

Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои *Picea obovata* в весенний период вегетации

М. В. ИВАНОВА, С. П. МАКАРЕНКО, Г. Г. СУВОРОВА

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
E-mail: omaria-84@yandex.ru

Статья поступила 17.08.2017

Принята к печати 27.10.2017

АННОТАЦИЯ

Исследована динамика жирнокислотного состава суммарных липидов хвои ели сибирской (*Picea obovata* L.) в течение первой половины вегетационного периода 2010 г. (март – июль). В составе ненасыщенных жирных кислот (НЖК) суммарных липидов хвои *Picea obovata* в послезимний (10.03–6.04), весенний (20.04–18.05) и летний (1.06–20.07) периоды выявлено три максимума содержания жирных кислот (ЖК), характеризующихся повышением уровня α -линоленовой кислоты. В послезимнем и весеннем периодах вегетации увеличение содержания НЖК сопровождалось возрастанием олеил- и линолеил-десатуразных соотношений. Весенний максимум содержания 18:3 ω 3 совпадал с максимумом содержания хлорофиллов в светособирающих комплексах фотосинтетических единиц (ССК ФСБ) и началом нетто-ассимиляции CO₂, летний – с самым высоким за исследуемый период содержанием хлорофиллов. Обсуждаются возможные варианты вовлечения ЖК в механизмы преобразования структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата хвойного растения.

Ключевые слова: *Picea obovata*, жирные кислоты, десатуразы, хлорофилл.

Южные районы Восточной Сибири отличаются особыми климатическими условиями, которые характеризуются высоким уровнем солнечной радиации, холодными зимами и дефицитом увлажнения в летний период. На большей части территории здесь преобладают виды хвойных, отличающиеся высокой устойчивостью к низким температурам и биологической продуктивностью. Эти условия способствуют формированию у них особых механизмов адаптации к специфическим условиям произрастания. Важную роль в процессах адаптации хвойных растений к указанным факторам среды играют жирные кисло-

ты (ЖК), входящие в структуру основных компонентов клеточных мембран – гликолипидов и фосфолипидов [Mongrand et al., 2001; Wang, Benning, 2012; Kabayashi, 2016].

Ведущая роль в изменении соотношения насыщенных и ненасыщенных жирных кислот отводится ферментам – десатуразам жирных кислот, участвующим в биосинтезе ненасыщенных жирных кислот (НЖК) [Ohlrogge, Browse, 1995].

Температурно-зависимые изменения жирнокислотного состава липидов хвойных растений являются обычным явлением, наблюдаемым в природе [Липидный обмен древес-

ных растений, 1983; Лось, 2001]. В растительных организмах, продуцирующих полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), проявляются типичные обратные отношения между ростовой температурой и накоплением ПНЖК в составе мембранных липидов [Ohlrogge, Browse, 1995; Andreu, 2007; Wang, Benning, 2012]. Температурные флуктуации, вызывающие изменения в составе ПНЖК клеточных мембран, определяют также уровень текучести последних, что способствует процессу выживания растительной клетки при пониженных температурах [Антонов, 1982; Лось, 2001; Provart et al., 2003; Martz et al., 2006; Torres-Franklin et al., 2009].

В ЖК-составе липидов, выделенных из семян и хвои различных видов сосны, ели и других видов хвойных, идентифицированы $\Delta 5$ полиметилен-разделенные жирные кислоты с $\Delta 5$ -положением двойной связи ($\Delta 5$ -UPIFA), такие как $\Delta 5,9$ -18:2 (таксолеиновая), $\Delta 5,9,12$ -18:3 (пиноленовая), $\Delta 5,9,12,15$ -18:4 (конифероновая), $\Delta 5,11,14$ -20:3 (скиадоновая), $\Delta 5,11,14,17$ -20:4 (юнипероновая) [Martz et al., 2006]. Рассмотрение функциональных характеристик $\Delta 4$ -, $\Delta 5$ -, $\Delta 6$ - и $\Delta 8$ -десатураз или фронтальных (внешних) десатураз, участвующих в биосинтезе ненасыщенных ЖК с тремя и более двойными связями, показывает, что $\Delta 5$ -десатураза у мхов, лишайников, микроорганизмов и в клетках животных принимает участие в биосинтезе арахидоновой ($\Delta 5,8,11,14$ -20:4) и эйкозапентаеновой ($\Delta 5,8,11,14,17$ -20:5) кислот [Mongrand et al., 2001; Martz et al., 2006]. В ЖК-составе липидов, выделенных из фотосинтетических тканей и семян хвойных, содержание $\Delta 5$ -UPIFA может составлять до 30,0 % от суммы ЖК и выше [Mongrand et al., 2001; Wolff et al., 2001; Макаренко и др., 2008].

В настоящее время трудно объяснить присутствие этих необычных жирных кислот в значительных количествах в липидах фотосинтетических и нефотосинтетических тканей некоторых видов растений. Предполагается, что изменения в содержании $\Delta 5$ -UPIFA в липидах хвойных (семенах, хвое) могут быть связаны с их устойчивостью к низким температурам [Wolff et al., 2001; Wolff, Cristie, 2002].

Несмотря на большое внимание, уделяемое в настоящее время изучению мембранных липидов растительной клетки культур-

ных видов растений (рис, кукуруза, табак, соя и др.), многие вопросы липидного обмена при действии низких температур, особенно для хвойных видов (сосна, ель и др.) остаются малоизученными [Oquist, 1982; Макаренко и др., 2014; Romanova и др., 2015]. Известно, что в растительных организмах, синтезирующих ПНЖК, при снижении температуры происходит увеличение их содержания в составе мембранных липидов [Лось, 2001].

