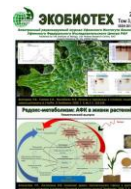




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>


ПЕРЕКИСНОЕ ОКИСЛЕНИЕ ЛИПИДОВ В ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ОРГАНАХ РАЗНЫХ ТИПОВ ГАЛОФИТОВ

Нестеров В.Н., Розенцвет О.А.

Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал
Самарского федерального исследовательского центра РАН,
г. Тольятти, Россия
E-mail: nesvik1@mail.ru

Исследованы растения галофиты, произрастающие в условиях Приэльтона. Выявлены закономерности в содержании малонового диальдегида, мембранной проницаемости, составе и содержании мембранных липидов в фотосинтетических органах растений, ранжированных по типу солеустойчивости. Установлено, что для гликогалофитов процессы перекисного окисления липидов играют более существенную роль, чем для растений других типов. Криногалофиты отличались наибольшим содержанием стеролов в составе мембранных липидов. Относительно высокая мембранная проницаемость у эугаллофитов вероятно связана с их стратегией соленакопления, которая предполагает аккумуляцию в надземной части растений не только натрия, но вместе с этим и воды.

Ключевые слова: адаптация, липиды, мембраны, окислительный стресс, солеустойчивые растения

LIPID PEROXIDATION IN PHOTOSYNTHESIS ORGANS OF DIFFERENT TYPES OF HALOPHYTES

Nesterov V.N., Rozentsvet O.A.

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS –
Branch of the Samara Federal Research Scientific Center of RAS,
Tolyatti, Russia
E-mail: nesvik1@mail.ru

The wild species of halophytes growing in the conditions of the Elton region are investigated. Patterns in the content of malonic dialdehyde, membrane permeability, composition and content of membrane lipids in photosynthetic organs of plants, ranked by type of salt tolerance, were revealed. It has been established that for glycohalophytes, lipid peroxidation processes play a more significant role than for plants of other types. However, in the same group of species, a large antioxidant defense activity was also revealed. Crynohalophytes were characterized by the highest content of sterols in the composition of membrane lipids. The relatively high membrane permeability of euhalophytes is probably associated with their salt accumulation strategy, which involves the accumulation of not only sodium in the aerial part of plants, but also water.

Keywords: adaptation, lipids, membranes, oxidative stress, salt-tolerance plants

Поступила в редакцию: 23.03.2020

DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-2-118-123

ВВЕДЕНИЕ

Функционирование живой системы основано на поддержании постоянства ряда внутренних параметров или гомеостаза [Мартинович, Черенкевич, 2008]. Среди основных составляющих клеточного гомеостаза важное значение имеет редокс-гомеостаз, характеризующий определенный баланс между процессами окисления и восстановления [Scheibe et al., 2005]. В настоящее время показано, что в регуляции редокс-гомеостаза клеток и тканей принимает участие ряд протеинкиназ, фосфатаз, фосфолипаз, факторов транскрипции, ионных каналов и насосов клеточных мембран. Перекисное окисление липидов (ПОЛ) является одним из факторов регуляции ферментативных систем, участвующих в поддержании гомеостаза клеток растений при неблагоприятных воздействиях. Механизм такой регуляции может состоять в опосредованном ПОЛ изменении внутренней среды, запускающим цепь процессов формирования быстрой стрессовой реакции [Гонтарь и др., 2006].

Известно, что в нормальных условиях жизнедеятельности клетки постоянно присутствует определенный уровень продуктов ПОЛ, контролируемый многоуровневой антиоксидантной системой защиты [Frankel, 2005]. Усиление этого процесса ведет к образованию избыточного количества свободных радикалов, что нарушает структуру клеточных мембран и коллоидное состояние протоплазмы [Владимиров, Арчаков, 1972]. Поэтому при стимуляции процессов ПОЛ в мембранах уменьшается содержание липидов, а также меняются их микровязкость и электростатический заряд. При более глубоком окислении нарушается структура липидного бислоя и появляются дефектные зоны в мембранах клеток, что нарушает не только барьерную функцию мембран, но и функциональную активность мембраносвязанных белков. Малоновый диальдегид (МДА) является одним из конечных продуктов окисления липидов [Labudda, 2013], а его содержание – интегральной характеристикой соотношения процессов анаболизма и катаболизма биополимеров [Тарчевский, 2001]. Основным субстратом ПОЛ в клетках являются полиненасыщенные жирные кислоты в составе мембранных липидов (МЛ) [Владимиров, Арчаков, 1972].

