Нитриты	0.01 – 0.07	0.01 – 0.02
Нитраты	0.10 – 1.50	0.1 – 1.33
Фосфаты	0.15 – 0.49	0.26 – 0.57
Сульфаты	206.0 – 1480.0	80.7 – 519.0
Хлориды	440.0 – 2658.0	479.0 – 5247.0

ГЛ, ФЛ, НЛ, состав ЖК, а также соотношение индивидуальных классов липидов внутри каждой группы. В листьях *S. acuminata*, собранных в устье р. Б. Сморогда, содержание СЛ варьировало от 7.2 до 13.0 мг/г сырой массы, а р. Чернавка – от

6.1 до 10.0 мг/г (рис. 1). В листьях растений *S. salsa*, собранных в тех же местах обитания, содержание СЛ варьировало в диапазоне 7.1 – 15.8 и 4.5 – 7.5 мг/г. Динамика накопления СЛ также заметно различалась в зависимости от условий произрастания. Так, в пойме р. Б. Сморогда в листьях *S. acuminata* их содержание было максимальным в июле, а в листьях *S. salsa* – в сентябре. На р. Чернавке для *S. acuminata* характерным было постепенное накопление количества СЛ в течение сезона вегетации, а для *S. salsa* – напротив, постепенное снижение.

Среди СЛ наибольший интерес с позиций регулирования взаимодействий клетки и клеточных оргanelл с внешней средой представляют мембранные липиды. Для исследуемых видов, как правило, в период вегетации наблюдалось постепенное снижение относительного вклада моногалактозилдиацилглицерина (МГДГ) в общий пул ГЛ (рис. 2).

В листьях растений, отобранных в июне, содержание МГДГ было выше, чем дигалактозилдиацилглицерина (ДГДГ). Однако в листьях растений *S. acuminata*, отобранных в июле, и *S. salsa*, отобранных в сентябре в устье р. Б. Сморогда, наблюдалось более высокое содержание ДГДГ по сравнению с МГДГ, хотя для листьев вышших растений типичным является значение отношения МГДГ/ДГДГ равное 3/2. Поскольку этот тип липидов характерен для мембран тилакоидов, можно допустить, что изменения в их составе связаны с измене-

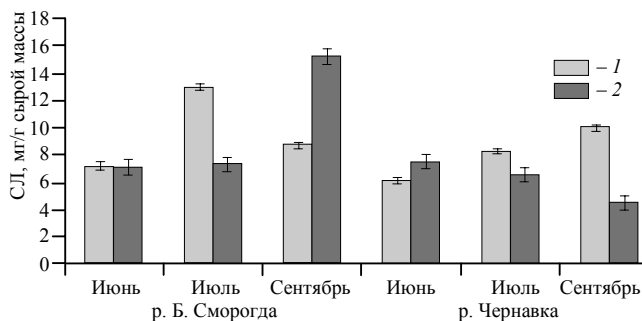


Рис. 1. Динамика содержания суммарных липидов в листьях *Suaeda acuminata* (1) и *S. salsa* (2)

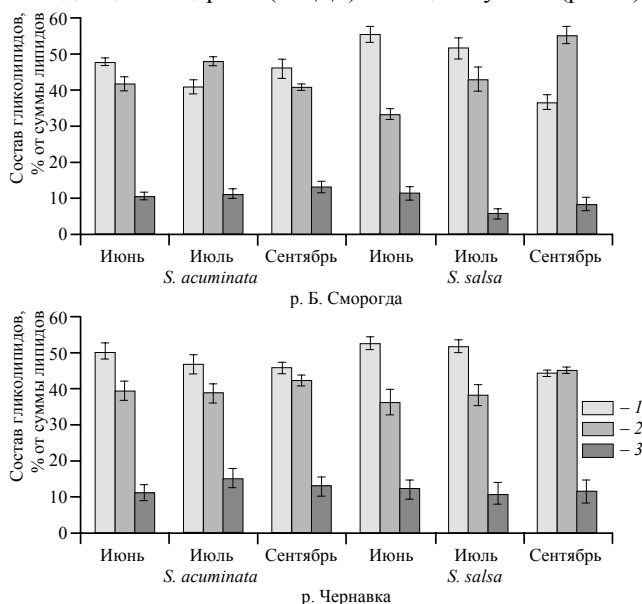


Рис. 2. Динамика состава гликолипидов в листьях *Suaeda acuminata* и *S. salsa*, собранных в устье р. Б. Сморогда и р. Чернавка в июне, июле и сентябре: 1 – МГДГ, 2 – ДГДГ, 3 – СХДГ