Параметры фотосинтеза (сезонная фотосинтетическая продуктивность) свидетельствует о состоянии растительного организма в зависимости от климатических условий вегетационного периода. Важным и порой определяющим при этом является ранневесенний период вегетации, от условий которого будет зависеть начало фотосинтеза – освещенности и температуры воздуха [Суворова, 2009].

Цель настоящей работы – изучение динамики сезонных изменений в жирнокислотном составе суммарных липидов хвои ели сибирской (*Picea obovata*) в ранневесенний и летний периоды вегетации в условиях климатических факторов юга Восточной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для изучения ЖК-состава липидов хвои ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) отбирался в экспериментальном насаждении хвойных пород (сосны, ели и лиственницы), заложенном на территории СИФИБР СО РАН в 1984 г. в весенне-летний период (с марта по июль 2010 г.). Отбирали однолетнюю (второго года жизни) хвою с южной стороны в средней части крон трех деревьев. Фазы вегетации ели сибирской в условиях исследования: март – середина апреля – фаза зимнего (вынужденного покоя); с 15.05 – фаза набухания почек; с 25.05 – начало роста побегов, хвои; 9.07 – окончание роста побегов [Суворова, 2009]. Образцы хвои (0,5 г) замораживали в жидком азоте и растирали в агатовой ступке до получения однородной массы, переносили в делительную воронку объемом 50 мл и экстрагировали липиды смесью хлороформ – метанол – вода (1 : 2 : 0,8 v/v) [Beigh, Dyer, 1959]. Хлороформ из липидного экстракта удаляли под вакуумом с помощью ротаторного испарителя RVO-64 (Чехия).

Метилловые эфиры ЖК получали по методу [Romanova и др., 2015]. К экстракту липидов после удаления растворителя добавляли 1%-й метанольный раствор H_2SO_4 и нагревали на водяной бане при 60 °С в течение 30 мин. После охлаждения к полученной смеси добавляли воду (до 1/2 объема смеси) и трижды экстрагировали МЭЖК гексаном. Дополнительную очистку метиловым эфиром жирных кислот (МЭЖК) проводили методом трехслойной хроматографии (ТСХ) на стеклянных пластинках с крупнопористым силикагелем (КСК) (Россия). Подвижной фазой служил бензол. Анализ МЭЖК проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973N/6890N MSD/DS Agilent Technologies (США). Детектор – масс-спектрометр – квадруполь, способ ионизации – электронный удар (EI), энергия ионизации 70 эВ, для анализа применяли режим регистрации полного ионного тока. Для разделения использовали капиллярную (полярную) колонку HP-INNOWAX (30 м × 250 мкм × 0,50 мкм). Неподвижная фаза – полиэтиленгликоль. Подвижная фаза – гелий, скорость потока газа 1 мл/мин. Температура испарителя 250 °С, источника ионов – 230 °С, детектора – 150 °С, температура линии, соединяющей хроматограф с масс-спектрометром, 280 °С. Диапазон сканирования 41–450 а.е.м. Объем вводимой пробы – 1 мкл, разделение потоков 5 : 1. Хроматографирование выполняли в изотермическом режиме при 200 °С. Идентификацию МЭЖК проводили методом масс-спектрометрии с использованием библиотеки масс-спектров NIST 05 [Torres-Franklin et al., 2009]. Относительное содержание ЖК определяли в весовых процентах. Для оценки ненасыщенности ЖК в липидах хвои ели сибирской использовали индекс ненасыщенности: $ИН = \sum P_j / 100$, где P_j – содержание (вес. %) ненасыщенных ЖК, умноженное на число двойных связей в каждой кислоте [Christie, 1993; Dobson, Christie, 2002]. Активность ацил-липидных ω6- и ω3-мембранных десатураз, участвующих в биосинтезе линолевой и α-линоленовой кислот, определялась из процентного содержания олеиновой, линолевой и α-линоленовой кислот как олеил-десатуразное (ODR) и линолеил-десатуразное (LDR) отношения (1), (2) [Cartea et al., 1998].

$$ODR = (\%C18:2 + \%C18:3) / (\%C18:1 + \%C18:2 + \%C18:3), \quad (1)$$

$$LDR = (\%C18:3) / (\%C18:2 + \%C18:3). \quad (2)$$

В табл. 2 представлены средние данные из 3–4 биологических повторностей и их стандартные отклонения. Статистическую обработку экспериментальных данных осуществляли с использованием пакета статистического анализа в среде Microsoft Office Excel 2010, STATISTICA. Достоверность различий сравниваемых средних изменений подтверждена с использованием *t*-критерия Стьюдента ($p \leq 0,05$) [Реброва, 2002].

Параллельно проводили наблюдения за факторами среды. Температуру воздуха регистрировали 12-точечным регистратором КСМ (Россия) с термисторными термодатчиками. Интенсивность солнечной радиации измеряли пиранометрами Янишевского с автоматической регистрацией на потенциометре КСП (Россия). Температуру почвы на глубине 5 см измеряли термометрами Савинова.

