

ВЛИЯНИЕ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ В РАСТЕНИЯХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ С ОЧЕНЬ ДЛИННОЙ ЦЕПЬЮ

А.В. Жуков

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия, zhukov_anatolij@list.ru

Аннотация. Обнаружена зависимость изменений в качественном составе и относительном содержании жирных кислот с очень длинной цепью липидов некоторых растений от степени ухудшения условий их произрастания. Количество суммы насыщенных, а иногда и ненасыщенных жирных кислот с очень длинной цепью возрастает в условиях заражения патогенами, дефицита воды, засоления и воздействия отрицательных температур.

Ключевые слова: *стресс у растений, жирные кислоты с очень длинной цепью*

DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-332-335

Жирные кислоты с очень длинной цепью (ЖКОДЦ) – это молекулы с углеводородной цепью, имеющей от 20 до 28 атомов С и более, как насыщенные, так и ненасыщенные. ЖКОДЦ служат субстратами для ферментов, синтезирующих воска и кутин, и являются также компонентами полярных липидов плазматических мембран высших растений [Cassagne et al., 1994]. Известно, что растения отвечают на водный, осмотический или инфекционный стресс рядом защитных реакций, к которым можно отнести и активацию синтеза восковых эфиров, содержащих ЖКОДЦ; в дальнейшем эти эфиры покрывают поверхность кутикулы. Молекулы насыщенных и мононенасыщенных ЖКОДЦ необходимы для синтеза эпикутикулярных восков, кутина и суберина растений и входят в состав этих соединений. Таким образом, ЖКОДЦ участвуют в защите растений от стрессовых воздействий, таких, как потеря воды или заражение патогенами. Так, при заражении проростков пшеницы возбудителем гельминтоспориозной корневой гнили *Bipolaris sorokiniana* относительное содержание ЖКОДЦ в суммарных липидах побегов и корней превышало контроль в 2-4 раза. Поскольку большую часть этих ЖКОДЦ составляли насыщенные кислоты (20:0 и 22:0), было необходимо проконтролировать, каким образом изменяется при заражении содержание насыщенных ЖК обычной длины и, в первую очередь, пальмитиновой кислоты (16:0), поскольку количество 14:0 и 18:0 в растительных тканях, как правило, незначительно. Результаты опытов показали, что относительное содержание 16:0 при заражении также несколько возросло. Увеличение количества ЖКОДЦ при заражении представляло собой, вероятно, адаптивную реакцию растений на инфекционный стресс, выражающуюся в усилении биосинтеза эпикутикулярных восков, препятствующих прорастанию спор гриба и образованию апрессориев, которое может осуществляться только на влажной поверхности [Жуков и др., 2001]. Иммунный ответ растения на атаку патогенов включает реакцию сверхчувствительности – форму запрограммированной смерти клеток в местах инвазии. Известна модель, согласно которой транскрипционный фактор MYB30 у арабидопсиса модулирует передачу сигнала о клеточной смерти путем увеличения синтеза ЖКОДЦ в эндоплазматическом ретикулуме. В мутантах с выключенным MYB30 и в линиях с его сверхэкспрессией резко изменялось накопление производных ЖКОДЦ – компонентов восков листового эпидермиса [Raffaele et al., 2009].

Показано, что в условиях дефицита воды в липидах мембран митохондрий проростков гороха значительно увеличивалось относительное содержание насыщенных ЖК обычной длины (16:0 и 18:0) и возрастало в 1,5-2,5 раза содержание насыщенных ЖКОДЦ (20:0, 22:0 и 24:0); при этом количество ненасыщенных ЖКОДЦ (20:1^{Δ7}, 20:1^{Δ9} и 20:2) уменьшалось [Жигачева и др., 2013].

Сравнение между собой осевых корней 5 сортов винограда, обладающих разной степенью противостояния накоплению хлоридов в листьях этого растения, показало, что если расположить их в ряд по количеству аккумулированных хлоридов (от 1,4 до 19,8 мэкв/Сl/100 г сухого веса), то общее относительное содержание ЖКОДЦ 22:0 и 24:0 от общего количества ЖК в суммарных липидах корней этих сортов составляло 11,9; 11,8; 4,6; 1,9 и 1,3%. Можно сделать вывод, что растения, корни которых не пропускают в листья хлориды, содержат в липидах этих корней больше ЖКОДЦ. В то же время, относительное содержание в корнях суммы двух классов фосфолипидов - фосфатидил-этаноламинов и -холинов изменялось в 4-х сортах винограда также в сторону уменьшения – от 34 до 10%. Можно предположить, что ЖКОДЦ участвуют в регулировании проницаемости мембран как составные части фосфолипидов. Данные общего относительного содержания кислот 22:0 и 24:0 в сумме фосфатидил-этаноламинов и -холинов корней трех сортов винограда из приведенного ряда показывают, что эта величина также падает, как и в случае суммарных липидов. Сравнение относительного содержания насыщенных ЖКОДЦ с аналогичной величиной для насыщенных ЖК обычной длины (16:0) показало, что содержание последней в сумме двух классов фосфолипидов в этом ряду сортов винограда закономерно увеличивалось (почти в 1,5 раза). Следовательно, в данной работе относительное содержание насыщенных ЖКОДЦ изменялось в разном направлении по сравнению с таковым для 16:0 [Kuiper, 1968]. Таким образом, растения реагируют на хлоридное отравление, так же как и на водный дефицит, увеличением синтеза насыщенных ЖКОДЦ. При этом если в первом случае одновременно возрастало относительное содержание и насыщенных ЖК обычной длины, то во втором – эта величина уменьшалась.

