БИОХИМИЯ, БИОФИЗИКА,
МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 577.115.3, 581.1

**ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ ЛИПИДОВ ПЕРИКАРПИЯ
CYDONIA OBLONGA MILL. И *MESPILUS GERMANICA* L.
ВОВЛЕКАЮТСЯ В АДАПТАЦИЮ РАСТЕНИЙ
К УСЛОВИЯМ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ**

**Т. В. Иванова^{1,*}, А. С. Воронков¹, Э. И. Кузнецова¹, Т. Х. Кумахова²,
член-корреспондент РАН В. К. Жиров³, В. Д. Цыдендамбаев¹**

Поступило 11.03.2019 г.

Исследован состав жирных кислот (ЖК) суммарных липидов наружной и паренхимной частей перикарпия *Cydonia oblonga* Mill. и *Mespilus germanica* L. *Maloideae* (*ROSACEAE*), произрастающих в горах Северного Кавказа на высотах от 300 до 1200 м над уровнем моря. Впервые установлено, что высота произрастания растений коррелирует с изменением состава ЖК наружной, но не паренхимной части перикарпия. Полученные данные подтверждают идею, согласно которой адаптация древесных растений к условиям значительных температурных перепадов связана с регуляцией текучести клеточных мембран. Впервые установлено, что в условиях горных местообитаний это определяется протеканием двух разнонаправленных процессов – синтезом полиненасыщенных и длинноцепочечных ЖК.

Ключевые слова: перикарпий, жирные кислоты, индекс ненасыщенности, жирные кислоты с очень длинной цепью, высотная поясность.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524865620-625>

К настоящему времени может считаться доказанным, что структурные перестройки клеточных мембран играют ключевую роль в адаптациях растений к действию неблагоприятных факторов среды, оказывая непосредственное влияние на мембранный транспорт, процессы трансформации энергии и обмена веществ. Физико-химические свойства мембран, в т.ч. температура фазовых переходов, в значительной степени определяются составом ЖК их липидов. С этой точки зрения особый интерес представляют полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), а также жирные кислоты с очень длинной (более 20 атомов углерода) цепью (ЖКОДЦ) [1–5]. Поскольку первые снижают, а вторые повышают температуру фазового перехода липидного бислоя мембраны, результатом которого является инактивация целого ансамбля мембранных ферментов

и последующие нарушения энергообмена и метаболизма, можно предположить, что одновременный синтез ПНЖК и ЖКОДЦ обеспечивает регуляцию фазового состояния мембран при действии контррастных температур.

Несмотря на то, что значению состава ЖК в адаптациях растений к действию экстремальных факторов среды природного и антропогенного происхождения посвящена обширная литература, многие вопросы в этой области до сих пор не изучены. Так, до настоящего времени не выяснен механизм, поддерживающий баланс между процессами синтеза/окисления ПНЖК и ЖКОДЦ и гомеостаз растения на мембранном уровне в условиях значительных температурных градиентов.

Как известно, такие условия свойственны горным территориям, которые характеризуются резко выраженной вертикальной зональностью, в т.ч. микроклиматического характера. Растительные сообщества в горах, особенно сомкнутые, сильно препятствуют теплообмену со свободно циркулирующим атмосферным воздухом, поэтому днём на поверхности почвы температура может подниматься до почти тропических, а в ясные ночи падать до околонулевых значений [6]. Суточные перепады температур являются для растений важным повреж-

¹Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева
Российской академии наук, Москва

²Российский государственный аграрный университет –
МСХА им. К.А. Тимирязева,
Москва

³Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н.А. Аврорина,
Апатиты Мурманской области

*E-mail: itv_2006@mail.ru

дающим фактором, который сильнее проявляется на больших высотах.