Содержание пигментов в хвое определяли спектрофотометрически (спектрофотометр СФ-56, ЛОМО, Россия) после их извлечения 100%-м ацетоном [Шлык, 1971]. Использовали однолетнюю (второго года жизни) хвою с побегов средней части кроны. Опыт проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. Содержание хлорофилла в светособирающих комплексах фотосинтетических единиц (ССК ФСЕ) рассчитывали согласно [Maslova, Popova, 1993]. Фотосинтетическую продуктивность измеряли с помощью многоканальной установки, смонтированной на основе ИК-газоанализатора “InfraLyt-4” [Щербатюк и др., 1991]. Годичную фотосинтетическую продуктивность рассчитывали как сумму показаний фотосинтетической продуктивности за все месяцы вегетации.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вегетационный период 2010 г. характеризовался неравномерным распределением осадков и в целом суммарное их количество оказалось на 15 % меньше среднемноголетних значений (табл. 1). Средняя месячная температура воздуха держалась несколько выше среднемноголетних значений, кроме ранне-

Климатическая характеристика вегетационного периода 2010 г.

Показатель	Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Осадки, мм	2с010*	–	56	64	65	166	30	6
	ср. многолет.*	16	32	70	92	85	44	21
Среднемесячная температура воздуха, °С	2010	–0,4	9,2	15,8	19,5	14,3	9,1	3,1
	ср. многолет.*	1,0	8,4	14,8	17,6	15,0	8,1	0,5
Среднемесячная температура почвы (20 см), °С	2010	–	1,2	7,4	12,6	12,3	10,6	6,2
	ср. многолет.*	0,0	7,0	12,8	16,8	15,9	10,3	3,4
Месячная суммарная солнечная радиация, моль · м ⁻²	2010	–	2666	3186	2649	2269	1823	866
	ср. многолет.*	02150	2720	2808	2637	2219	1647	1076

* Среднее многолетнее за 100 лет [Климат Иркутска, 1981].

весеннего периода. Средняя месячная температура почвы на глубине 20 см также сохранялась ниже среднееголетних значений на протяжении периода вегетации. Значения средней месячной суммарной солнечной радиации незначительно превышали среднееголетние значения в отдельные месяцы вегетации. Таким образом, вегетационный период являлся в целом благоприятным, умеренно влажным и теплым, но с холодной и затяжной весной. Начало фотосинтетической активности зафиксировано в первых числах мая, на месяц позже, чем в другие годы. Фотосинтетическая продуктивность *P. obovata* за весь сезон вегетации 2010 г. составила 3,16 г СО₂ г⁻¹ · сез⁻¹ и соответствовала средним значениям сезонной продуктивности фотосинтеза у этого вида за последние пять лет.

На основании полученных данных можно заключить, что в течение периода наблюдений (весенне-летнего периода 2010 г.) состав ЖК липидов хвои *P. obovata* изменялся.

Из данных табл. 2 следует, что в составе насыщенных ЖК преобладала пальмитиновая (С16:0) кислота, относительное содержание которой варьировало в различные периоды от 16,3 % в начале марта до 22,4 %, в середине апреля, и снижалось до 13–14 % в июне и июле.

В составе суммарных липидов хвои ели сибирской идентифицированы насыщенные ЖК, такие как стеариновая (С18:0), арахидоновая (С20:0), бегеновая (С22:0), трикозановая (С23:0) и лигноцериновая (С24:0) кислоты. В составе насыщенных ЖК липидов хвои ели также идентифицированы лауриновая (С12:0) и миристиновая (С14:0) кислоты. Со-

держание миристиновой кислоты (С14:0) в начале вегетации хвои ели составляло 2,6–2,7 % и увеличивалось до 3,3–3,9 % в апреле, а в летний период (июнь – июль) ее содержание уменьшалось до 2,4–2,9 %.

Содержание насыщенных ЖК в апреле составляло 35 %, что значительно превышало значения в конце марта – 21 %.

Известно, что биосинтез олеиновой кислоты в клетках высших растений происходит в строме хлоропластов с участием растворимой стеароил-АПБ-Δ9-десатуразы, которая вводит двойную связь в С18:0 с ее образованием. Стеароил-АПБ десатурируется до олеоил-АПБ (18:1-АПБ) введением *цис*-двойной связи между Δ9 и Δ10 углеродными атомами ацильной цепи в строме хлоропластов растворимой стеароил-АПБ Δ9-десатуразой [Ohlrogge, Browse, 1995; Shanklin, Cahoon, 1998].

В дальнейшем десатурация ЖК в пластидных и микросомальных мембранах растений осуществляется изоформами ацил-липидных десатураз (FAD). Введение второй и третьей двойных связей в ненасыщенные жирные кислоты с 18 углеродными атомами в хлоропластных мембранах осуществляется с участием ацил-липидных ω6 (FAD5 и FAD6) и ω3 (FAD7 и FAD8) мембранных десатураз [Лось, 2001].

В ЖК составе липидов хвои отмечалось большое разнообразие ЖК с очень длинной цепью: *cis*-Δ11-20:1 (гондоевая кислота), *cis*-Δ11,14-20:2 (бис-гомо-линолевая), *cis*-Δ11,14,17-20:3 (бис-гомо-линоленовая).

По известным данным фотосинтез хвойных в течение периода вегетации сопровождается изменением как в ультраструктуре хлоропластов, так и составе их липидов, не-

Жиринокислотный состав липидов хвои *Picea obovata* в 2010 г.