Влияние NaCl на растения, характеризующиеся высокой устойчивостью к засолению, приводит к изменениям в составе и содержании ЖКОДЦ в липидах надземных органов и корней. Так, при помещении галофита из сем. Маревых *Suaeda altissima* в питательный раствор с концентрациями NaCl 1мМ, 250 мМ (оптимальная для растения концентрация) или 750 мМ было обнаружено, что при 250 мМ в надземных частях ЖКОДЦ отсутствовали, а в корнях их содержание составляло 1,7%. Интересно, что в условиях очень малого засоления или солевого стресса (750 мМ) растения сведы в отношении ЖКОДЦ ведут себя одинаково; их содержание возрастает в 13 раз в надземных органах (до 4% от суммы ЖК), и в 4 раза – в корнях (до 7%). При этом содержание 16:0 в надземных органах изменяется аналогично ЖКОДЦ; как при малом, так и наиболее сильном засолении эта величина возрастает от 9% (при 250 мМ) до 23% [Цыдендамбаев и др., 2013]. При выращивании одноклеточной зеленой водоросли *Dunaliella salina*, считающейся высокосолеустойчивой, на 0,5 М растворе NaCl в липидах микросом этих клеток содержание единственной ЖКОДЦ (22:1) составило 4,4% от суммы жирных кислот. При переносе клеток в 3,5 М раствор ее концентрация увеличивалась до 7,7%, а также образовывались еще три вида ЖКОДЦ – 20:0, 20:3 и 22:0, общее содержание которых составило 3,3% [Azachi et al., 2002]. Известно, что галофиты отличаются от гликофитов пониженным содержанием ненасыщенных жирных кислот в мембранах клеток, а рост концентрации соли во внешней среде может вызывать дальнейшее падение ненасыщенности суммы этих кислот и рост содержания ЖКОДЦ в глицеролипидах вегетативных органов галофитов.

Эти изменения можно считать адаптивной реакцией, направленной на поддержание роста растений в условиях солевого стресса [Иванова и др., 2009]. Возможно, увеличение насыщенности суммы жирных кислот, а также и длины их цепей при засолении вызывает снижение текучести мембран, приводя к уменьшению проницаемости последних для солей.

При исследовании состава и содержания жирных кислот липидов корней 6-недельного табака (*Nicotiana tabacum* L.) при низкотемпературном закаливании было обнаружено, что перед опытом они содержали ЖКОДЦ C₂₀₋₂₄, в том числе ди- и триненасыщенные. Если до закаливания (8 °С, 6 суток) количество ЖКОДЦ составляло 18,6% от общего содержания жирных кислот, то после него эта величина возросла до 24,7%, причем появлялись новые ЖКОДЦ 22:2 и 22:3. Можно отметить, что закаливание приводило к некоторому росту в корнях относительного содержания кислот 16:0 и 18:0 [Попов и др., 2012]. При изучении сезонных изменений в жирнокислотном составе отдельных классов фосфолипидов и гликолипидов *Laminaria japonica* было обнаружено, что в зимний период в фосфатидилэтаноламинах накапливалось очень большое количество ЖКОДЦ 20:4 и 20:5 (45 и 18% соответственно). В летнее время эти величины составляли значительно менее – 27 и 2,3% соответственно. Подобное снижение для летнего времени отмечено и для 20:5 в дигалактозилдиацилглицеринах (33% – зимой и 3,4% – летом), в сульфополипидах (10% – зимой и 1,% – летом) и в фосфатидилхолинах (18% – зимой и 7,5% – летом) [Sanina et al., 2003]. Таким образом, низкие температуры зимнего периода провоцируют значительное повышение относительного содержания ЖКОДЦ в клетках этих водорослей.