Объектами исследования служили плоды растений айвы обыкновенной (*Cydonia oblonga* Mill.) и мушмулы германской (*Mespilus germanica* L.). Оба вида отличаются значительной экологической пластичностью, поэтому их репродуктивные органы представляют интерес для изучения механизмов регуляции фазового состояния мембран. Исследуемые растения произрастали в центральной части предгорий Северного Кавказа (Кабардино-Балкария, Ингушетия, Дагестан) на высотах 300, 500, 700 и 1200 м над уровнем моря соответственно в степной, предгорной, лесогорной, горностепной экологических зонах. Климатические условия этих природных зон характеризуются широкой амплитудой показателей и их большим разнообразием: среднесуточная температура вегетационного периода колеблется от 25 °С до 16 °С и годовое количество осадков от 435 мм до 750 мм в разных зонах [7].

В работе анализировали состав ЖК липидов наружных тканей (эпидермы и гиподермы) и паренхимной части околоплодника зрелых плодов *C. oblonga* и *M. germanica*, которые отбирали из средней части кроны трёх модельных растений на экспериментальных площадках. Перед фиксацией растительный материал промывали в хлороформе для удаления поверхностных восков, фиксировали кипящим изопропиловым спиртом, содержащим 0,001% ионола, после чего гомогенизировали. Экстракцию суммарных липидов, их гидролиз и метилирование ЖК проводили, как описано ранее [8]. Метилловые эфиры ЖК (МЭЖК) анализировали методом ГЖХ-МС на хроматографе Agilent 7890A GC (США) с 60-метровой капиллярной колонкой. Для идентификации и количественного определения МЭЖК использовали расширенный пакет встроенных рабочих программ MSD ChemStation G1701EA E.02.00.493 с библиотекой спектров NIST. Для сравнительной оценки степени ненасыщенности суммарных ЖК исследуемых тканей рассчитывали индекс их ненасыщенности (ИН) [9].

В табл. 1 и 2 приведены средние значения относительного содержания ЖК суммарных ацилсодержащих липидов и их стандартные отклонения.

Липиды наружной зоны плодов *C. oblonga* (табл. 1), взятых на всех четырёх высотах, включали до 28 видов индивидуальных C_{10} – C_{24} ЖК. Главными на всех высотах были пальмитиновая ($C_{16:0}$), олеиновая ($C_{18:1\Delta 9}$) и линолевая ($C_{18:2\Delta 9,12}$) кислоты, а на высотах на 300 и 1200 м также и α -линоленовая ($C_{18:3\Delta 9,12,15}$) кислота. Значительной вариабельнос-

тью содержания отличались $C_{18:2\Delta 9,12}$ и $C_{18:3\Delta 9,12,15}$ кислоты. Так, с 300 до 500 м содержание линолевой кислоты существенно возрастало, а от 700 к 1200 м снижалось почти до величины, зарегистрированной на 300 м.

Противоположная картина наблюдалась для линоленовой кислоты, относительное содержание которой снижалось в наружных слоях перикарпия в предгорной зоне относительно степной, затем практически не изменялось в лесогорной зоне и далее возрастало в горностепной.

В липидах клеток наружной зоны *C. oblonga* было обнаружено 4 позиционных изомера $C_{18:1}$ -кислоты, в том числе впервые найдена у *Rosaceae* $C_{18:1\Delta 13}$ — ЖК, редко встречающаяся в липидах высших растений. В образцах с высот 300, 700 и 1200 м сумма этих изомеров составляла от 11,2 до 9,6% общего содержания ЖК соответственно, а в образце с высоты 500 м — 18,9%, по-видимому, за счёт значительного увеличения содержания $C_{18:1\Delta 7}$.

Наружные слои перикарпия *M. germanica* (табл. 1) на всех четырёх высотах содержали 22 вида индивидуальных C_{10} – C_{24} ЖК, главными из которых были пальмитиновая, стеариновая ($C_{18:0}$) и линолевая. На высотах 300 и 1200 м к основным относятся α -линоленовая кислота, тогда как на высотах 500 и 700 м её содержание в наружных слоях перикарпия не превышало 1%. На высоте 500 м — арахидовая ($C_{20:0}$) и бегеновая ($C_{22:0}$) кислоты содержались в количестве 6,2 и 6,1% от суммы всех ЖК соответственно, а на остальных высотах эти кислоты были в значительно меньшем количестве.