Многими исследованиями доказано, что видовая детерминация устойчивости растений к действию стрессоров отображается динамикой процессов ПОЛ, большая интенсификация которой присуща чувствительным видам. При этом у более устойчивых видов наблюдается быстрая стабилизация уровня ПОЛ. В то время как большинство наземных растений чувствительны к засолению и плохо переносят даже слабое засоление – менее 0,5% от сухой массы почвы, галофиты успешно произрастают на почвах с содержанием солей от 2 до 7% от сухой массы почвы. Вследствие этого галофитная растительность может быть отнесена к группе экстремофилов. Среди галофитов есть облигатные – соленакапливающие и солевывделяющие растения и факультативные – соленепроницаемые гликогалофиты. Все три группы успешно произрастают на засоленных почвах, полностью завершая жизненный цикл.

Цель настоящей работы состояла в изучении уровня ПОЛ, состава и свойств мембранных липидов у галофитов, различающихся по типу соленакопления.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сравнительные исследования состава и содержания липидов, продуктов ПОЛ в фотосинтетических органах галофитов были проведены в июне–июле 2011–2018 годов в Приэльтонье (Волгоградская обл.). Было отобрано 14 видов галофитных растений, принадлежащих к трем семействам – *Amaranthaceae*, *Plumbaginaceae*, *Asteraceae* и к 10 родам – *Salicornia*, *Suaeda*, *Sedobassia*, *Halocnemum*, *Halimione*, *Limonium*, *Bassia*, *Climacoptera*, *Atriplex*, *Artemisia*: *Salicornia perennans*, *Suaeda eltonica*, *Suaeda linifolia*, *Suaeda salsa*, *Sedobassia sedoides*, *Halocnemum strobilaceum*, *Halimione verrucifera*, *Limonium gmelinii*, *Kochia prostrata*, *Climacoptera crassa*, *Atriplex cana*, *Artemisia santonica*, *Artemisia dranunculus*, *Artemisia marschalliana*.

Для биохимических анализов использовали листья 15–20 растений одного вида, собранных на экспериментальных площадках размером 20x20 м. Далее из листьев растений каждого вида формировали три параллельные пробы и замораживали в жидком азоте. Виды растений были ранжированы по типу солеустойчивости – соленакапливающие эугалофиты (виды родов *Salicornia*, *Suaeda*, *Halocnemum*, *Climacoptera*), солевывделяющие криногалофиты (виды родов *Halimione*, *Limonium*, *Atriplex*) и соленепроницаемые гликогалофиты (виды рода

Artemisia). К последним были отнесены виды родов *Bassia* и *Sedobassia*. Все три группы растений, произрастают при засолении почвы в 1,0–8,0, 0,6–3,3 и 0,5–2,0% от воздушно-сухой массы, соответственно.

Экстракцию и анализ липидов из листьев галофитов выполняли в соответствии с методическими рекомендациями Кейтса [1975].

Мембранную проницаемость оценивали по степени выхода (утечки) электролитов из 6–10 высечек листьев [Холодова и др., 2005].

Интенсивность ПОЛ в листьях растений определяли по накоплению МДА по реакции с тиобарбитуровой кислотой [Лукаткин, Голованова, 1988].

Анализ каждого компонента проводили трижды в каждой биологической пробе. На рисунках результаты представлены в виде средних значений параметра (Mean) для группы растений, их стандартных ошибок (SE), максимальных (Max) и минимальных (Min) значений. Дополнительно был проведен стандартный дисперсионный анализ для установления различий между вычлененными группами растений. Расчеты выполняли, используя программы Statistica 6.0 for Windows и Past 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Объединив галофиты по типу солеустойчивости, были проанализированы уровень ПОЛ, мембранная проницаемость, состав и содержание мембранных липидов фотосинтетических органов растений.

Содержание МДА в фотосинтетических органах эугалофитов и криногалофитов в среднем составило 0,07 мг/г сухой массы, а у гликогалофитов – в 1,6 раз выше ($F = 6,9$, $p = 0,02$) (рис. 1). Большой уровень ПОЛ у гликогалофитов, по-видимому, свидетельствует о том, что виды данной группы являются факультативными галофитами и произрастание их на засоленных почвах в определенной степени связано со стрессовыми условиями.