нием ультраструктуры хлоропластов, например, с более плотной упаковкой гран. Известно, что структура гран может быть демонтирована и сформирована вновь в течение нескольких минут, что способствует минимизации негативных эффектов. Изменение в относительном содержании сульфохиновозилдиацил-глицерина (СХДГ) не имели достоверных отличий. Очевидно, что динамичность структуры гран поддерживается модуляцией пула ГЛ в тилакоидных мембранах, связанных в основном с МГДГ и ДГДГ.

Фракция ФЛ, так же как и фракция ГЛ, имела классический для высших растений спектр структурных компонентов, состоящий из фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭ), фосфатидилинозита (ФИ), фосфатидилглицерина (ФГ) и фосфатидной кислоты (ФК), дифосфатидилглицерина (ДФГ). На рис. 3 представлена динамика четырёх главных в количественном отношении липидов – ФХ, ФЭ, ФГ и ФИ. Можно видеть, что вклад ФХ составлял более 70% от суммы

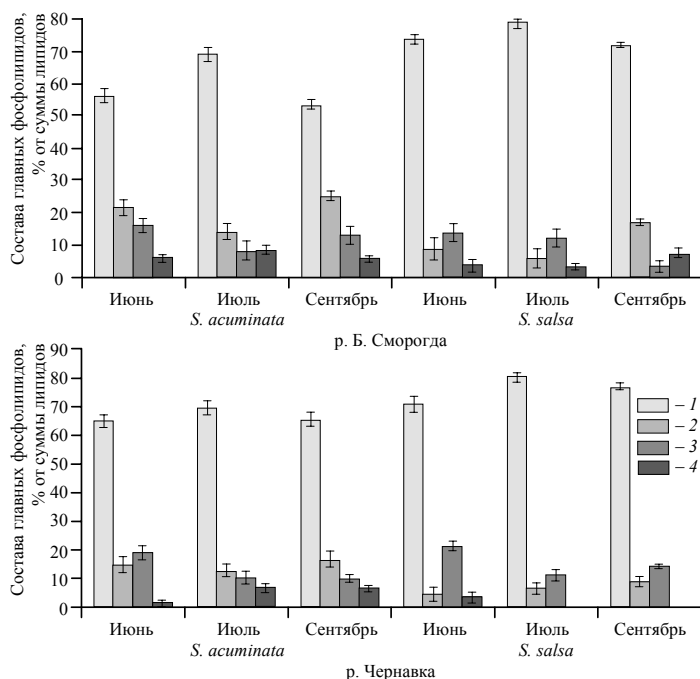


Рис. 3. Динамика состава главных фосфолипидов в листьях *Suaeda acuminata* и *S. salsa*, собранных в устье р. Б. Сморогда и р. Чернавка в июне, июле и сентябре: 1 – ФХ, 2 – ФЭ, 3 – ФГ, 4 – ФИ

ФЛ, что превышает обычное (45 – 60%) для высших растений его содержание. Динамика содержания ФХ для обоих видов была идентичной для разных биотопов. В частности, наблюдалось небольшое увеличение его вклада в состав ФЛ для растений, собранных в июле, хотя содержание ФХ в листьях *S. salsa* несколько выше, чем в листьях *S. acuminata*. По отношению к другим компонентам ФЛ можно отметить, что в листьях *S. acuminata*, в отличие от *S. salsa*, содержание ФЭ пре-

восходило содержанию ФГ, особенно характерное для растений, произрастающих в пойме р. Чернавка. В целом состав ФЛ более стабилен по сравнению с составом ГЛ. Нельзя не отметить и такой важный параметр, как соотношение отдельных групп липидов – ГЛ, ФЛ и НЛ, поскольку часть НЛ, такие как стерины, наряду с полярными липидами входят в состав мембран, другие (ди-, триглицерины, спир-

ты и др.) – представляют резервный энергетический и метаболический материал. Судя по данным, приведённым на рис. 4, вклад полярных липидов в процессе роста растений постепенно снижался, а вклад НЛ увеличивался, особенно в листьях растений *S. salsa*, произрастающих в устье р. Б. Сморогда.