В паренхимной части перикарпия (табл. 2) *C. oblonga* было идентифицировано до 21 индивидуальных C_{12} – C_{22} кислот, главными из которых были пальмитиновая и линолевая, а также α -линоленовая на высотах 300 и 1200 м и олеиновая только на высоте 1200 м.

У растений *M. germanica* в паренхимной части перикарпия зарегистрировано 22 вида C_{12} – C_{22} ЖК, среди которых главными были пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая и α -линоленовые кислоты, а на высоте 300 м — *цис*-вакценовая ($C_{18:1\Delta 11}$) кислота.

При сравнении данных, представленных в табл. 1 и 2, видно, что у представителей обоих видов растений высотная вариабельность состава и содержания отдельных ЖК хорошо выражена в наружной, но не паренхимной части перикарпия.

Для тканей наружной части перикарпия *M. germanica* распределение величин ИН и содержание

Таблица 1. Содержание ЖК суммарных ацилсодержащих липидов наружных слоёв перикарпия *C. oblonga* и *M. germanica*, произрастающих на разных высотах (% от суммы всех ЖК)

ЖК	<i>C. oblonga</i> ¹				<i>M. germanica</i> ²			
	300 м (степная зона)	500 м (пред-горная зона)	700 м (лесо-горная зона)	1200 м (горно-степная зона)	300 м (степная зона)	500 м (пред-горная зона)	700 м (лесо-горная зона)	1200 м (горно-степная зона)
C _{12:0}	0,7±0,05	0,4±0,03	1,0±0,08	0,8±0,05	0,8±0,05	0,3±0,03	0,3±0,04	0,2±0,03
C _{13:0}	0,1±0,07	следы	— ³	0,2±0,04	0,1±0,08	—	0,1±0,07	следы
C _{14:0}	0,7±0,06	1,2±0,09	0,9±0,07	1,5±0,13	1,3±0,11	2,4±0,18	1,5±0,12	1,1±0,12
C _{15:0}	0,4±0,02	0,4±0,03	0,2±0,01	0,7±0,06	0,5±0,04	0,7±0,06	0,7±0,07	0,5±0,05
C _{16:0}	24,7±2,15	27,4±2,79	18,1±2,17	36,2±4,59	24,0±2,39	38,5±4,32	38,2±3,76	30,6±3,43
C _{16:1Δ7}	0,6±0,07	0,6±0,07	0,3±0,04	0,6±0,08	1,3±0,12	0,3±0,03	0,7±0,06	0,6±0,06
C _{16:1Δ9}	0,5±0,06	0,5±0,05	0,3±0,05	0,9±0,08	0,3±0,04	0,6±0,09	0,5±0,06	0,5±0,05
C _{16:1Δ11}	следы	0,4±0,04	0,1±0,09	0,3±0,04	—	—	—	—
C _{17:1Δ10}	0,1±0,008	0,5±0,06	0,1±0,02	—	0,2±0,01	—	—	следы
C _{17:2Δ9,12}	—	0,8±0,06	0,4±0,03	—	—	—	—	—
C _{18:0}	3,9±0,42	4,5±0,4	3,0±0,32	6,3±0,69	7,9±1,18	21,1±2,59	15,1±1,7	12,1±1,04
C _{18:1Δ7}	0,2±0,02	5,3±0,66	1,8±0,26	2,2±0,19	следы	0,1±0,01	0,3±0,03	0,2±0,03
C _{18:1Δ9}	9,3±1,04	11,3±1,09	5,4±0,73	6,2±0,78	6,9±0,55	15,6±2,12	11,3±1,52	7,7±0,96
C _{18:1Δ11}	1,7±0,3	1,4±0,16	1,6±0,25	1,2±0,2	0,7±0,09	1,1±0,16	1,0±0,12	0,6±0,07
C _{18:1Δ13}	следы	0,9±0,11	0,8±0,1	—	—	—	—	—
C _{18:2Δ9,12}	26,6±3,59	41,9±5,21	63,0±8,8	22,8±2,81	22,5±3,6	4,2±0,62	23,0±3,35	23,3±2,79
C _{19:0}	0,3±0,02	0,1±0,009	0,2±0,03	—	0,3±0,03	0,2±0,02	0,2±0,02	0,2±0,03
C _{18:3Δ9,12,15}	27,8±3,8	1,5±0,19	2,1±0,49	17,9±2,27	27,5±5,46	0,1±0,03	0,9±0,32	18,2±2,59
C _{20:0}	1,0±0,12	0,6±0,07	0,5±0,06	1,4±0,18	2,3±0,53	6,2±1,32	3,6±0,43	2,6±0,25
C _{20:1Δ11}	0,5±0,06	0,1±0,02	—	—	0,1±0,01	0,1±0,01	0,2±0,03	0,2±0,02
C _{21:0}	0,1±0,01	—	—	0,1±0,02	—	следы	0,1±0,02	следы
C _{22:0}	0,4±0,05	0,2±0,03	0,2±0,03	0,6±0,09	2,0±0,32	6,1±0,73	1,9±0,24	1,3±0,2
C _{24:0}	следы	следы	—	0,1±0,01	1,3±0,15	2,4±0,55	0,4±0,09	0,1±0,02
ИН	1,495	1,109	1,435	1,107	1,37	0,265	0,627	1,11
ΣЖКОДЦ	2,0	0,9	0,7	2,2	5,7	14,8	6,2	4,2