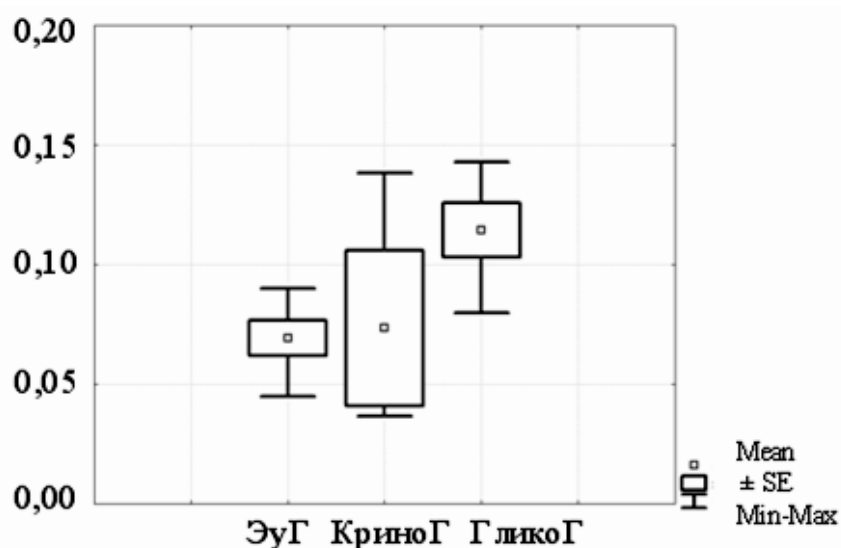


Рис. 1. Содержание МДА, мг/г сухой массы.

ЭуГ – эугалофиты, КриноГ – криногалофиты, ГликоГ – гликогалофиты.

Проницаемость мембран, отражающая степень выхода электролитов из клеток, у эугалофитов в среднем составила 11% от полного выхода, у крино- и гликогалофитов данный показатель был в 1,8 раз ниже ($F = 4,6$, $p = 0,05$) (рис. 2). Несмотря на более высокий уровень ПОЛ, гликогалофиты обладают меньшей проницаемостью клеточных мембран, чем

эугалофиты. Криногалофиты в этом отношении заняли промежуточное положение между соленакапливающими и солеисключающими группами растений.

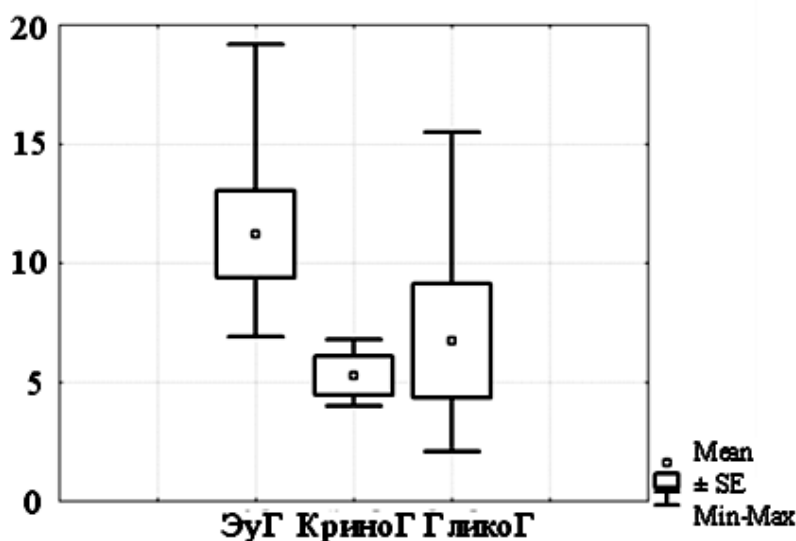


Рис. 2. Мембранная проницаемость, % от полного выхода электролитов из клеток. ЭуГ – эугалофиты, КриноГ– криногалофиты, ГликоГ – гликогалофиты.

Мембранные липиды (МЛ), к которым относятся глико- (ГЛ), фосфолипиды (ФЛ) и стеринны (СТ) составляют основу клеточных мембран. Среднее содержание МЛ в фотосинтетических органах эугалофитов составило – 33 мг/г сухой массы, у крино- и гликогалофитов – в 1,4 раза больше ($F = 7,0$, $p = 0,01$) (рис. 3). То есть факультативные галофиты в сравнении с облигатными отличались не только большим уровнем ПОЛ, но и более высоким содержанием МЛ при низкой проницаемости клеточных мембран.