ЖК	10 марта	23 марта	6 апреля	20 апреля	5 мая	18 мая	1 июня	20 июля
C14:0	2,6* ± 0,5	1,9 ± 0,3	1,8 ± 0,4	3,7* ± 1,3	1,5 ± 0,3	1,8 ± 0,2	1,4 ± 0,1	2,7* ± 0,2
C16:0	16,3* ± 0,6	12,8* ± 0,3	18,1* ± 0,9	22,4* ± 2,0	15,3* ± 1,3	16,1 ± 0,4	13,1 ± 1,7	14,2 ± 1,6
C18:1Δ9	9,4 ± 0,8	8,7 ± 0,1	16,5* ± 0,6	16,6 ± 1,9	15,2 ± 0,6	9,1* ± 0,9	14,8* ± 0,6	6,9* ± 0,9
C18:2Δ5,9	1,0 ± 0,1	0,9* ± 0,1	1,3* ± 0,1	1,2 ± 0,1	1,2* ± 0,1	1,0* ± 0,1	1,0 ± 0,1	1,2* ± 0,1
C18:2Δ9,12	17,3* ± 0,3	15,2* ± 0,2	18,2* ± 1,0	15,4* ± 0,3	14,4 ± 0,1	13,7 ± 0,2	16,5* ± 0,7	14,1* ± 0,2
C18:3Δ5,9,12	6,3* ± 0,1	5,7* ± 0,2	6,8* ± 0,2	5,8* ± 0,0	5,7 ± 0,2	5,3 ± 0,4	5,2* ± 0,6	4,1* ± 0,2
C18:3ω3	29,2* ± 0,5	38,1* ± 1,6	19,9* ± 0,8	15,8* ± 1,6	28,7* ± 1,1	36,5* ± 0,7	30,9* ± 0,9	38,6* ± 0,6
C18:4Δ5,9,12,15	5,5* ± 0,7	4,1* ± 0,1	3,7 ± 0,1	2,9* ± 0,3	4,6* ± 0,4	6,3* ± 0,1	3,5* ± 0,4	4,4* ± 0,1
C20:3Δ5,11,14	1,3 ± 0,1	1,5 ± 0,1	1,9* ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,2* ± 0,1	1,1 ± 0,1	1,4* ± 0,1	1,8* ± 0,2
Σ _{НЖК}	22,9 ± 2,1	21,3 ± 2,0	25,5 ± 2,1	35,4* ± 2,3	24,2 ± 2,0	22,5 ± 2,0	22,2 ± 2,1	23,3 ± 2,0
Σ _{ННЖК}	77,1 ± 5,4	78,6 ± 5,1	74,5 ± 5,0	64,6* ± 4,8	75,8 ± 5,4	77,5 ± 5,3	77,7 ± 6,1	76,7 ± 5,7
ΣΔ5 UPIFA	9,7 ± 0,9	9,1* ± 0,8	14,3* ± 1,1	13,3 ± 1,2	13,7 ± 0,8	14,7* ± 0,7	12,1 ± 1,0	12,5 ± 1,1
ИН	1,9 ± 0,2	2,0* ± 0,1	1,7* ± 0,1	1,4* ± 0,1	1,8* ± 0,1	2,0 ± 0,1	1,9 ± 0,1	2,0 ± 0,1
Σ прочих ЖК	10,9 ± 0,8	11,2 ± 1,0	11,7 ± 1,0	14,5* ± 1,2	12,7* ± 0,9	9,0* ± 0,7	13,0* ± 1,1	12,1 ± 1,1

П р и м е ч а н и е. * Различия достоверны при $p < 0,05$; Σ_{НЖК} – сумма насыщенных ЖК. Σ_{ННЖК} – сумма ненасыщенных ЖК. Σ Δ5-UPIFA – сумма Δ5 ненасыщенных жирных кислот. ИН – индекс ненасыщенности. Σ прочих ЖК – сумма всех ЖК, массовая доля которых менее 1 % от суммы ЖК (C12:0, iso-C15:0, C15:0, C16:1Δ9, C16:1Δ7, C16:1Δ5, iso-C17:0, C16:2Δ5,9, C16:2Δ7,10, C17:0, C16:3ω3, C18:0, C18:1Δ11, C20:0, C20:1Δ11, C20:2ω6,11, C20:3Δ7,11,14, C21:0, C20:3ω3, C20:4Δ5,9,12,14, C20:4Δ5,11,14,17, C22:0, C23:0, C24:0). В таблице приведены средние значения из трех повторностей и их стандартные отклонения.

насыщенности и липид-белковом отношении в фотосинтетическом аппарате [Новицкая и др., 1985; Загирова, 1999]. В составе суммарных липидов хвои ели в период ранней весны (апрель) наблюдалось увеличение уровня насыщенных ЖК до 35,4 % (см. табл. 1). Этот период является началом фотосинтетической активности хвои и важнейших структурных перестроек хлоропластных мембран [Иванова, Суворова, 2014].

В переходные периоды ранней весны освещенность наряду с низкими температурами может являться агрессивным стрессовым фактором для фотосинтетических мембран хвои, что приводит к повышению уровня α-линоленовой кислоты до 38,1 % в составе липидов хвои в конце марта. Таким образом, первый период увеличения содержания ЖК, характеризующийся повышением содержания α-линоленовой кислоты, отмечается в послезимний период вегетации в марте. Ее высокий уровень в липидах хвои ели в послезимний период, вероятно, обуславливается высокой активностью генов *fad7* и *fad8* ациллипидной ω3-десатуразы, при этом величина LDR в конце марта возрастала до 0,73 по сравнению с началом месяца (рис. 1).

На рис. 2 приведены данные тесной связи между содержанием α-линоленовой кислоты в составе суммарных липидов хвои, температурой воздуха и содержанием хлорофилла в весенний период вегетации. Как видно, наблюдается тесная обратная взаимосвязь ее содержания с исследуемыми параметрами. То есть повышению содержания α-линоленовой кислоты соответствует понижение содержания хлорофиллов и снижение среднесуточной температуры воздуха, и наоборот.