Примечание. ¹ Обнаружены также C_{10:0} (следы), C_{16:2Δ7,10} (0,1%), C_{20:2Δ11,14} (0,1%), C_{20:3Δ11,14,17} (следы) и C_{23:0} (0,1%).

² Обнаружены также C_{20:2Δ11,14} (0,1%) и C_{23:0} (следы).

³ ЖК отсутствовала.

ЖКОДЦ зеркально отражали друг друга на всем протяжении высотного градиента. При этом точки перегиба с минимальным значением ИН и максимальной ΣЖКОДЦ зарегистрированы на 500 м.

В случае *C. oblonga* слабо выраженное зеркальное соотношение исследуемых параметров начинало наблюдаться только с 500 м с точками перегиба на 700 м, где максимум ИН и минимум ЖКОДЦ.

Таблица 2. Содержание ЖК суммарных ацилсодержащих липидов паренхимы перикарпия *C. oblonga* и *M. germanica*, произрастающих на разных высотах (% от суммы всех ЖК)

ЖК	<i>C. oblonga</i> ¹				<i>M. germanica</i> ²			
	300 м (степная зона)	500 м (пред- горная зона)	700 м (лесо- горная зона)	1200 м (горно- степная зона)	300 м (степная зона)	500 м (пред- горная зона)	700 м (лесо- горная зона)	1200 м (горно- степная зона)
C _{12:0}	0,5±0,06	0,3±0,04	0,4±0,04	0,3±0,04	—	0,2±0,03	0,1±0,01	0,2±0,03
C _{14:0}	0,8±0,1	1,0±0,12	0,9±0,12	0,5±0,06	1,4±0,24	1,1±0,17	2,0±0,25	1,6±0,23
C _{15:0}	0,5±0,05	0,6±0,05	0,5±0,06	0,3±0,02	0,8±0,15	0,3±0,04	0,5±0,04	0,6±0,07
C _{16:0}	24,8±3,15	24,3±3,54	24,5±4,41	17,1±3,8	34,5±4,83	27,7±4,43	24,2±2,91	24,0±3,04
C _{16:1Δ7}	0,4±0,04	0,7±0,06	0,5±0,06	0,5±0,05	0,5±0,05	0,2±0,02	0,1±0,02	0,4±0,03
C _{16:1Δ9}	0,3±0,02	0,2±0,03	0,1±0,01	0,3±0,02	0,6±0,07	0,5±0,06	0,1±0,02	0,3±0,02
C _{17:2Δ9,12}	—	0,2±0,04	0,3±0,02	—	—	—	—	—
C _{18:0}	4,3±0,6	3,4±0,42	2,6±0,36	3,2±0,36	9,8±1,46	12,7±1,84	24,0±3,12	16,3±3,64
C _{18:1Δ7}	—	—	—	—	—	—	0,3±0,02	0,3±0,03
C _{18:1Δ9}	3,7±0,47	4,3±0,69	4,0±0,5	21,6±2,8	5,6±0,83	3,0±0,2	5,4±0,77	8,0±0,49
C _{18:1Δ11}	1,4±0,17	1,6±0,19	1,3±0,2	0,8±0,51	5,3±0,82	0,6±0,08	0,6±0,07	0,7±0,09
C _{18:2Δ9,12}	31,0±4,77	57,9±9,98	60,4±9,66	37,1±5,2	28,3±5,08	41,7±5,15	29,9±5,19	31,1±6,47
C _{19:0}	0,6±0,07	0,3±0,02	0,2±0,02	0,3±0,03	—	0,2±0,03	0,1±0,01	0,3±0,02
C _{18:3 Δ9,12,15}	30,4±4,79	4,6±0,98	3,7±0,54	15,8±2,6	11,2±1,59	10,6±1,55	11,9±2,49	14,8±2,65
C _{20:0}	1,0±0,16	0,6±0,09	0,4±0,03	1,2±0,24	1,8±0,25	0,9±0,14	0,8±0,09	1,0±0,19
C _{20:1Δ11}	—	—	—	0,4±0,05	—	—	—	следы
C _{21:0}	0,1±0,02	следы	0,1±0,01	0,1±0,01	—	—	—	0,1±0,03
C _{22:0}	0,1±0,02	следы	0,1±0,02	0,3±0,06	0,2±0,01	0,3±0,04	—	0,2±0,03
ИН	1,590	1,368	1,384	1,452	1,022	1,195	1,02	1,163
ΣЖКОДЦ	1,2	0,6	0,6	2,0	2,0	1,2	0,8	1,3

