

УДК 571.1/581.5

СОСТАВ ЛИПИДОВ И ЖИРНЫХ КИСЛОТ В ЛИСТЬЯХ ПАПОРОТНИКА *MATTEUCCIA STHRUTHIOPTERIS*, ФОРМИРУЮЩИХСЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ КАДМИЯ

О. А. Розенцвет¹, Е. С. Богданова¹, С. В. Мурзаева²

¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН

² Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН

Исследовали влияние нитрата кадмия (100 мкМ) на развитие папоротника *Matteuccia sthruthiopteris* при инкубировании в течение 10 сут на среде Кнопа. При накоплении кадмия растениями до 80 % металла аккумулируется в придаточных корнях, а остальная часть распределяется по стволу и корневищу и далее в надземных формирующихся листьях. В улитках и взрослых листьях кадмий обнаруживается до 1,2 и 9 мкг/г сухой массы соответственно, при этом стимулируется рост и увеличивается биомасса взрослых листьев. На разных стадиях развития листьев происходят определенные изменения в составе липидов и жирных кислот, среди которых главными являются увеличение содержания гликолипидов, бетаинового липида и разнонаправленные изменения в составе фосфолипидов. Сделан вывод об устойчивости *M. sthruthiopteris* к кадмию за счет адаптационных возможностей, которые реализуются на организменном и клеточном уровнях.

Ключевые слова: *Matteuccia sthruthiopteris*, липиды, жирные кислоты, кадмий.

O. A. Rozentsvet, E. S. Bogdanova, S. V. Murzaeva. COMPOSITION OF LIPIDS AND FATTY ACIDS IN THE FORMING LEAVES OF THE FERN *MATTEUCCIA STHRUTHIOPTERIS* IN THE PRESENCE OF CADMIUM

The effect of cadmium nitrate on the leaf growth and lipid composition in the fern *Matteuccia sthruthiopteris* has been examined. The plants were incubated in Knop's medium in the presence/absence of 100 µM of cadmium nitrate during 10 days. The plants accumulated more than 80 % of cadmium in the roots. Accumulation of cadmium in the fiddleheads and mature fronds was about 1.2 and 9.0 µg/g dry weight, respectively. Cadmium was noted to stimulate growth and increase the biomass of mature fronds. At different stages of the leaf development, certain changes in the composition of lipids and fatty acids were observed, particularly, an increased synthesis of glycolipids and a betaine lipid, as well as multidirectional changes in the composition of phospholipids. It was concluded that *M. sthruthiopteris* is resistant to cadmium owing to adaptive features of the lipid metabolism implemented at the morphological and cellular levels.

Key words: *Matteuccia sthruthiopteris*, cadmium, lipids, fatty acids.

Введение

В последние годы в связи с быстрым развитием промышленности усиливается загрязнение

окружающей среды, в том числе и тяжелыми металлами (ТМ), в масштабах, не свойственных природе [Greger, 1999; Küpper, Kroneck, 2005; Титов и др., 2007]. Накопление ТМ в почве и воде

вынуждает живые организмы приспосабливаться к новым условиям среды за счет формирования целого ряда механизмов, в определенной степени связанных с устойчивостью клеточных мембран. Липидам мембран и их жирнокислотному (ЖК) составу отводится ведущая роль в регулировании текучести мембраны как одного из механизмов биохимической адаптации растений к условиям окружающей среды [Ипатова, 2005; Harwood, 1999b].

К наиболее токсичным для растений ТМ относится кадмий [Ильин, 1991; Шевякова и др., 2003]. Данные многих авторов показывают, что действие кадмия приводит к качественным и количественным изменениям в составе липидов, ингибированию путей их биосинтеза, редукции ненасыщенности жирных кислот, связанной с перекисным окислением [Ouariti et al., 1997; Jemal et al., 2000; Nouairi et al., 2006]. Характер изменений в содержании липидов существенно зависит от видовых особенностей организма, типа тканей и органов, а также природы металла, его концентрации и продолжительности воздействия [Tukendorf, 1993; Нестеров и др., 2009]. В ряде работ показано, что существует определенная зависимость в реакции растений на действие кадмия от их возраста [Drazkiewicz et al., 2003; Казнина и др., 2010], однако мало известно об участии липидов в этих процессах.

Среди современных растений папоротники являются одной из древнейших и наиболее жизнеспособных групп. Они представляют огромный интерес в изучении стратегии выживания растительных организмов, поскольку обладают достаточно простыми и эффективными приспособительными реакциями к условиям окружающей среды [Dyer, 1979]. Установлено, что некоторые виды папоротников способны связывать токсичные ТМ в достаточно больших количествах [Chang et al., 2009].

В связи с вышесказанным в настоящей работе исследовали качественный и количественный состав липидов и ЖК в листьях папоротника *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro при их формировании под влиянием кадмия. Следует подчеркнуть, что молодые листья данного вида папоротника у некоторых народов используются в пищу [Намзалова, Шмаков, 2009]. Количественные и качественные модификации липидного спектра, вызванные влиянием ТМ, и их накопление в растительных тканях приводят к изменению пищевой ценности растений. Этот аспект в исследовании липидов не менее значим, чем изучение приспособительных реакций растений.