Как видно из рис. 3 процесс перестройки мембран в апреле сопровождался накоплением моноеновых ЖК, главным образом олеиновой кислоты и ингибированием биосинтеза ПНЖК, при этом содержание α-линоленовой составляло 15,8 %.

Увеличение содержания триеновых ЖК липидов хвои ели сибирской в начале мая (см. рис. 3) связано, вероятно, с изменением внешних условий среды: оттаиванием почвы и подготовкой растения к росту хвои. В этот период также отмечено повышенное содержание хлорофиллов относительно предыдущего ранне-весеннего периода (рис. 4). Следует отметить тот факт, что начало фотосинтетической активности в исследуемый период веге-

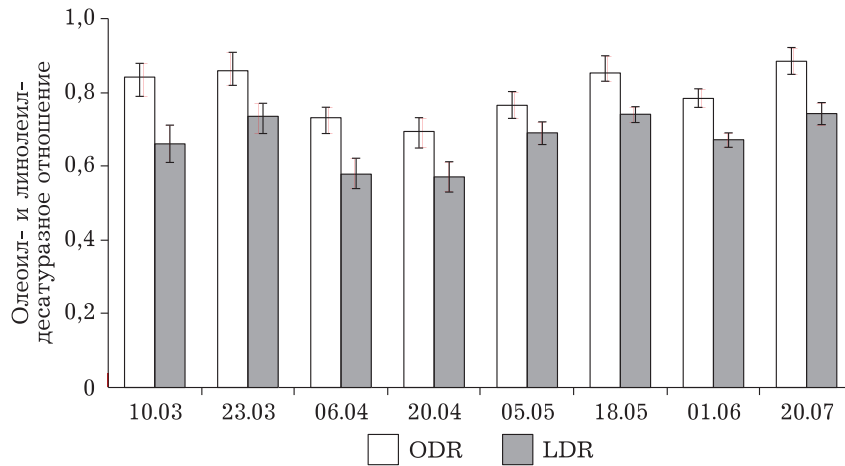


Рис. 1. Сезонная динамика десатурированной активности ЖК липидов хвои *P. obovata* в 2010 г.