Известно, что изменение ненасыщенности ЖК является ключевым моментом в создании оптимального уровня текучести мембран, обеспечивающих физиологическую активность клеток. В этой связи представляло интерес проанализировать динамику состава ЖК липидов. Среди ЖК было идентифицировано более 15 компонентов, однако на долю кислот с длиной углеводородного радикала 16 и 18 атомов углерода приходилось 90 – 98% от суммы (табл. 3). Содержание остальных

кислот во всех случаях было ниже 1%, в связи с этим они исключены из табл. 3. Из представленных данных видно, что основной насыщенной ЖК является пальмитиновая кислота (С 16:0), при этом наибольшее ее содержание отмечалось в летние месяцы (30.4 – 19.2%) по сравнению сентябрем (14.6 – 1.5%). Небольшое количество миристиновой кислоты (С 14:0) также выявлено среди ЖК в листьях обоих видов. Общее количество ненасыщенных ЖК (ННЖК) варьировало от 55.5 до 82.5%. Однако ИН ЖК оставался довольно постоянным, за исключением образцов растений *S. acuminata*, собранных на р. Б. Сморогда в сентябре. Высокая степень ненасыщенности ЖК обусловлена в основном двумя кислотами – α -линоленовой (С 18:3n3) и линолевой (С 18:2n6). В то же время в динамике состава ЖК в листьях обоих видов наблюдалось значительное уменьшение содержания С 18:3n3 в сентябре, особенно характерное для биотопа р. Б. Сморогда (см. табл. 3).

Известно, что введение двойных связей в углеводородные цепи регулируется десатурацией ЖК (Лось, 2001). По имеющимся в литературе сведениям, оценка активности десатураз позволяет, в определенной мере, судить о механизмах синтеза и роли ненасыщенных ЖК в устойчивости растений к различным неблагопри-

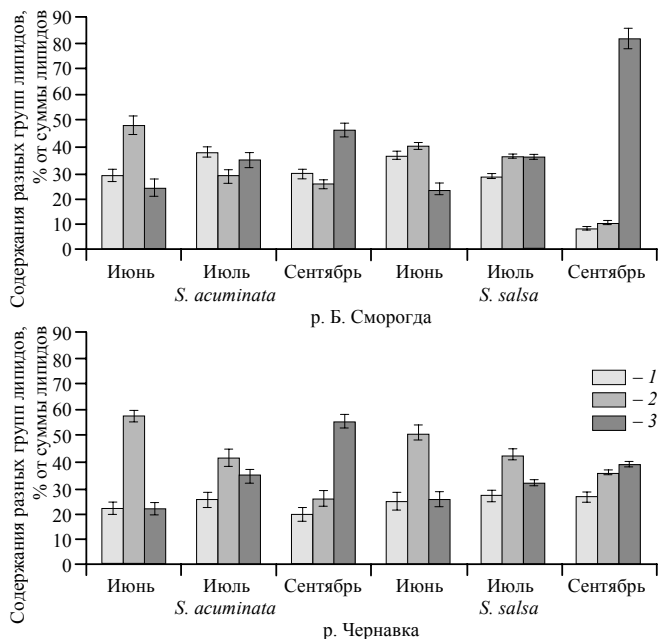


Рис. 4. Динамика содержания разных групп липидов в листьях *Suaeda acuminata* и *S. salsa*, собранных в устье р. Б. Сморогда и р. Чернавка в июне, июле и сентябре: 1 – ФЛ, 2 – ГЛ, 3 – НЛ