Материалы и методы

M. struthiopteris (страусник обыкновенный) относится к отряду Polypodiophyta, классу

Polypodiopsida, порядку Polypodiales, семейству Onocleaceae [Черепанов, 1995]. Это столонообразующий вид папоротника, имеет короткий вертикальный ствол с отходящими корнями, который обычно называют корневищем. На верхушке стволика располагается крупная почка, в ней заложены несколькими кругами зачатки листьев.

Папоротники выкапывали из почвы в мае, когда растения находились еще в состоянии покоя. Для опытов использовали корневища без листьев, которые промывали в проточной воде, обсушивали, взвешивали и помещали в отдельные сосуды на питательную среду Кнопа (соотношение веса корневища к объему среды 1 : 4). После адаптации в течение 1 сут к новым условиям в питательную среду однократно добавляли нитрат кадмия в концентрации 100 мкМ. Растения инкубировали в условиях освещения 400 ± 200 лк при 15-часовом световом дне и температуре 20°C. Ростовые процессы оценивали по приросту биомассы надземных частей и длине сформировавшейся листовой пластины по истечении 10 сут. Для биохимических анализов использовали ткани фотосинтезирующих органов: улитки и сформировавшиеся взрослые листья, разделенные на верхние, срединные и нижние сегменты.

Липиды выделяли по методу [Bligh, Dyer, 1959]. Количественное содержание суммарных липидов (СЛ) определяли гравиметрически. Фосфолипиды (ФЛ) разделяли методом двумерной тонкослойной хроматографии (ТСХ) на стеклянных пластинках 6 x 6 см с закрепленным слоем силикагеля с использованием систем растворителей: первое направление – хлороформ : метанол : бензол : аммиак (130 : 60 : 20 : 12 по объему); второе – хлороформ : метанол : бензол : ацетон : уксусная кислота (140 : 60 : 20 : 10 : 8). Проявляли ФЛ 10%-й H₂SO₄ в метаноле с последующим нагреванием при 180°C в течение 15 мин. Количество ФЛ определяли по содержанию неорганического фосфора [Vaskovsky, Latyshev, 1975].

Гликолипиды (ГЛ) разделяли методом одномерной ТСХ на пластинках 10 x 10 см с использованием системы растворителей – ацетон : бензол : вода (91 : 30 : 8 по объему). Проявляли ГЛ 5%-м раствором 12MoO₃ x H₃PO₄ в метаноле с последующим нагреванием при температуре 150°C в течение 10 мин. Количество ГЛ определяли денситометрическим способом [Кейтс, 1975].

Содержание бетаинового липида 1,2-диацилглицерил-3-О-4'-(N,N,N-триметил) гомосерина (ДГТС) определяли спектрофотометрически, как описано в работе [Rozenstvet, 2000].

Для анализа ЖК использовали их метиловые эфиры, которые получали путем кипячения в 5%-й HCl в метаноле. Полученные эфиры

анализировали на хроматографе «Хроматэк Кристалл 5000.1» (Россия) с помощью 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.

Содержание кадмия в тканях определяли после мокрого озоления на атомно-абсорбционном спектрофотометре «МГА-915» (Россия) [Голубкина, 1995].

Данные обрабатывали в программе Excel. В таблицах и на рисунках представлены средние арифметические значения из трех биологических повторностей и их стандартные отклонения от среднего.

Результаты и обсуждение

Листья, или вайя папоротников, в отличие от цветковых и древесных растений, представляют собой нечто промежуточное между листьями в обычном понимании и ветвями побегов [Шмаков, 2007]. Развитие зеленой части растений начинается с появления побега в форме улиткообразного листа. Улитка в начале роста под влиянием гормона ауксина быстро раскручивается, и внутренняя сторона улитки растет быстрее, чем верхняя. Дальнейший рост листостебельной части папоротников происходит делением одной апикальной клетки – инициали, которая делится и в дальнейшем формирует ткани побега [Капранова, 2006].

Различия между листьями возрастных серий объясняются изменениями ритмичности деятельности точки роста на протяжении онтогенеза. Это приводит к созданию одного и того же органа, отдельные части которого отличаются друг от друга в структурном и функциональном отношении [Лодкина, 1983].

В полностью развернувшемся листе можно выделить растущую верхнюю, сформированную срединную и наиболее зрелую нижнюю части. Наличие нитрата кадмия в концентрации 100 мкМ в инкубационной среде в течение 10 сут не приводило к гибели растений, а оказывало стимулирующие действие на рост и развитие фотосинтезирующих органов папоротников. Внесение кадмия в корнеобитаемую среду способствовало увеличению биомассы листьев в 1,6, а их длины – в 1,3 раза (рис. 1А, Б).

По данным атомно-адсорбционного анализа, содержание кадмия в придаточных корнях составляло 51,4 мкг/г сухой массы (табл. 1). В тканях развернувшихся листьев в целом адсорбировалось до 9 мкг кадмия на 1 мг сухой массы. Наибольшее количество кадмия накапливалось в верхней части листьев. Всего в растении, включая корневище и надземную часть, аккумуля-

лировалось до 30 % внесенного в питательный раствор металла, из них только 4,6 % транспортировалось в фотосинтезирующие органы. Согласно классификации растений по их способности накапливать ТМ, данный вид папоротников можно отнести к растениям-исключителям, поскольку наибольшая часть поглощенного металла оставалась в корнях [Prasad, 1998].