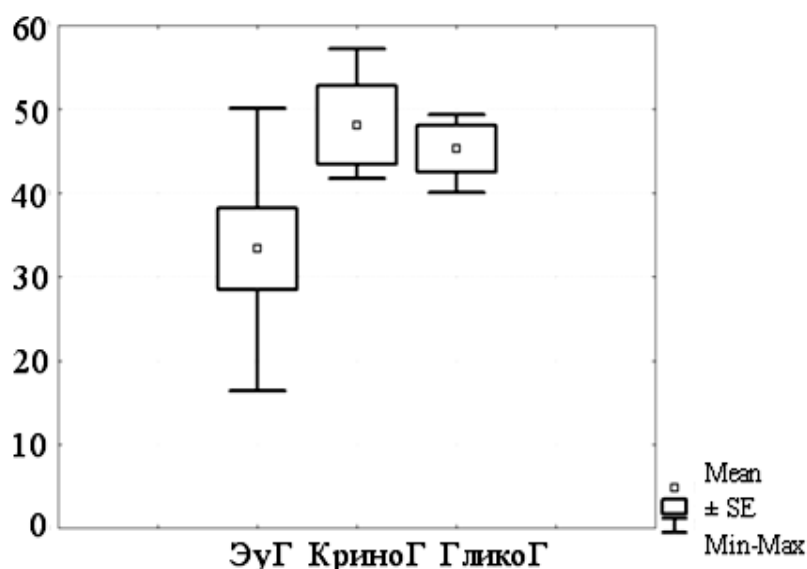


Рис. 3. Содержание МЛ, мг/г сухой массы. ЭуГ – эугалофиты, КриноГ– криногалофиты, ГликоГ – гликогалофиты.

Выявленная закономерность позволяет предположить, что клеточные мембраны истинных галофитов более стабильны, в меньшей степени подвержены окислительным процессам, чем у факультативных галофитов, несмотря на то, что у последних выявлено большее содержание МЛ. Однако гликогалофиты успешно произрастают на засоленных территориях и полностью завершают на них свой жизненный цикл. Это означает, что они

обладают адаптационными механизмами, позволяющими им поддерживать свою жизнедеятельность.

Ранее было показано, что активность одного из антиокислительных ферментов супероксиддисмутаза (СОД) в клетках галофитов возрастает с увеличением содержания МДА, что особенно заметно у гликогалофитов. В среднем активность СОД гликогалофитов была выше на 58% в сравнении с эу- и криногалофитами [Нестеров и др., 2014]. Это во многом подтверждает компенсаторную роль антиоксидантных ферментов в ответ на активность процессов ПОЛ. Для наглядности было проведено сравнение измеренных показателей: средних значений мембранной проницаемости, содержания МДА, состава и содержания мембранных липидов, активности СОД в фотосинтетических органах растений. Для этого показатели эугалофитов, занимающих наиболее минерализованный пояс в природной среде, были взяты за 100% (рис. 4).

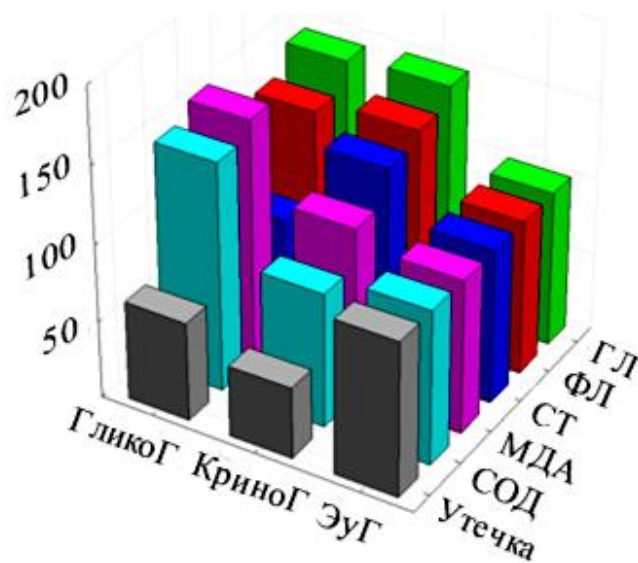


Рис. 4. Средние значения относительных величин мембранной проницаемости (утечки), содержания МДА, содержания мембранных липидов, активности СОД в фотосинтетических органах галофитов. Показатели эугалофитов взяты за 100%. ЭуГ – эугалофиты, КриноГ – криногалофиты, ГликоГ – гликогалофиты.