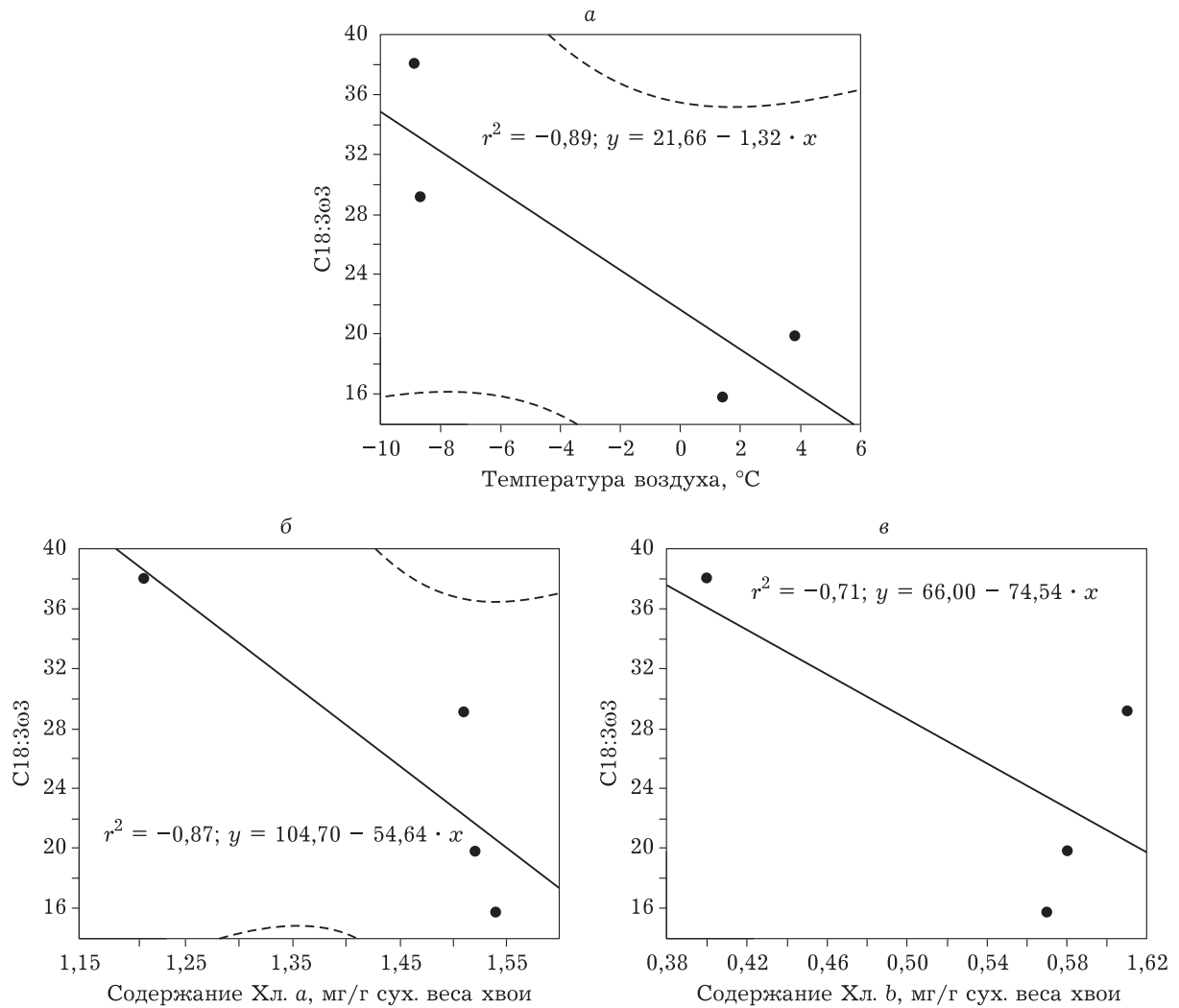


Рис. 2. Корреляция между содержанием α -линоленовой кислоты, среднесуточной температурой воздуха и содержанием хлорофилла в хвое *P. obovata* в весенний период вегетации 2010 г. Тесноту связи оценивали с помощью коэффициента Спирмена ($p < 0,05$)

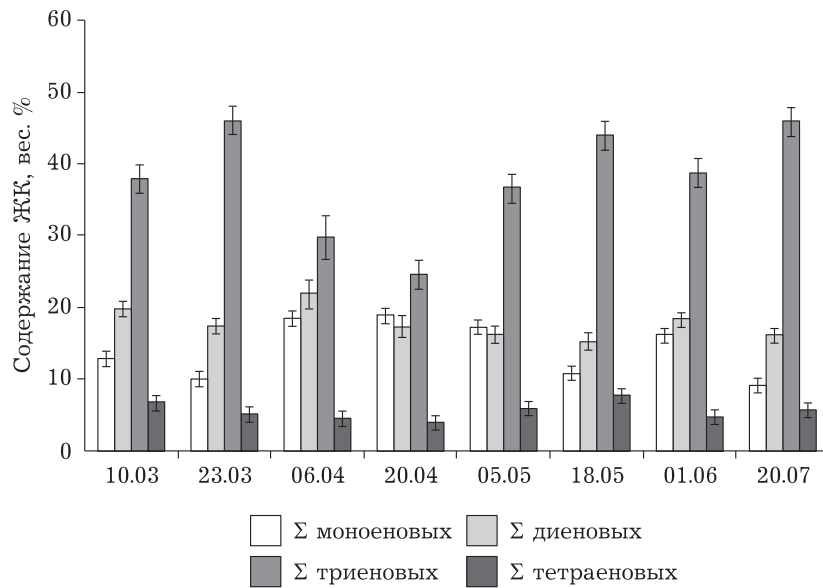


Рис. 3. Динамика содержания НЖК липидов хвои *P. obovata* в 2010 г.

тации зафиксировано в первых числах мая. Весеннее и летнее время характеризуется также усилением активности стеароил-АПБ Δ9 десатуразы и образованием олеиновой кислоты до 16,6 % (апрель).

В составе ЖК-липидов хвои *P. obovata* в этот период отмечалось уменьшение в 2 раза содержания α-линоленовой кислоты с 38,1 % в марте до 15,8 % в апреле, что, очевидно, связано с уменьшением активности гена *fad8* в структуре хлоропластных мембран в период ранней весны в связи с изменением температуры окружающей среды (рис. 5) [Лось, 2001].

Уровень олеатного десатуразного отношения (ODR) с середины весеннего и весь летний период изменялся слабо и составлял 0,8–0,9 (см. рис. 1).

Одной из важных характеристик липидов хвойных является присутствие Δ5-полиметиллен-разделенных кислот в хвое. В динамике Δ5-UPiFA обращает на себя внимание тот факт, что с апреля по июль содержание Δ5-полиметилленразделенных кислот оказалось в 1,5 раза выше, чем в марте. Это вызывает особый интерес в связи с тем, что высокое содержание этих кислот, так же как и α-линоленовой кислоты, в липидах хлоропластных мембран хвои сосны, ели и других хвойных обычно связывают с адаптацией растений к низким температурам [Wolff et al., 2001; Макаренко и др., 2008; Torres-Franklin et al., 2009]. В динамике содержания ЖК отмечается связь содержания линоленовой (Δ5,9,12-18:3) кислоты с динамикой содержания линолевой (Δ9,12-18:2).

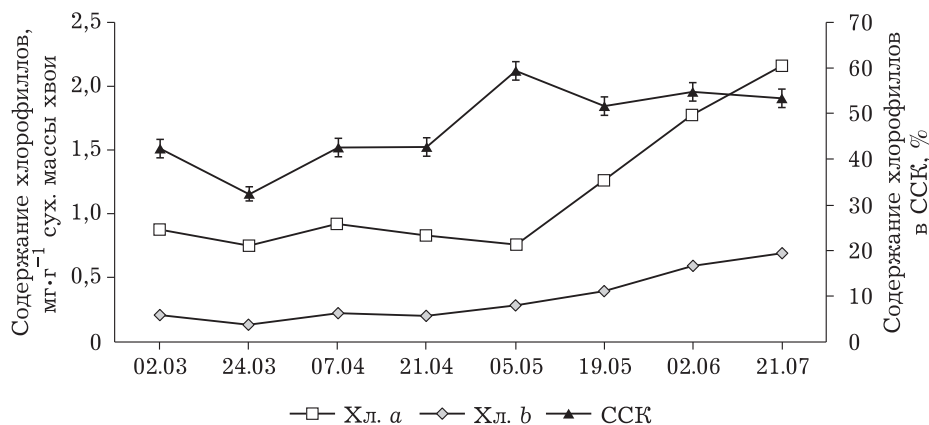


Рис. 4. Динамика содержания хлорофилла в хвое *P. obovata* в 2010 г.