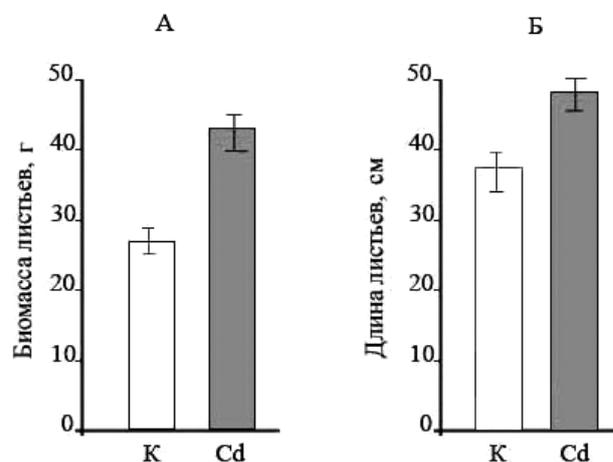


Рис. 1. Влияние кадмия на биомассу (А) и длину листьев (Б) *M. sturthiopteris*

Здесь и на рис. 2: светлые столбики – контроль; темные – под воздействием кадмия, 100 мкМ

Таблица 1. Содержание кадмия в корневой и надземной частях *M. sturthiopteris*

Части растений	Cd, мкг/г сухой массы	Поглощенный металл, %
Придаточные корни	51,4±1,9	23,2±2,0
Сердцевина корневища	2,5±0,3	1,1±0,2
Улитки	1,2±0,5	0,5±0,0
Лист:		
верхушечная часть	4,1±0,6	2,0±0,2
срединная часть	3,2±0,9	1,4±0,3
нижняя часть	1,7±0,1	0,7±0,1

Содержание СЛ (рис. 2), выделенных из нативных тканей верхней части листьев контрольных вариантов, было значительно больше, чем в улитках. Под влиянием кадмия количество СЛ в средней и нижней частях листьев увеличивалось на 10–25 % по сравнению с контролем. В верхней части листьев наблюдался обратный эффект, что, возможно, связано с большим концентрированием металла.

Анализ полярных липидов, которые являются структурной основой биологических мембран, показал, что в их состав входят ГЛ, ФЛ и ДГТС (рис. 3). По мере роста листьев в контрольных вариантах менялось соотношение полярных липидов: от наименьшего содержания ГЛ в улитках до максимального в липидах срединной части. Под влиянием кадмия относительное количество ГЛ увеличива-

лось в 1,4–1,8 раза практически во всем листе. Содержание ФЛ уменьшалось в 1,1–1,4 раза, особенно значительно в улитках и верхней части листьев (см. рис. 3). ДГТС в составе полярных липидов контрольных опытов варьировал от 0 до 2,5 % от суммы полярных липи-

дов, причем в улитках он был наибольшим, а в зрелых частях листьев не был обнаружен. Кадмий в корнеобитаемой среде приводил к увеличению содержания ДГТС в улитках, верхней и срединной частях и его новообразованию в нижней части листьев растений.

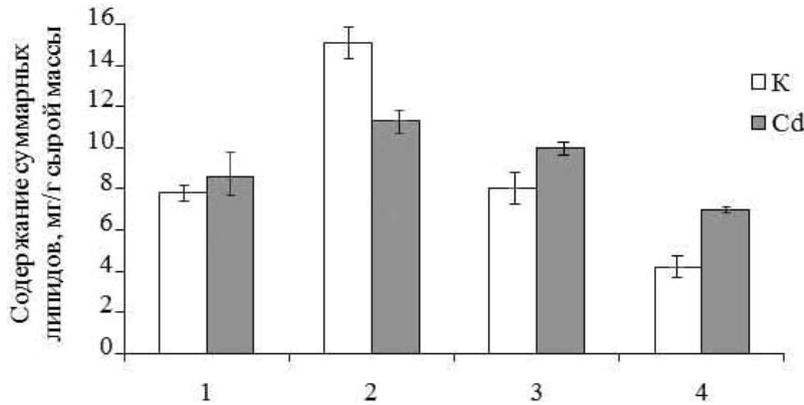


Рис. 2. Влияние кадмия на суммарные липиды (мг/г сырой массы) в формирующихся листьях *M. sturthiopteris*

Здесь и на рис. 3, 4: 1 – улитки, 2 – верхняя часть листа, 3 – срединная часть листа, 4 – нижняя часть листа