ятным воздействиям (Алаудинова и др., 2000). Так, коэффициент стероил-десатуразного соотношения (SDR) характеризует активность $\omega 9$ десатуразы, ответственной за введение первой двойной связи в кислоту С 18:0, олеил-десатуразного соотношения (ODR) – активность $\omega 6$ десатуразы, ответственной за введение второй двойной связи в кислоту С 18:1, а линолеил-десатуразного соотношения (LDR) – активность $\omega 3$ десатуразы, ответственной за введение третьей двойной связи в кислоту С 18:2. Расчет соответствующих коэффициентов показал, что коэффициент ODR был более высоким по сравнению с другими коэффициентами и примерно одинаковым (0.8 – 0.9) на протяжении всего периода вегетации. Постоянство уровня ненасыщенности ЖК, по-видимому, поддерживалось изменением активности $\omega 3$ десатуразы, что приводило к уменьшению ЖК С 18:3n3 и коэффициента LDR от 0.8 до 0.1, на фоне увеличения активности $\omega 9$ десатуразы (коэффициент SDR увеличивался от 0.4 до 0.9). Можно полагать, что эти вариации носят адаптивный характер к условиям окружающей среды.

Таблица 3

Содержание жирных кислот в листьях исследованных растений

Кислоты	р. Б. Сморогда			р. Чернавка		
	Июнь	Июль	Сентябрь	Июнь	Июль	Сентябрь
<i>S. acuminata</i>						
14:0	1.7±0.1	1.4±0.6	0.7±0.2	1.7±0.6	1.6±0.4	0.6±0.1
16:0	30.4±2.3	27.9±2.0	14.6±1.9	29.3±2.8	27.7±0.7	13.0±2.3
18:0	5.7±0.3	4.0±0.6	2.7±0.2	3.6±0.3	4.4±0.6	2.1±1.0
18:1 n9	3.8±1.0	7.0±2.0	15.1±2.4	4.9±2.1	6.1±0.2	8.7±1.3
18:2n6	13.3±2.0	22.2±2.4	41.6±3.4	11.8±3.0	16.6±1.6	52.1±2.8
18:3 n3	29.6±2.1	24.8±0.6	15.4±0.1	37.5±2.4	27.9±0.3	13.1±3.0
Другие	15.5±1.3	12.7±1.7	9.9±0.5	11.2±0.1	15.7±1.7	10.4±0.4
18:2/18:3	0.4±0.1	0.9±0.3	2.6±0.2	0.3±0.0	0.6±0.1	3.6±0.5
ИН ЖК	1.4±0.2	1.4±0.6	1.9±0.1	1.5±0.2	1.4±0.2	1.6±0.8
SDR	0.4±0.1	0.6±0.3	0.8±0.3	0.6±0.3	0.6±0.3	0.8±0.0
ODR	0.9±0.1	0.9±0.1	0.8±0.1	0.9±0.1	0.9±0.4	0.9±0.6
LDR	0.7±0.2	0.5±0.1	0.3±0.0	0.8±0.1	0.6±0.1	0.2±0.1
<i>S. salsa</i>						
14:0	0.6±0.0	0.8±0.1	0.2±0.0	0.5±0.1	0.6±0.3	0.4±0.1
16:0	20.5±2.1	23.5±3.5	9.1±2.1	19.2±0.2	24.3±2.7	1.5±0.3
18:0	3.0±0.8	4.0±2.0	2.0±0.4	2.5±0.5	2.8±2.0	2.6±0.4
18:1 n9	3.9±0.4	8.7±1.3	16.7±3.0	4.5±0.3	5.3±2.1	3.2±2.0
18:2n6	16.1±1.6	12.6±2.0	59.0±3.5	14.8±2.0	12.7±3.1	24.8±3.4
18:3 n3	39.5±4.0	38.7±3.2	6.2±2.0	43.9±3.4	38.4±3.7	33.9±3.8
Другие	16.4±2.1	11.7±2.0	6.8±2.4	14.6±2.8	15.9±1.5	33.6±2.1
18:2/18:3	0.4±0.2	0.3±0.0	9.5±2.7	0.3±0.0	0.3±0.0	0.7±0.4
ИН ЖК	1.6±0.4	1.6±0.4	1.5±0.5	1.8±0.4	1.6±0.1	1.7±0.2
SDR	0.5±0.1	0.7±0.1	0.9±0.2	0.6±0.1	0.7±0.4	0.6±0.0
ODR	0.9±0.0	0.9±0.3	0.8±0.3	0.9±0.6	0.9±0.2	0.9±0.4
LDR	0.7±0.4	0.8±0.1	0.1±0.0	0.8±0.4	0.8±0.3	0.6±0.1

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Оба исследованных вида рода *Suaeda* являются типичными представителями галофитов, которые по типу накопления солей относятся к эугалофитам (накапливают соли в тканях подземной и надземной массы). В условиях Приэльтона этим растениям характерна приуроченность к сообществам галофитных однолетников и сильнозасоленным почвам – солончакам типичным. Ценозы этих видов растений формируют растительный покров устьевых участков данной территории.