Примечание. ¹ Обнаружены также C_{10:0} (следы), C_{13:0} (следы), C_{17:1Δ10} (0,1%), C_{20:2Δ11,14} (следы), C_{23:0} (следы).

² Обнаружены также C_{13:0} (следы), C_{17:1Δ10} (0,1%), C_{23:0} (следы) и C_{24:0} (следы).

³ ЖК отсутствовала.

Таким образом, два противоположных по своим конформационным последствиям эффекта: увеличение ИН и, как результат, — повышение текучести липидного бислоя [10], а также накопление ЖКОДЦ, вызывающее снижение текучести [11], — явно оппозиционны друг другу на всех высотах для *M. germanica*, но совпадают по фазе на 300 и 500 м у *C. oblonga*.

Как указывалось выше, растения в горах подвергаются воздействию как низких, так и высоких тем-

ператур [6]. Поэтому, если предположить, что гипертермия на высоте 500 м для перикарпия *M. germanica* является главным лимитирующим фактором, то, исходя из полученных нами данных, следует, что адаптация тканей перикарпия растений мушмулы направлена на снижение подвижности липидных компонентов мембран (понижение ИН и увеличение доли ЖКОДЦ). А с последующим увеличением высоты произрастания лидирующую позицию занимает гипотермия, и в адаптивных реакциях тканей перикарпия физиологически более

важную роль начинает играть текучесть мембран, поддержание которой достигается активацией синтеза ПНЖК [10].

Значимое увеличение доли ЖКОДЦ при падении ИН в наружных слоях перикарпия *C. oblonga* зарегистрировано только на высоте 1200 м над уровнем моря, что свидетельствует о видоспецифичности данной тенденции. Вероятно, понижение ИН в тканях перикарпия на максимальной высоте было результатом увеличения относительного содержания ЖКОДЦ и пальмитиновой кислоты, являющейся предшественником их синтеза по механизму удлинения цепи [12, 13].