Для других групп растений все показатели приведены относительно соответствующих значений эугалофитов. Расчет показал, что, например, криногалофиты отличались наибольшим содержанием ГЛ, ФЛ и особенно СТ. У гликогалофитов выявлены самый высокий уровень МДА и в то же время самая высокая активность СОД. В свою очередь эугалофиты отличались наибольшими показателями мембранной проницаемости, что может быть связано непосредственно с осморегуляцией. Соленакапливающие эугалофиты вынуждены иметь активную систему транспорта, включающую АТФазы, переносчики и ионные каналы [Розенцвет и др., 2017]. Например, натриевый насос тонопласта обеспечивает накопление Na^+ в вакуоли, благодаря чему повышается осмотическое давление вакуолярного сока. Это приводит к формированию градиента водного потенциала между окружающим клетку раствором и клеткой и направляет ток воды внутрь клетки, что дает определенное физиологическое преимущество [Алехина и др., 2005]. Так, известно, что облигатные галофиты, способны повышать свою засухоустойчивость именно в условиях засоления [Генкель, 1946].

Таким образом, исследование параметров, характеризующих окислительно-восстановительный гомеостаз, дает основание заключить, что дикорастущие виды галофитов

различаются не только по своему систематическому положению, стратегии соленакопления, но и по содержанию мембранных липидов, а также по уровню процессов ПОЛ. Для гликогалофитов процессы ПОЛ играют более существенную роль, исходя из большего количества конечных продуктов окисления (МДА). Однако у этой же группы растений выявлена и большая активность СОД. В то же время установлена относительно высокая мембранная проницаемость у эугалофитов, возможно, связанная с их стратегией соленакопления, которая предполагает аккумуляцию в надземной части растений не только натрия, но и воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алехина Н.Д., Балнокин Ю.В., Гавриленко В.Ф. и др. Физиология растений. М.: Издательский центр Академия, 2005. 640 с.
2. Владимиров Ю.А., Арчаков А.И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М.: Наука, 1972. 252 с.
3. Генкель П.А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Москва, Ленинград: изд-во Академии Наук СССР, 1946. 238 с.
4. Гонтарь О.Б., Жиров В.К., Хаитбаев А.Х., Говорова А.Ф. Возрастные аспекты адаптации растений в экстремальных условиях // Вестник МГТУ. 2006. Т. 9 (5). С. 729–734.
5. Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 323 с.
6. Лукаткин А.С., Голованова В.С. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений // Физиология растений. 1988. Т. 35 (4). С. 773–780.
7. Мартинович Г.Г., Черенкевич С.Н. Редокс-гомеостаз клеток // Успехи физиологических наук. 2008. Т. 39 (3). С. 29–44.
8. Нестеров В.Н., Богданова Е.С., Табаленкова Г.Н., Розенцвет О.А. Перекисное окисление липидов дикорастущих галофитов в условиях Приэльтона // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16 (5). С. 299–303.
9. Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // Физиология растений. 2017. Т. 64 (4). С. 251–265.
10. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе (избранные труды). Казань: Фэн, 2001. 448 с.
11. Kholodova V.P., Volkov K.S., Kuznetsov V.V. Adaptation of the common ice plant to high copper and zinc concentrations and their potential using for phytoremediation // Russian Journal of Plant Physiology. 2005. V. 52. P. 748–757. <https://doi.org/10.1007/s11183-005-0111-9>
12. Frankel E.N. Lipid oxidation. The Oily Press, Glasgow, 2005. 488 p.
13. Labudda M. Lipid peroxidation as a biochemical marker for oxidative stress during drought. An effective tool for plant breeding // E-wydawnictwo, Poland, 2013. <http://www.e-wydawnictwo.eu/Document/DocumentPreview/3342>
14. Scheibe R., Backhausen J.E., Emmerlich V., Holtgreffe S. Strategies to maintain redox homeostasis during photosynthesis under changing conditions // Journal of Experimental Botany 2005. V. 56. P. 1481–1489. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri181>