Полученные нами результаты показали, что качественный состав мембранных липидов не имеет принципиальных отличий от состава липидов большинства высших растений. Вместе с тем количественный состав липидов значительно варьировал. Так, на уровне состава липидных молекул было обнаружено, что содержание СЛ, ГЛ и ФЛ различалось в зависимости от места обитания, времени отбора и вида растений. Отличительными особенностями двух рассматриваемых видов сведы, произрастающих в условиях Приэльтона, в отличие от большинства цветковых растений, следует считать более значительную вариабельность состава ГЛ на фоне устойчивого состава ФЛ, преобладание относительного содержания ДГДГ по сравнению с МГДГ в отдельные периоды вегетации. Межвидовые различия отразились на количестве и динамике СЛ и соотношении основных групп липидов. Совокупность изменений состава полярных липидов и состава ЖК свидетельствуют не только о наличии механизмов адаптации к условиям обитания с участием липидов, но и об эффективности их функционирования, которые наравне с другими механизмами (увеличение уровня осмолитов, органических кислот, полиаминов) способствуют выживанию галофитов в условиях засоления почвы.

Учитывая, что одним из наиболее важных условий обитания галофитов является наличие солей в почве, нами предпринята попытка установить взаимосвязь между суммарным содержанием солей, их анионным составом и содержанием липидов, ответственных за структуру мембран. По результатам корреляционно-регрессионного анализа выявлена довольно тесная положительная связь ($r = 0.69$ при $p < 0.01$) между содержанием мембранных липидов в листьях *S. acuminata* и общим уровнем солёности. В листьях *S. salsa* подобная связь не была выявлена. Оказалось также, что содержание мембранных липидов, выраженное в мг/г сырой массы, в значительной степени зависело от содержания сульфата в почве: в листьях *S. salsa* с увеличением сульфатов количество мембранных липидов уменьшалось ($r = -0.78$ при $p < 0.01$). В остальных случаях достоверной зависимости между содержанием мембранных ФЛ и ГЛ и исследуемыми факторами среды выявлено не было. Таким образом, мембранные липиды листьев *S. acuminata* более зависят от общего уровня солёности, а мембранные липиды листьев *S. salsa* – от состава солей.

В отношении ЖК установлено, что в листьях *S. acuminata* с увеличением содержания сульфатов увеличивалось содержание С 18:1ω9 и С 18:2n6 ($r = 0.83$ и $r = 0.88$ при $p < 0.01$ соответственно) на фоне снижения содержания С 18:3n3 ($r = -0.88$ при $p < 0.01$). В листьях *S. salsa* с увеличением содержания хлоридов увеличивалось содержание С 16:0 ($r = 0.66$ при $p < 0.01$) на фоне снижения содержания 18:2n6 и С 18:3n3 (в обоих случаях $r = -0.71$ при $p < 0.01$). Выявлена также довольно высокая степень влияния уровня общей солёности на содержание С 16:0, харак-