Выявленные особенности состава ЖК суммарных липидов перикарпия позволяют говорить о возможностях адаптации отдельных представителей *Maloi-deae* (*ROSACEAE*) к произрастанию в горах. Впервые отмеченный механизм регулирования текучести мембран клеток перикарпия, поддерживаемый равновесием между синтезом полиненасыщенных и длинноцепочечных ЖК липидов, является одной из адаптационных реакций древесных растений и способствует успешной реализации программы онтогенеза в условиях высотной поясности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Жуков А.В. Жирные кислоты с очень длинной цепью в составе мембранных липидов растений // Физиология растений. 2018. Т. 65. С. 418–437.
2. Макаренко С.П., Коненкина Т.А., Хотимченко С.В. Жирнокислотный состав липидов вакуолярных мембран корнеплодов // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 223–228.
3. Попов В.Н., Антипина О.В., Пчёлкин В.П., Цыдендамбаев В.Д. Изменение жирнокислотного состава липидов хлоропластных мембран растений табака при низкотемпературном закаливании // Физиология растений. 2017. Т. 64. С. 109–115.
4. Нурминский В.Н., Озолина Н.В., Нестеркина И.С., и др. Стабильность вакуолярных мембран растений при осмотическом стрессе и воздействии редокс-агентов // Биол. мембраны. 2011. Т. 28. С. 224–229.
5. Mironov K.S., Los D.A., Maksimov E.G., Maksimov G.V. Feedback Between Fluidity of Membranes and Transcription of the Desb Gene for the ω 3-Desaturase in the Cyanobacterium *Synechocystis* // Mol. Biol. 2012. V. 46. P. 134–141.
6. Страсбургер Э., Нолль Ф., Шенк Г. и др. Ботаника. Т. 4. Экология. М.: Издат. центр “Академия”, 2007. 256 с.
7. Шидаков Р.С. Сортимент яблони и совершенствование его путем селекции в предгорьях Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1991. 303 с.
8. Цыдендамбаев В.Д., Иванова Т.В., Халилова Л.А. и др. Жирнокислотный состав липидов вегетативных органов галофита *Suaeda altissima* при разном уровне засоления // Физиология растений. 2013. Т. 60. С. 700–711.
9. Lyons J.M., Weaton T.A., Pratt H.K. Relationship Between the Physical Nature of Mitochondrial Membranes and Chilling Sensitivity in Plants // Plant Physiol. 1964. V. 39. P. 262–270.
10. Лось Д.А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 372 с.
11. Иванова Т. В., Мясоєдов Н.А., Цыдендамбаев В.Д. и др. Повышенное содержание жирных кислот с очень длинной цепью в липидах вегетативных органов галофитов. // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 871–878.
12. Cassagne C., Lessire R., Bessoule J.J., et al. B. Biosynthesis of Very Long Chain Fatty Acids in Higher Plants // Prog. Lipid Res. 1994. V. 33. P. 55–69.
13. Von Wettstein-Knowles P. Biosynthesis and Genetics of Waxes. In: Waxes: Chemistry, Molecular Biology and Functions. Ayr: The Oily Press, 1995. P. 91–129.

**LIPID FATTY ACID FROM THE PERICARP *CYDONIA OBLONGA* MILL.
AND *MESPILUS GERMANICA* L. INVOLVED IN PLANT ADAPTATION
TO ALTITUDINAL ZONALITY**

**T. V. Ivanova¹, A. S. Voronkov¹, E. I. Kuznetsova², T. Kh. Kumakhova³,
Corresponding Member of the RAS V. K. Zhironov¹, V. D. Tsydendambaev¹**

¹*K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

²*Russian State Agrarian University-Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev, Moscow, Russian Federation*

³*Polar-Alpine Botanical Garden-Institute Kola Science Centre RAS, Apatity, Russian Federation*

Received March 11, 2019

The composition of fatty acids of total lipids of the outer and parenchymal part of the pericarp in *Cydonia oblonga* Mill and *Mespilus germanica* L. *Maloideae* (*ROSACEAE*), growing in the Northern Caucasian mountains at altitudes of 300, 500, 700, and 1200 m above sea level in various natural zones from experimental sites, was studied for the first time. It is established that the altitude of plant growth is largely correlated with the changes in the FA composition of the outer, but not the parenchymal, part of the pericarp. The nature of this variability suggests that the adaptation of plants to the conditions of significant temperature differences in the mountains is associated with the regulation of cell membrane fluidity, based on the interaction of opposite processes of synthesis of polyunsaturated and very-long-chain fatty acids.

Keywords: pericarp, fatty acids, unsaturation index, very-long-chain fatty acids, altitudinal zonality.