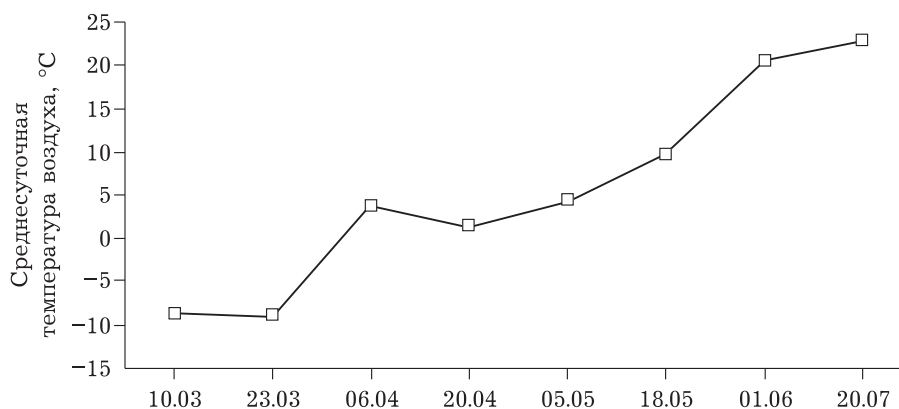


Рис. 5. Сезонная динамика среднесуточной температуры воздуха 2010 г.

Летнее увеличение содержания ПНЖК в липидах хвои *P. obovata* (см. табл. 1) совпадало с самым высоким за исследуемый период содержанием хлорофиллов (см. рис. 4) и некоторым увеличением ODR. По данным [Oquist, 1982; Оскорбина, 2010; Макаренко и др., 2014], увеличение содержания ненасыщенных ЖК в июле совпадало с максимальной концентрацией хлорофиллов в хвое, чему соответствует активное формирование семян хвойного дерева и перераспределение потоков ассимилятов к репродуктивным органам [Суворова, 2009].

Таким образом, исследование показало, что динамика относительного содержания ЖК-липидов хвои *P. obovata* в начальный период вегетации имеет сложный характер. Высокое содержание ПНЖК в послезимний период (в марте), характеризующееся повышением содержания α -линоленовой кислоты, связано с влиянием комплекса факторов, таких как высокий уровень солнечной радиации, характерные для этого времени года значительные суточные перепады температуры воздуха и отрицательные температуры корнеобитаемого слоя почвы. Вероятно, повышение уровня α -линоленовой кислоты в составе ЖК липидов хлоропластных мембран связано с текучестью липидного бислоя, что позволяет мембранам сохраняться при охлаждении и перегревании, т. е. при изменении окружающей среды. В то же время увеличение содержания ПНЖК в весенний период (в мае) совпадало с весенним максимумом содержания хлорофиллов в ССК ФСЕ и началом нетто-ассимиляции CO_2 , а летнее увеличение содержания ПНЖК липидов хвои *P. obovata* (в июле) – с максимальным содержанием хлорофиллов и, вероятно, способствовало

оптимальному протеканию фотосинтетических процессов и запасанию пула жирных кислот для предстоящего осеннего и зимнего периода.

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Биоаналитика” Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск).

ЛИТЕРАТУРА

- Антонов В. Ф. Липиды и ионная проницаемость мембран. М., 1982. 150 с.
- Загилова С. В. Структура ассимиляционного аппарата и CO_2 -газообмен у хвойных. Екатеринбург, 1999. 106 с.
- Иванова М. В., Суворова Г. Г. Структура и функция фотосинтетического аппарата хвойных в условиях юга Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2014. 102 с.
- Климат Иркутска / ред. Н. А. Швер, Н. П. Форманчук. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 246 с.
- Липидный обмен древесных растений в условиях севера: сб. ст. / Карел. фил. АН СССР, Ин-т леса / отв. ред. А. А. Егорова. Петрозаводск, 1983. 146 с.
- Лось В. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биол. химии. 2001. Т. 41. С. 163–198.
- Макаренко С. П., Коненкина Т. А., Путилина Т. Е., Донская Л. И., Музалевская О. В. Жирнокислотный состав липидов эндосперма и зародыша семян *Pinus sibirica* и *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 510–515.
- Макаренко С. П., Коненкина Т. А., Суворова Г. Г., Оскорбина М. В. Сезонные изменения жирнокислотного состава липидов хвои *Pinus sylvestris* // Там же. 2014. Т. 61. С. 129–134.
- Новицкая Ю. И., Чикина П. Ф., Софронова Г. И., Габуква В. В., Макаревский М. Ф. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: Наука, 1985. 156 с.
- Оскорбина М. В. Структурные функциональные особенности фотосинтетического аппарата хвойных в условиях Верхнего Прибайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2010. 19 с.
- Реброва О. Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. М.: МедиаСфера, 2002. 312 с.