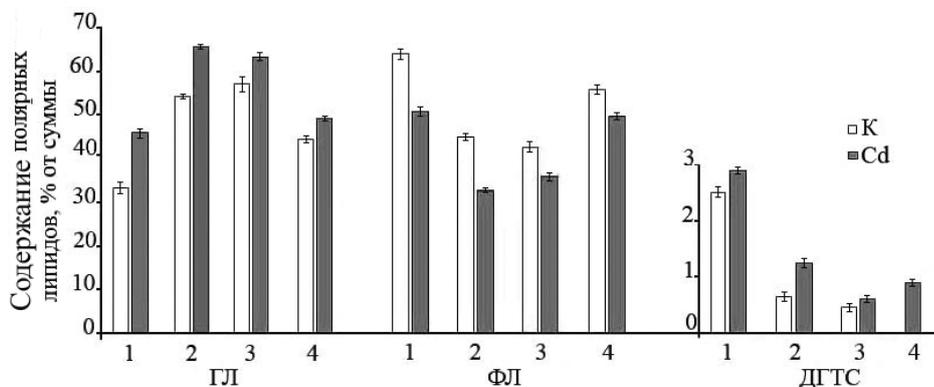


Рис. 3. Влияние кадмия на состав полярных липидов в формирующихся листьях *M. sturthiopteris*

ГЛ представлены в листьях папоротника традиционным составом: моногалактозилдиацилглицерином (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерином (ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерином (СХДГ) (табл. 2). Как видно из данных этой таблицы, в условиях наших экспериментов в контрольных вариантах при формировании листьев из улитки до взрослого листа происходило увеличение относительного содержания МГДГ на фоне снижения других ГЛ, особенно СХДГ. Под влиянием кадмия содержание МГДГ снижалось во всех частях развернувшихся листьев, а ДГДГ увеличивалось в большей степени в нижней части листа (в 1,2 раза). Еще большее увеличение было выражено для СХДГ: его содержание в составе ГЛ возрастало в тканях улиток (в 1,3 раза) и листьях (в 2,3–3,7 раза) по сравнению с контролем.

Известно, что МГДГ и ДГДГ содержатся как в оболочке хлоропластов, так и в мембранах тилакоидов и гран [Hózl, Dórmán, 2007]. Оба эти липида стабилизируют фотосинтетические мембраны, связанные с функционированием фотосистем (ФС) I и ФС II, но МГДГ играет еще важную роль в стабилизации сильно искривленных участков мембраны тилакоидов и уча-

ствует в переносе электронов [Murata, 1983]. СХДГ локализован только в мембранах тилакоидов. Предполагается, что благодаря тому, что СХДГ является отрицательно заряженным, он участвует в процессе формирования гран и обеспечивает оптимальную конфигурацию мембран для активного электронного транспорта в ФС II [Мокроносков, Гавриленко, 1992; Dórmán, Venning, 2002]. Очевидно, увеличение содержания СХДГ в составе липидов можно расценивать как компенсацию избытка катионов, которые приносят ионы кадмия при их проникновении в клетку.

Не менее важным для нормального процесса фотосинтеза является соотношение двух других ГЛ [Krupa, Baszynsky, 1989; Skorzynska et al., 1991; Nouairi et al., 2006]. По литературным данным, соотношение МГДГ/ДГДГ в хлоропластах должно быть не менее 2 [Гудвин, Мерсер, 1986]. Меньшие значения могут указывать на нарушение структуры мембран тилакоидов и деградацию фотосинтетических доменов, содержащих ФС II [Nouairi et al., 2006]. В липидах листьев контрольных вариантов соотношение МГДГ/ДГДГ увеличивалось по мере их разви-

тия от 1,6 до 3,6, причем максимальным оно было в липидах срединной части листа (рис. 4). Наличие кадмия в среде выращивания и его аккумуляция в листьях приводили к увеличению соотношения МГДГ/ДГДГ в липидах улиток до значения, равного 2, однако в нижней части листа соотношение МГДГ/ДГДГ снижалось до 1,6. Накопление кадмия в количестве 4,1 мкг/г сухой массы (см. табл. 1) в верхних частях листьев не влияло на соотношение главных ГЛ, в отличие от сформированных ранее нижних частей, в которых при меньшем (1,7 мкг/г) содержании кадмия наблюдалось изменение их соотношения.

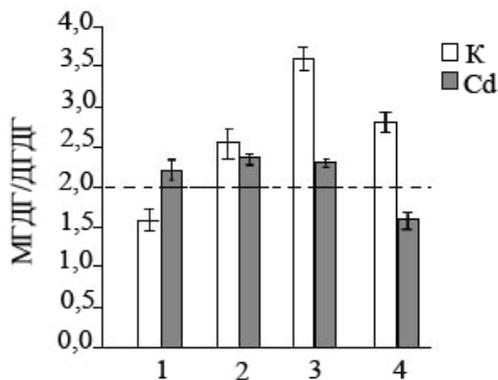


Рис. 4. Влияние кадмия на соотношение МГДГ к ДГДГ в формирующихся листьях *M. sturthiopteris*

