

## **ВЛИЯНИЕ ФТОРСОДЕРЖАЩИХ ПРОМЫШЛЕННЫХ ВЫБРОСОВ НА ПОКАЗАТЕЛИ ЛИПИДНОГО ОБМЕНА В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ**

Ответной реакцией растений на действие поллютантов являются нарушения физиолого-биохимических реакций ассимиляционных органов, которые носят обратимый и необратимый характер. Выяснение характера нарушений метаболизма липидов — одного из основных компонентов клеточных мембран — позволяет в определенной мере оценить состояние древесных растений до появления явных морфологических признаков их повреждения. О нарушении структурной упорядоченности мембран можно судить по изменению уровня суммарных липидов (СЛ) и их фракций, составу жирных кислот СЛ и их липидных компонентов: свободных жирных кислот (СЖК), продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ), одним из конечных компонентов которых является малоновый диальдегид (МДА). В литературе имеются лишь единичные исследования по состоянию липидного обмена, в основном в тканях культурных растений (Мерзляк, 1978; и др.) и в хвое хвойных пород при низкотемпературном воздействии (Родионов, 1983, 1985; и др.). Целью нашей работы было изучение влияния промышленных поллютантов на липидный обмен сосны обыкновенной.

Исследование проводилось в течение трех лет в искусственных популяциях сосны обыкновенной на постоянных пробных площадях (ППП, возраст 20—26 лет), произрастающих на разном удалении и в различных направлениях от источника фторсодержащих промышленных выбросов в атмосферу — Полевского криолитового завода (ПКЗ). На ППП, расположенных в направлении господствующих ветров (восточное и северо-восточное направление) от завода (1,5; 3,5; 4,5; 7,0; 15,0 км) и в юго-восточном направлении (26 км, контроль), отбиралась хвоя первого и второго года жизни из средней части кроны 30 деревьев на каждой ППП в течение вегетационного периода весной, летом, осенью. В средних пробах свежей хвои от 30 деревьев проводилось в 5—7-кратной повторности определение СЖК по Дункомбе с нашими модификациями, МДА по ТБК-тесту (Мерзляк и др., 1978). В образцах хвои, собранной в 1987 г., жирнокислотный состав СЛ определялся газожидкостной хроматографией (Родионов, 1983). В сухой ткани хвои СЛ, полярные, нейтральные липиды определились гравиметрическим методом после

экстракции хлороформом и этанолом в аппарате Сокслета в 5—7-кратной повторности (Бабушкина, 1966).

В результате исследований выявлены сезонные и возрастные различия содержания СЖК, СЛ и их фракций (табл. 1, 2, 3).

В хвое обоих возрастов прослеживается одинаковая, но в разной степени выраженная динамика нарастания к осени СЖК, СЛ и их фракций, снижение уровня МДА, что генетически обусловлено подготовкой растения к состоянию покоя и угасанием в нем метаболических процессов. В хвое текущего года по сравнению с хвоей 2-го года жизни во всех популяциях сосны ниже уровень СЖК, липидов, МДА, что связано с продолжающимся процессом роста и формирования в ней анатомо-морфологических структур. Свидетельством этого является значительно более высокий, особенно летом, показатель отношения популярных липидов к нейтральным липидам в молодой хвое, в которой возрастает доля наиболее метаболически активных и важных структурных компонентов клеточных мембран полярных липидов. Складывается впечатление, что к осени в молодой хвое СЖК преимущественно включаются в синтез структурных образований клеток, в меньшей мере расходуются на синтез нейтральных липидов и процессы ПОЛ (судя по сниженному уровню МДА и возросшему содержанию СЖК).

Под влиянием действия фторсодержащих выбросов ПКЗ на ближних расстояниях от него (1,5 км) при значительном накоплении в хвое сосны свободного фтора уровень СЖК достоверно ниже в хвое 2-го года жизни, а концентрация суммарных полярных липидов и содержание МДА выше контрольного. В хвое 1-го года жизни летом и осенью, особенно в вегетационный период 1988 г., отличавшийся засушливым жарким летом, выявлен статистически значимо повышенный уровень СЖК, липидов, МДА по сравнению с контрольным и популяциями сосны на удалении 7,0 и 15 км. Это свидетельствует о глубоких нарушениях метаболизма липидов в хвое обоих возрастов под действием высоких концентраций накопившегося в ней фтора, ведущих к повышенному расходу жирных кислот на процессы липопероксидации. Высокий уровень общих и полярных липидов на фоне снижения концентрации СЖК, вероятно, обусловлен стимуляцией синтеза либо торможением их гидролиза в хвое. Однако снижение к осени количества суммарных липидов в молодой хвое за счет существенного уменьшения полярных и повышения нейтральных липидов вызвано нарушением (деградацией) клеточных мембран накопившимся в хвое фтором. Синтез жирных кислот, стимулированный фтором в молодой хвое осенью, о чем свидетельствует возросшее в ней содержание СЛ, преимущественно направлен на синтез нейтральных липидов и является одной из реакций адаптации организма к поллютантам.