терное для растений *S. salsa* ($r = 0.72$ при $p < 0.01$). Как видно, на состав ЖК в листьях *S. acuminata* в большей степени оказывал влияние анионный состав солей, а на состав ЖК листьев *S. salsa* – как состав анионов, так и общая солёность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты показали, что двум рассматриваемым видам рода *Suaeda* в условиях Приэльтонья характерна приуроченность к сообществам галофитных однолетников и сильнозасолённым почвам. Качественный состав липидов не имел принципиальных отличий от состава липидов большинства высших растений. Вместе с тем содержание суммарных и полярных липидов различалось в зависимости от видовых особенностей, стадии онтогенеза и характера биотопа. Выявленные изменения в составе липидов и ЖК свидетельствуют об участии липидного обмена в функционировании механизмов, способствующих выживанию галофитов в условиях засоления почвы. По результатам корреляционно-регрессионного анализа показано, что мембранные липиды листьев *S. acuminata* более зависимы от общего уровня солёности, а мембранные липиды листьев *S. salsa* – от состава солей. В отношении ЖК установлено, что на состав ЖК в листьях *S. acuminata* в большей степени оказывал влияние анионный состав солей, а на состав ЖК листьев *S. salsa* – как состав анионов, так и общая солёность.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-05039-б, 12-04-01110-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алаудинова Е. В., Миронов П. В., Репях С. М. Жирные кислоты мембранных липидов живых тканей почек лиственницы сибирской // Химия растительного сырья. 2000. № 2. С. 41 – 45.
- Ильин М. М. Растительность Эльтонской котловины // Изв. Гл. бот. сада. 1927. Т. 26, вып. 4. С. 371 – 419.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
- Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163 – 198.
- Лысенко Т. М. Растительные сообщества засоленных почв озера Эльтон и его окрестностей (Волгоградская область) // Самарская Лука. 2008. Т. 17, № 1. С. 98 – 104.
- Проблемы экспериментальной ботаники : Купревические чтения VII / под ред. Вл. В. Кузнецова. Минск : Тэхналогія, 2009. 115 с.
- Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. Влияние абиотических факторов на состав липидов *Uva intestinalis* (L.) Link (Chlorophyta) в малых реках бассейна оз. Эльтон Прикаспийской низменности // Биол. внутренних вод. 2012. № 2. С. 61 – 69.
- Розенцвет О. А., Богданова Е. С., Табаленкова Г. Н., Головки Т. К., Захожий И. Г. Эколого-биохимические свойства представителей высших споровых растений Южного Тимана // Поволж. экол. журн. 2011. № 4. С. 489 – 499.
- Сафронова И. Н. Характеристика растительности Палласовского района Волгоградской области // Биоразнообразии и проблемы природопользования в Приэльтонье : сб. науч. тр. / под ред. В. Ф. Чернобай. Волгоград : ПринТерра, 2006. С. 5 – 9.
- Строганов Б. П. Растения и засоленные почвы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1958. 138 с.

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ЛИПИДОВ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SUAEDA* SCOP.

Строганов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы) / под ред. Б. П. Строганова. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 336 с.

Цвелев Н. Н. *Sueda* Forssk. ex. Scop. // Флора Восточной Европы (Flora Europae Orientalis) / под ред. Н. Н. Цвелева. СПб. : Мир и семья-95, 1996. С. 92 – 98.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.

Шевякова Н. И. Метаболизм и физиологическая роль ди- и полиаминов в растениях // Физиология растений. 1981. № 28. С. 1052 – 1061.

Шевякова Н. И. Метаболизм и физиологическая роль пролина при водном и солевом стрессе // Физиология растений. 1983. № 30. С. 768 – 783.

Bligh E. G., Dyer W. J. A rapid method of lipid extraction and purification // Canad. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37. P. 911 – 917.

Bybordi A., Tabatabaei S. J., Ahmedov A. Effects of salinity on fatty acid composition of canola (*Brassica napus* L.) // J. of Food, Agriculture and Environment. 2010. Vol. 8, № 1. P. 113 – 115.

Hölzl G., Dörman P. Structure and function of glycerolipids in plants and bacteria // Prog. Lipid Res. 2007. Vol. 46. P. 225 – 243.

Ivanova A., Nechev J., Stefanov K. Effect of soil salinity on the lipid composition of halophyte plants from the sand bar of pomorie // Gen. Appl. Plant Physiol. 2006. Vol. 32, № 1 – 2. P. 125 – 131.

Lee A. G. How Lipids Affect the Activities of Integral Membrane Proteins // Biochim. Biophys. Acta. 2004. Vol. 166. P. 62 – 87.

Lüttge U. Plant cell membranes and salinity: structural, biochemical and biophysical changes // R. Bras. Fisiol. Veg. 1993. Vol. 5, № 2. P. 217 – 224.

Parida A. K., Das A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants : a review // Ecotoxicol. and Environ. Safety. 2005. Vol. 60, № 3. P. 324 – 349.

Wada K., Murata N. Lipids in thylakoid membranes and photosynthetic cells // Lipids in photosynthesis : essential and regulatory functions. Netherlands : Springer, 2009. P. 1 – 9.