Во фракции ФЛ главными липидами являются фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), фосфатидилинозит (ФИ) и фосфатидилглицерин (ФГ). Обнаружены также минорные компоненты дифосфатидилиглицерин (ДФГ), фосфатидная кислота (ФК), фосфатидилсерин (ФС) и лизофосфатиды (ЛФ) (см. табл. 2). Внесение кадмия в питательную среду способствовало снижению уровня ФХ в среднем в 1,2 раза практически у всех образцов растений. Относительное содержание ФЭ в составе ФЛ улиток снижалось в 1,8 раза, во взрослых листьях оно увеличивалось и наиболее интенсивно в верхних частях. Количественные изменения в относительном содержании ФГ отмечены только для липидов улиток. Кроме того, менялся уровень ФИ, который, согласно литературным данным, в значительных количествах присутствует в митохондриях. В верхней и нижней частях листа содержание ФИ снижается в 1,8 и 1,4 раза. Отмечены значительные изменения в сторону увеличения в содержании минорных компонентов ФЛ. Например, в тканях улиток увеличивалось количество ФК, а в развитом листе – содержание ДФГ и лизоформ ФЛ (в контроле они отсутствовали). ЛФ – это продукты распада ФЛ при действии

фосфолипазы А, они токсичны и разрушают мембраны [Bargmann, Munnik, 2006; Wang et al., 2006]. В то же время ионы кадмия способствовали увеличению лабильного компонента ФС, который метаболически связан с синтезом ФЭ [Hölzl, Dörman, 2007]. Эти данные свидетельствуют о разнонаправленных изменениях в липидном обмене в клетках улиток и листьев папоротников, которые происходят под действием кадмия.

Таким образом, в улитках и взрослых листьях под влиянием кадмия меняется состав структурных компонентов фотосинтетических мембран хлоропластов и других мембранных структур клетки, которые в значительной степени были связаны со стадией формирования листьев.

Показателем модификации биологических мембран служат также изменения в составе ЖК липидов. Увеличение количества ненасыщенных ЖК придает мембранам большую текучесть, приобретаются свойства пластичности мембран [Harwood, 1999a]. Под действием ТМ возможно увеличение количества насыщенных ЖК, что приводит к снижению их проницаемости, благодаря чему осуществляется защита от воздействия ТМ [Rama Devi, Prasad, 1999]. Вместе с тем увеличение насыщенности ЖК может приводить к снижению активности ФС II за счет увеличения расстояния между светособирающим комплексом и реакционным центром [Мокроносков, Гавриленко, 1992].

Результаты анализа ЖК общей липидной фракции, выделенной из улиток и листьев *M. sturthiopteris*, представлены в табл. 3. Основную группу ЖК составляют кислоты с длинной цепью 16–18 атомов углерода, но довольно значителен (8,1–15,8 %) вклад длинноцепочечных ЖК (ДЦК). Ненасыщенные (ННК) ЖК представлены мононенасыщенными (С18:1), диеновыми (С18:2, С20:2) и полиненасыщенными ЖК. Среди последних преобладает линоленовая (С18:3) и арахидоновая (С20:4) ЖК. В сумме насыщенные кислоты (НК) (короткоцепочечные и ДЦК) составляли в контроле 32,3–42,5 %, а ННК – 57,6–67,7 %, что типично для этой группы растений [Heigh, 1969; Jamieson, Reid, 1975]. Доминирующей насыщенной ЖК является пальмитиновая кислота (С16:0). Содержание ее в контроле возрастало по мере формирования листьев (от 28,4 до 34 %). Под влиянием кадмия в нижней части листьев возрастало общее количество насыщенных ЖК (С14:0, С16:0, С20:0). Это означало, что пластичность (текучесть) мембран клеток в частях листьев, закончивших рост, уменьшалась. В улитках, срединной и верхней частях листьев соотно-

шение НК/ННК менялось незначительно, но существенно менялся состав ННК. Так, в липидах улиток увеличивалось содержание С18:1, в липидах верхней части – С18:1, С18:3 и С20:4 ЖК. В срединной части наблюдали увеличение содержания кислоты С18:1 и снижение С18:3. Следует подчеркнуть, что в листьях данного папоротника в контроле среди ДЦК большую часть ЖК составляют ненасыщенные кислоты (ДЦННК). Их содержа-

ние – 74,7–89,2 %. Под воздействием кадмия отношение насыщенных ЖК (ДЦНК) в этой группе кислот к ненасыщенным менялось неоднозначно: увеличивалось в улитках (с 8,6 до 10,9) и верхних частях листьев (с 3,2 до 5,3), а в срединных и нижних – снижалось. Таким образом, изменения в составе ЖК, так же как и в составе липидов, которые происходили под действием кадмия, зависели от стадии формирования листьев.

Таблица 2. Влияние кадмия на содержание индивидуальных полярных липидов в формирующихся листьях *M. sthruthiopteris* (% от суммы)