По мере удаления от ПКЗ и снижения накопления в хвое обоих возрастов свободного фтора нарушения липидного обмена в ней вы-

Таблица 1

Содержание и соотношение суммарных, полярных и нейтральных липидов  
в хвое сосны обыкновенной, мг/г сухого вещества

Сезон	Возраст хвои, лет	Удаление от источника выбросов, км			
		1—0,5	4,0—4,5	7,0—7,5	25—26 (контроль)
			Суммарные липиды		
Весна	2	63±1,0	67,5±1,0	60,3±1,0	54,3±0,8
Лето	1	122,3±1,0	112,0±0,8	101,5±0,7	73,0±0,9
	2	126,2±1,1	112,7±1,0	116,0±1,0	93,8±1,0
Осень	1	110,2±1,0	113,7±1,0	120,7±0,9	92,1±1,1
	2	143,6±1,1	129,6±1,0	125,7±1,0	129,1±1,0
			Полярные липиды		
Весна	2	34,7±1,0	46,8±0,8	33,1±0,9	33,9±0,6
Лето	1	92,6±0,8	90,6±0,7	68,1±0,7	47,3±1,0
	2	68,9±0,9	70,1±0,8	68,2±0,7	56,4±1,0
Осень	1	62,0±0,9	63,4±0,9	68,5±0,9	51,8±1,0
	2	71,9±1,0	75,4±1,0	68,4±1,3	63,7±0,9
			Нейтральные липиды		
Весна	2	24,6±0,9	20,6±0,9	27,2±0,9	24,0±0,9
Лето	1	27,7±1,0	31,3±0,8	33,2±0,7	25,8±0,7
	2	56,3±0,9	42,5±0,7	47,9±0,8	38,9±1,0
Осень	1	48,3±0,4	50,3±1,0	52,3±0,4	40,3±1,0
	2	71,7±1,0	54,2±0,9	57,4±1,0	65,4±1,9
		Соотношение полярных и нейтральных липидов			
Весна	2	1,57	2,27	1,72	1,41
Лето	1	3,33	2,89	2,08	1,83
	2	1,24	1,05	1,42	1,43
Осень	1	1,28	1,26	1,31	1,28
	2	1,00	1,39	1,20	0,97

Таблица 2

ТБК-активные соединения в хвое сосны обыкновенной, усл. ед.

Удаление от источника выбросов, км	Возраст хвои, лет	Весна		Лето		Осень			
		1987		1988		1987		1988	
		1987	1989	1986	1988	1986	1987	1988	
1,0—1,5	1	—	—	—	1,08±0,02	—	1,34±0,07	—	0,5±0,02
	2	2,08±0,07	1,51±0,18	2,23±0,18	1,99±0,06	—	1,11±0,13	—	0,69±0,13
3,0—3,5	1	—	—	—	0,52±0,03	—	1,04±0,10	—	0,39±0,02
	2	1,58±0,12	0,76±0,04	—	1,53±0,05	—	1,60±0,08	—	0,58±0,04
4,0—4,5	1	—	—	—	0,44—0,02	—	1,18—0,02	—	0,39—0,03
	2	1,91±0,07	0,56±0,04	3,68±0,11	1,82±0,11	—	1,43±0,09	—	0,98±0,10
7,0—7,5	1	—	—	—	1,11±0,04	—	0,45±0,05	—	0,31±0,04
	2	1,25±0,06	1,09±0,07	1,28±0,15	1,26±0,08	—	1,48±0,06	—	1,64±0,14
15,0	1	—	—	—	1,10±0,04	—	0,91±0,04	—	0,70±0,01
	2	1,10±0,03	—	—	1,08±0,07	—	0,94±0,03	—	0,81±0,04
26,0	1	—	—	—	0,87±0,03	—	0,52±0,04	—	0,93±0,04
(контроль)	2	1,20±0,04	0,88±0,06	1,59±0,08	1,72±0,10	—	0,54±0,07	—	1,23±0,18

Таблица 3  
Свободные жирные кислоты в хвое сосны обыкновенной, мг/г абс. сухого вещества