Вероятно, ЖКОДЦ принимают участие в виде компонентов полярных и высокополярных липидов в построении мембран растительной клетки, а также в микроокружении каких либо ферментов. Не исключено, что при построении мембран клеткой часто требуется уменьшить их текучесть не только включением в полярные липиды большего количества насыщенных кислот обычной длины, но и включением ЖКОДЦ, тем более, что в случае некоторых стрессовых ситуаций в тканях возрастает количество именно насыщенных ЖКОДЦ. Кроме того, ЖКОДЦ, возможно, востребованы мембранами клетки вследствие их большей, чем обычно, длины и способностью находиться одновременно в обоих слоях бислоевой мембраны, скрепляя ее, тем самым, в наиболее ответственных ситуациях, что, в частности, и происходит при стрессе. Обращает на себя внимание тот факт, что увеличение относительного содержания ЖКОДЦ в клетках растений при неблагоприятных условиях среды часто совпадает с увеличением аналогичной величины у насыщенных ЖК с обычной длиной цепи. Для насыщенных ЖКОДЦ такая реакция понятна, но и ненасыщенные часто ведут себя аналогично. Возможно, причина в том, что и те и другие ЖКОДЦ включаются при биосинтезе глицеролипидов в одно и то же положение при глицерине, поскольку другое, как правило, занимают ненасыщенные кислоты обычной длины.

Приведенные примеры изменения содержания ЖКОДЦ в условиях заражения патогенами, дефицита воды, засоления и воздействия отрицательных температур продемонстрировали, что указанные виды стресса влияют на эти показатели в сторону их увеличения, а также и на появление новых ЖКОДЦ. В настоящее время недостаточно экспериментальных данных для сравнения вектора изменений содержания ЖКОДЦ с обычными насыщенными кислотами в растениях при разных видах стресса; можно предположить, что обе эти величины возрастают одновременно. Кроме того, интересно сравнить в условиях стресса состояние двух групп ЖКОДЦ – насыщенных и ненасыщенных, будет ли количество ЖКОДЦ одновременно возрастать в обеих группах или возрастать в одной и уменьшаться в другой.

Литература

Жигачева И.В., Бурлакова Е.Б., Мишарина Т.А., Теренина М.Б., Крикунова Н.И., Генерозова И.П., Шугаев А.Г., Фаттохов С.Г. Жирнокислотный состав липидов мембран и энергетика митохондрий проростков гороха в условиях дефицита воды // Физиология растений. – 2013. – Т.60, № 2. – С. 205–213.

Жуков А.В., Лебедева У.В., Верещагин А.Г. Влияние гельминтоспориозной корневой гнили на состав ацилсодержащих липидов в проростках пшеницы // Физиология растений. – 2001. – Т. 48, № 2. – С. 214–222.

Иванова Т.И., Мясоедов Н.А., Пчелкин В.П., Цыдендамбаев В.Д., Верещагин А.Г. Повышенное содержание жирных кислот с очень длинной цепью в липидах вегетативных органов галофитов // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 6. – С. 871–878.

Попов В.Н., Антипина О.В., Пчелкин В.П., Цыдендамбаев В.Д. Изменения содержания и жирнокислотного состава липидов листьев и корней табака при низкотемпературном закаливании // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 2. – С. 203–208.

Цыдендамбаев В.Д., Иванова Т.И., Халилова Л.А., Куркова Е.Б., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В. Жирнокислотный состав липидов вегетативных органов галофита *Suaeda altissima* при разном уровне засоления // Физиология растений. – 2013. – Т. 60. – С. 700–711.

Azachi M., Sadka A., Fishtr M., Goldshlag P., Gokhman I., Zamir A. Salt induction of fatty acid elongase and membrane lipid modification in the extreme halotolerant alga *Dunaliella salina* // Plant Physiol. – 2002. – V. 129. – P. 1320–1329.

Cassagne C., Lessire R., Bessoule J.J., Moreau P., Creach A., Schneider F., Sturbois B. Biosynthesis of very long chain fatty acid in higher plants // Prog. Lipid Res. – 1994. – V. 33, № 2. – P. 55–69.

Kuiper P.J.C. Lipids in grape roots in relation to chloride transport // Plant Physiol. – 1968. – V. 43. – P. 1367–1371.

Raffaele S., Leger A., Roby D. Very long chain fatty acid and lipid signaling I the response of plants to pathogens // Plant Signal Behav. – 2009. – V. 4. – P. 94–99.

Sanina N.M., Goncharova S.N., Kostaskey E.Y. Seasonal changes in thermotropic behavior of phospho- and glycolipids from *Laminaria japonica* / In: Murata N. et al. (eds). Advanced Research on Plant Lipids. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003. – P. 385–388.

THE CHANGES IN COMPOSITION AND CONTENT OF VERY LONG-CHAIN FATTY ACIDS IN PLANTS GROWING IN STRESS CONDITIONS

A.V. Zhukov

K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia,
Zhukov_anatolij@list.ru

Abstract. The spectrum and the relative content of very long-chain fatty acids in lipids of several plant species was shown to qualitatively respond to worsening of their growth conditions. The total content of saturated and, in some instances, unsaturated very long-chain fatty acids was higher when plants experienced pathogen attacks, water deficit, salt stress or freezing temperatures.

Keywords: plant stress, very long-chain fatty acids