Липиды	Улитки		Части листа					
			верхняя		срединная		нижняя	
	К	Cd	К	Cd	К	Cd	К	Cd
Гликолипиды								
МГДГ	51,3±0,9	52,2±0,5	69,9±0,5	63,9±1,3*	73,9±0,1	62,2±1,5*	71,1±1,4	57,2±2,2*
ДГДГ	32,2±2,5	26,0±1,0*	27,3±0,9	27,6±1,1	21,0±1,0	26,0±1,6*	25,6±3,5	31,1±1,6*
СХДГ	16,4±3,5	21,7±0,3*	2,7±0,1	8,3±1,3*	4,9±0,8	11,1±0,9*	3,1±0,6	11,5±1,9*
Фосфолипиды								
ФХ	44,9±1,0	36,4±1,6*	42,7±0,1	37,3±5,8	40,4±0,1	33,0±0,6*	42,5±0,3	34,0±1,3*
ФЭ	31,4±1,7	17,1±3,4*	17,4±0,3	27,9±2,0*	22,6±1,6	24,7±1,5	25,9±0,7	28,1±2,5
ФГ	7,8±0,9	4,9±1,7	13,0±0,2	15,0±3,8	16,8±0,8	16,9±0,4	10,7±2,8	9,4±3,2
ФИ	13,1±0,4	12,9±2,6	20,3±0,1	11,3±1,0*	12,8±0,6	13,7±1,2	15,6±1,1	11,3±1,4*
ФК	2,2±0,8	26,1±4,8*	5,8±0,5	5,6±3,3	6,6±0,8	8,6±0,8*	4,6±0,6	11,5±2,7*
ДФГ	0,2±0,1	1,5±0,3*	0,8±0,1	1,1±0,2	0,8±0,0	1,3±0,1	0,7±0,1	2,0±0,9*
ФС	0,4±0,1	1,1±0,3*	0,0±0,1	0,5±0,6*	0,0±0,0	0,8±0,0*	0,0±0,0	2,6±0,1*
ЛФ	0,0±0,0	0,0±0,0	0,0±0,1	1,3±0,0*	0,0±0,0	1,0±0,7*	0,0±0,0	1,1±0,1*

Примечания. Здесь и в табл. 3: К – отсутствие кадмия в среде, Cd – концентрация кадмия в среде 100 мкМ; * различия в контроле достоверны при P ≤ 0,05.

Таблица 3. Влияние кадмия на состав жирных кислот общих липидов в формирующихся листьях *M. sthruthiopteris* (% от суммы)

Кислоты	Улитки		Части листа					
			верхняя		срединная		нижняя	
	К	Cd	К	Cd	К	Cd	К	Cd
Насыщенные ЖК								
12:0	0,0±0,3	0,2±0,0	2,1±0,5	0,0±0,0	0,3±0,5	0,2±0,0	0,4±0,3	0,2±0,2
14:0	0,4±0,0	0,5±0,1	1,9±0,6	0,8±0,1	0,9±0,0	0,1±0,0	1,2±0,3	7,0±0,0
16:0	28,4±1,1	25,8±0,3*	29,7±0,3	32,3±0,5*	32,5±0,9	33,4±1,4	34,0±0,1	30,7±0,5*
18:0	1,8±0,1	2,3±0,3*	2,5±0,2	2,9±0,5	2,9±0,2	3,1±0,5	4,4±0,1	3,0±0,1*
20:0	0,4±0,2	0,4±0,0	0,5±0,1	0,5±0,7	0,5±0,1	0,5±0,4	0,8±0,2	3,6±0,4*
22:0	0,7±0,3	0,8±0,1	0,5±0,1*	0,7±0,1	0,2±0,1	0,3±0,1	1,1±0,0	0,8±0,1
23:0	0,6±0,1	0,1±0,0*	1,1±0,2	0,2±0,1*	0,2±0,2	0,0±0,0*	0,6±0,0	1,4±0,6*
	32,3±2,0	30,1±0,9*	38,3±0,0	37,4±1,8	37,5±1,5	37,6±2,1	42,5±1,4	46,7±1,1
Ненасыщенные ЖК								
16:1	2,7±0,3	3,3±0,2*	5,5±0,3	2,7±0,8*	3,5±0,1	1,2±0,0*	3,1±0,3	2,0±0,5*
18:1	0,5±0,1	0,5±0,1	1,3±0,2	2,2±0,3*	2,4±0,5	2,0±0,5	0,8±0,3	1,2±0,6
18:1	12,1±1,2	14,3±0,8	12,9±1,8	15,9±0,1*	7,1±0,5	19,6±1,1*	8,2±0,8	8,3±1,0
18:2	23,0±0,3	22,0±0,1	14,3±1,5	14,5±0,1*	14,8±0,7	14,3±2,0	15,9±0,4	14,3±2,0
18:3	15,3±0,8	15,6±0,9	16,0±1,1	17,6±0,1	23,4±2,0	19,2±0,0*	21,2±1,2	15,3±0,1*
20:2	0,2±0,0	0,4±0,1	1,3±0,9	0,2±0,4	0,2±0,0	0,2±1,0	1,1±0,3	5,0±0,4*
20:3	2,1±0,9	2,1±0,0	1,1±0,2	1,2±0,9	1,1±0,0	1,0±0,3	0,8±0,5	0,9±0,0
20:4	9,9±0,7	10,4±0,3	2,3±0,7	4,3±1,3*	3,0±0,2	3,7±0,1	3,7±0,2	4,2±0,0*
20:5	1,9±0,7	1,3±0,0	2,1±0,5	1,7±1,1	2,9±0,7	1,3±0,3	1,8±0,4	2,0±0,1
Х	0,0±0,0	0,0±0,0	4,9±0,3	2,4±0,4	4,2±0,5	0,0±0,0	1,0±0,8	0,3±0,0
	67,7±2,5	69,9±0,5	61,7±2,1	62,7±4,5	62,6±5,0	62,5±1,8	57,6±2,4	53,5±3,0*
НК/ННК	2,0	2,3	0,8	0,8	1,7	1,7	1,3	1,1
ДЦК	15,8±3,4	15,5±3,7	8,9±0,7	8,8±1,4	8,1±1,2	7,0±1,4	9,9±1,0	17,9±1,7
ДЦННК	14,1±4,3	14,2±4,6	6,8±0,5	7,4±1,7	7,2±1,3	6,2±1,5	7,4±1,3	12,1±2,9
ДЦНК/ДЦННК	8,6	10,9	3,2	5,3	8,0	7,7	3,0	2,1