- Суворова Г. Г. Фотосинтез хвойных растений в условиях Сибири. Новосибирск: Изд-во "Гео", 2009. 195 с.
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев / Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–169.
- Щербатюк А. С., Русакова Л. В., Суворова Г. Г., Янькова Л. С. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск: Наука, 1991. 135 с.
- Andreu V., Collados R., Testillano P. S., Risueno M. D., Picorel R., Alfonso M. *In situ* Molecular identification of the acid desaturase FAD7 from Soybean: Evidence of thylakoid membrane localization // *Plant Physiol.* 2007. Vol. 145. P. 1336–1344.
- Bligh E. G., Dyer W. J. A Rapid method of total lipid extraction and purification // *Can. Journ. Biochem. Physiol.* 1959. Vol. 37. P. 911–917.
- Cartea M. E., Migdal M., Galle A. M., Pelletier G., Guerche P. Comparison of sense and antisense methodologies for modifying the fatty acid composition of *Arabidopsis* oilseed // *Plant Sci.* 1998. Vol. 136. P. 181–194.
- Christie W. W. Preparation of ester derivatives of fatty acids for chromatographic analysis // *Advances in lipid methodology.* Dundee: Two Oily Press, 1993. P. 69–111.
- Dobson G., Christie W. W. Mass spectrometry of fatty acid derivatives // *Europ. Journ. Lipid. Sci. Technol.* 2002. Vol. 104. P. 36–43.
- Kabayashi K., Wada H. Role of lipids in chloroplast biogenesis // *Subcell Biochem.* 2016. Vol. 86. P. 103–125.
- Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of the plant pigment systems // *Photosynthetica.* 1993. Vol. 29. P. 195–203.
- Martz F., Kiviniemi S., Palva T. E., Saitinen M.-L. Contribution of omega-3 fatty acid desaturase and 3-keatoyl-ACP syntase II (KASII) genes in the modulation of glycolipid fatty acid composition during cold acclimation in birch leaves // *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57. P. 897–909.
- Mongrand S., Badoc A., Patouille B., Lacomblez C., Chavent M., Cassagne C., Bessoule J. J. Taxonomy of gymnospermae: multivariate analyses of leaf fatty acid composition // *Phytochemistry.* 2001. Vol. 58. P. 101–115.
- Ohlrogge J., Browse J. Lipid biosynthesis // *Plant Cell.* 1995. Vol. 7. P. 957–970.
- Oquist G. Seasons-induced changes in acyl lipids and fatty acids of chloroplast thylakoids of *Pinus sylvestris*: A correlation between the level of unsaturation of monogalactosyldiglyceride and the rate of electron transport // *Plant Physiol.* 1982. Vol. 69. P. 869–875.
- Provart N. J., Gil P., Chen W., Han B., Chang H.-S., Wang X., Zhu T. Gene expression phenotypes of *Arabidopsis* associated with sensitivity to low temperatures // *Ibid.* 2003. Vol. 132. P. 893–906.
- Ramlaier D. S., Qunt P. A., Harwood J. L. Control analysis of biosynthesis in tissue culture from oil crops shows that flux control is shared between fatty acid synthesis and lipid assembly // *Biochem. Journ.* 2007. Vol. 364–401.
- Romanova I. M., Semenova N. V., Zhivetev M. A., Graskova I. A. The composition of fatty acids of *Pinus sylvestris* L. of Olkha village surround forests // *J. Stress Physiol. Biochem.* 2015. Vol. 12. P. 42–51.
- Shanklin J., Cahoon E. Desaturation and related modifications of fatty acids // *Annu. Rev. Plant Physiol., Plant Mol. Biol.* 1998. Vol. 49. P. 611–641.
- Torres-Franklin M. L., Repellin A., Huynh V. B., d'Arcy-Lameta A., Zuily-Fodil Y., Pham-Thi A. T. Omega-3 fatty acid desaturase (FAD3, FAD7, FAD8) gene expression and linolenic acid content in cowpea leaves submitted to drought and after rehydration // *Environ. Experiment. Bot.* 2009. Vol. 65. P. 162–169.
- Wang Z., Benning C. Chloroplast lipid synthesis and lipid trafficking through ER-plasdtid membrane contact sites // *Biochem. Sps. Trans.* 2012. Vol. 40. P. 457–463.
- Wolff R. L., Lavialle O., Pedrone F., Deluc L. G., Marpeau A., Aitzemuller K. Fatty acid compositions of Pinaceae as taxonomic markers // *Lipids.* 2001. Vol. 36. P. 439–451.
- Wolff R. L., Christie W. W. Structure, practical sources (gymnosperm seeds), gas- chromatographic data (equivalent chain lengths), and mass spectrometric characteristics of all-cis Δ^5 -olefinic acids // *Eur. Journ. Lipid. Sci. Technol.* 2002. Vol. 104. P. 234–244.

Fatty Acid Composition of Total Lipids in Needles of *Picea obovata* in the Spring Vegetation Period

M. V. IVANOVA, S. P. MAKARENKO, G. G. SUVOROVA

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontov str., 132
E-mail: omaria-84@yandex.ru

The dynamics of the fatty acid composition of total lipids in needles of *Picea obovata* L. during the first half of the vegetation period in 2010 (March–July) was studied. In the composition of unsaturated FA of total lipids of *Picea obovata* needles in the post-winter (10.03–6.04), spring (20.04–18.05), and summer (1.06–20.07) periods, three FA content peaks characterized by the increase in the content of 6-linolenic acid were revealed. For the post-winter and spring vegetation periods, the UFA increase was accompanied by the increase in the desaturase ratio (ODR and LDR). The spring peak of the 18:3w3 content coincided with the spring peak of the content of chlorophylls in LHC PSU and the beginning of the net CO₂ assimilation while the summer one coincided with the highest content of chlorophylls in the studied period. Possible variants of the participation of FA in the transformation mechanisms of the structural and functional organization of the photosynthetic apparatus of a coniferous plant are discussed.

Key words: *Picea obovata*, fatty acids, desaturase, chlorophyll.