Известно, что в толерантных растениях основными механизмами, обеспечивающими защиту от ТМ на клеточном уровне, являются: связывание металлов клеточными оболочками, активирование антиоксидантных систем, изменение метаболизма таким образом, чтобы уменьшить токсическое действие металла или ликвидировать его последствия [Sanita di Torri, Gabbrielli, 1999; Серегин, Иванов, 2001; Hall, 2002]. Как следует из наших данных, корневая система папоротника *M. sthruthiopteris*, так же как и многих других видов растений, способна ограничивать поступление кадмия в надземные органы [Иванов и др., 2003; Казнина и др., 2010]. Вместе с тем, как показали опыты, такая защита не обеспечивает полного задержания кадмия и часть его трансформируется по растению. Присутствие кадмия в корнеобитаемой среде и его накопление в надземных органах вызывали изменения в составе липидов и ЖК, направленных на поддержание целостности и нормальной структурированности клеточных мембран растения. Отметим, что как в накоплении кадмия, так и в реакции липидов на его воздействие отчетливо выражены различия, связанные со стадией развития и формирования листьев. Следует особо обратить внимание на количественное увеличение под влиянием кадмия таких компонентов липидов, как ДГТС, СХДГ и длинноцепочечных ЖК. Не исключено, что это связано со специфическими адаптивными перестройками в липидном обмене, характерными для этой группы растений.

Выводы

Показано, что *M. sthruthiopteris* проявляет устойчивость к нитрату кадмия. Присутствие кадмия при концентрациях 100 мкМ в корнеобитаемой среде стимулировало рост надземной части. Большая часть металла накапливалась в корнях растений. Степень накопления кадмия в надземных органах зависела от стадии формирования листьев. При этом наблюдали изменение состава липидов и углеводородных радикалов ЖК в клеточных мембранах. Детальное исследование состава липидов и ЖК показало, что степень и направленность изменений в составе липидов и ЖК в значительной степени зависели от стадии развития листьев.

Литература

Голубкина Н. А. Флуориметрический метод определения селена // Журн. аналит. хим. 1995. Т. 50, № 10. С. 492–497.

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М.: Мир, 1986. Т. 1. В 2-х томах. С. 298–354.

Иванов В. Б., Быстрова Е. И., Серегин И. В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 445–454.

Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе почва–растение. Н.: Наука, Сибирское отделение, 1991. 148 с.

Ипатов В. И. Адаптация водных растений к стрессовым абиотическим факторам среды. М.: Графikon-принт. 2005. 224 с.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние кадмия на некоторые физиологические показатели растений ячменя в зависимости от их возраста // Труды Карельского научного центра РАН. 2010. № 2. С. 27–31.

Капранова Н. Н. Удивительные папоротники Земли. Уроки в ботаническом саду. М., 2006. 40 с.

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

Лодкина М. М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 2. С. 239–253.

Мокронос А. Т., Гавриленко В. Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: изд-во МГУ. 1992. 320 с.

Намзалова Б. Д.-У., Шмаков А. И. Хозяйственно-ценные папоротники Республики Бурятия // Вестник Алтайского государственного аграрного ун-та. 2009. Т. 54, № 4. С. 26–29.

Нестеров В. Н., Розенцвет О. А., Мурзаева С. В. Изменение состава липидов у пресноводного растения *Hydrilla verticillata* при накоплении и удалении из тканей ионов тяжелых металлов // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 1. С. 97–107.

Серегин И. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 606–630.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб: Мир и семья, 1995. 989 с.

Шевякова Н. И., Нетронина И. А., Аронова Е. Е., Кузнецов Вл. В. Распределение Cd и Fe в растениях *Mesembryanthemum crystallinum* при адаптации к Cd-стрессу // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 756–763.

Шмаков А. И. Систематика высших споровых растений. Ч. 1. Барнаул: Азбука, 2007.

Bargmann B. O., Munnik T. The role of phospholipase D in plant stress responses // Curr. Opin. Plant Biol. 2006. Vol. 9. P. 515–522.

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

Chang J. S., Yoon I. H., Kim K. W. Heavy metal and arsenic accumulating fern species as potential ecological indicators in As-contaminated abandoned mines // Ecological Indicators. 2009. Vol. 9, N 6. P. 1275–1279.

Dörman P., Benning C. Galactolipids rule in seeds plant // Trends in Plant Science. 2002. Vol. 7. P. 112–118.

Drazkiewicz M., Tukendorf A., Tadeusz B. Age-dependent response of maize leaf segments to cadmium

treatment: Effect no chlorophyll fluorescence and phytochelatin accumulation // J. Plant Physiol. 2003. Vol. 160. P. 247–254.

Dyer A. F. The experimental biology of ferns. Edinburgh: Academic Press, 1979. 647 p.

Greger M. Metal Availability and Bioconcentration in Plants // Prasad M. N. V., Hagemeyer J. (eds.). Heavy metal stress in plants. From molecules to ecosystems. Berlin: Springer, 1999. P. 1–27.

Hall J. L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxication and tolerance // J. Exp. Bot. 2002. Vol. 53. P. 1–11.

Harwood J. L. What's so special about plant lipids? // Harwood J.L. (ed.). Plant lipid biosynthesis. Fundamentals and agricultural application. Cambridge: Univ. Press, 1999a. P. 1–28.

Harwood J. L. Environmental Effects on Plant Lipid Biochemistry // Harwood J. L. (ed.). Plant lipid biosynthesis. Fundamentals and agricultural applications. Cambridge: Univ. Press, 1999b. P. 305–363.

Heigh W. Fatty acid composition and biosynthesis in ferns // Biochem. Biophys. Acta. 1969. Vol. 176. P. 647–630.

Hölzl G., Dörman P. Structure and function of glycerolipids in plants and bacteria // Prog. 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.

Jemal F., Zarrouk M., Ghorbal M. H. Effect of cadmium on lipid composition of pepper // Biochem. Soc. Trans. 2000. Vol. 28. P. 907–909.

Krupa Z., Baszynsky T. Acyl lipid composition of thylakoid membranes of cadmium-treated tomato plants // Acta Physiol. Plant. 1989. Vol. 11. P. 111–116.

Küpper H., Kroneck P. M. H. Heavy metal uptake by plants and cyanobacteria // Met. Ions Biol. Syst. 2005. Vol. 44. P. 97–142.

Murata N. Molecular species composition of phosphatidylglycerols from chilling-sensitive and chilling-resistant plants // Plant Cell Physiol. 1983. Vol. 24, N 1. P. 81–86.

Nouairi I., Ben Ammar W., Ben Youssef N. et al. Comparative study of cadmium effects on membrane lipid composition of *Brassica juncea* and *Brassica napus* leaves // Plant Sci. 2006. Vol. 170. P. 511–519.

Ouariti O., Boussama N., Zarrouk M. et al. Cadmium- and copper-induced changes in tomato membrane lipids // Phytochemistry. 1997. Vol. 45, N 7. P. 1343–1350.

Prasad M. N. V. Metal-biomolecule complexes in plants: Occurrence, functions, and applications // Analysis. 1998. Vol. 26, N 6. P. 25–28.

Rama Devi S., Prasad M. N. V. Heavy metal stress in plants. From molecules to ecosystems / Eds. M. N. V. Prasad, J. Hagemeyer. Berlin, 1999. P. 99–117.

Rozentsvet O. A., Saksonov S. V., Dembitsky V. M. Occurrence of diacylglycerol-trimethylhomoserines and major phospholipids in some plants // Phytochemistry. 2000. Vol. 53. P. 1–7.

Sanita di Toppi L., Gabbrielli R. Response to cadmium in higher plants // Envir. and Exp. Bot. 1999. Vol. 41. P. 105–130.

Skorzynska E., Urbanik-Sypniewska T., Russa R., Baszynski T. Galactolipase activity in Cd-treated runner bean plants // J. Plant Physiol. 1991. Vol. 138. P. 454–459.

Tukendorf A. The response of spinach to excess of copper and cadmium // Photosynthetica. 1993. Vol. 28. P. 573–575.

Vaskovsky V. E., Latyshev N. A. Modified Jungnickel's reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin-layer chromatograms // J. Chromatogr. 1975. Vol. 115. P. 246–249.

Wang X., Devaiah Sh. P., Zhang W., Welti R. Signaling functions of phosphatidic acid // Prog. Lipid Res. 2006. Vol. 45. P. 250–278.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Розенцвет Ольга Анатольевна

д.б.н.
Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, Россия, 445003
эл. почта: olgarozen@pochta.ru
тел. (8482) 489609

Богданова Елена Сергеевна

младший научный сотрудник
Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, Россия, 445003
эл. почта: cornales@mail.ru
тел. (8482) 489609

Мурзаева Светлана Васильевна

к.б.н.
Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН
ул. Институтская 3А, Пушкино, Россия, 142290
эл. почта: svmurzaeva@rambler.ru
тел. (4967) 739265

Rozentsvet, Olga

Institute of Ecology of the Volga River Basin,
Russian Academy of Sciences
10 Komzin St., 445003 Togliatti, Russia
e-mail: olgarozen@pochta.ru
tel. (8482) 489609

Bogdanova, Elena

Institute of Ecology of the Volga River Basin,
Russian Academy of Sciences
10 Komzin St., 445003 Togliatti, Russia
e-mail: cornales@mail.ru
tel. (8482) 489609

Murzaeva, Svetlana

Institute of Theoretical and Experimental Biophysics,
Russian Academy of Sciences
3A Institutskaya St., 142290 Pushchino, Moscow Region,
Russia
e-mail: svmurzaeva@rambler.ru
tel. (4967) 739265