Сезон, год	Возраст хвои, лет	Удаление от источника выбросов, м								
		1,5	3,0—3,5	4,0—4,5	7,0—7,5	15,0	24,0			
Весна	2	137,0±12,0	—	156,4±18,4	206,4±16,1	—	202,0±9,8			
	2	175,8±1,0	—	164,8±0,9	161,0±1,0	—	181,5±1,0			
	2	148,6±5,2	141,0±6,6	156,8±2,5	164,2±4,6	156,9±3,9	150,3±1,0			
Лето	2	168,5±11,0	—	176,3±12,5	166,7±7,2	—	176,2±7,9			
	1	108,6±2,8	—	111,0±2,3	153,0±1,1	—	117,8±2,1			
	2	161,5±1,8	—	174,3±0,9	153,0±0,8	—	167,8±0,7			
1968	1	151,4±1,0	147,0±2,4	154,9±5,5	124,3±1,0	131,1±2,4	124,1±1,1			
	2	159,0±3,8	171,7±4,6	188,3±3,3	174,5±3,9	175,9±4,0	180,4±3,0			
	2	189,8±6,7	—	221,0±9,3	214,1±10,2	—	284,8±7,5			
Осень	1	142,0±2,1	—	160,1±1,6	130,3±1,3	—	134,6±2,5			
	2	139,6±0,8	—	167,9±1,0	150,7±0,8	—	141,3±0,5			
	1	189,9±0,2	159,8±2,9	199,9±2,2	162,9±2,7	152,9±2,8	160,7±3,5			
1988	2	158,9±4,3	178,7±6,3	227,4±3,1	202,9±3,3	177,1±2,0	204,3±4,6			

ражаются в меньшей степени, кроме популяции, находящейся на расстоянии 4,5 км от завода. В ней выявлен аналогичный характер сдвига в содержании суммарных и полярных липидов, лишь уровень МДА, достоверно повышенный относительно контроля, ниже, чем на удалении 1,5 км, а концентрация СЖК выше в летне-осенний период. В популяции сосны на расстоянии 7 км от ПКЗ, на которую оказывают влияние также промышленные выбросы Северского трубного завода, в хвое второго года жизни, как и в популяции, удаленной на 1,5 км, летом 1987 г. снизился уровень СЖК, к осени он повысился, а в 1988 г. не отличался от контрольного в хвое обоих возрастов во все периоды вегетации. Динамика изменения уровня общих липидов и их фракций в хвое обоих возрастов не отличается от динамики популяции, расположенной на расстоянии 1,5—4 км от ПКЗ, а содержание МДА в хвое второго года жизни к осени существенно возрастает (в 1987—1988 гг.).

Складывается впечатление, что накопленные в хвое малые и большие количества свободного фтора вызывают одинаковую направленность изменения липидного обмена в виде снижения уровня СЖК, повышения количества суммарных липидов и их фракций и стимулируют процессы ПОЛ, которые более отчетливо проявляются в экстремальных условиях среды (например, при засухе).

Наиболее информативным показателем степени поражения хвои абиотическими стрессорными факторами является жирнокислотный состав СЛ. Спектр жирных кислот (ЖК) СЛ хвои второго года жизни широк и насчитывает около 40 кислот различного строения (насыщенных и ненасыщенных), что согласуется с литературными данными (Родионов и др., 1983). Среди ЖК имеются короткоцепочные (КЦ) с числом атомов углерода (С) 14 и длинноцепочные (ДЦ) с углеродной цепью 16 (табл. 4).

Вероятно, отсутствие существенных колебаний качественного состава ЖК СЛ хвои сосны в зависимости от сезона года и расстояния до ПКЗ можно объяснить генотипически обусловленным гомеостазом вида. Однако варьирование количественного состава ЖК СЛ в хвое сосны в разные сезоны года в определенной мере зависит от удаления от ПКЗ.

В контрольной популяции сосны (26 км от ПКЗ) к осени повышается концентрация большинства основных ЖК при достоверном снижении (на 31%) стеариновой кислоты (18:0), наиболее тугоплавкой из ЖК, и росте олеиновой (18:1, на 75%) и других полиненасыщенных ЖК (по очередности выхода из колонки на полярных жидких фазах с объемом удерживания (ОУ) 1,35 — на 43,5%, с ОУ 1,38 — на 59, с ОУ 1,46 — на 40,5, с 1,67 — на 65), что согласуется с литературными данными (Родионов и др., 1983). Содержание пальмитиновой кислоты (16:0) к осени повышается, сумма КЦ ЖК изменяется незначительно. На ближнем расстоянии от ПКЗ (1,5 км) в составе ЖК СЛ произошли изменения в летне-осенний период.

Таблица 4

**Концентрация основных жирных кислот хвои сосны  
второго года жизни  
на различном удалении от источника выбросов,  
мг/г абс. сухого вещества**

№ пика на хроматограмме	Объем удержи- вания	Удаление от источника выбросов, км							
		Весна		Лето		Осень			
		4,0—4,5	1,0—1,5	7,0—7,5	Контроль	1,0—1,5	4,0—4,5	7,0—7,5	Контроль
6	0,47	2,1	1,6	2,4	2,3	1,5	2,1	2,4	2,8
10	0,65	2,1	3,7	2,8	2,8	1,1	3,7	3,1	3,5
12	0,73	1,3	1,5	1,4	1,3	1,5	1,4	2,1	1,3
17	1,00	7,4	6,2	6,3	6,0	6,5	6,9	7,3	7,0
21	1,24	1,8	3,5	2,0	1,6	1,2	1,4	1,3	1,1
22	1,28	5,0	3,1	3,2	2,4	5,0	3,4	3,5	4,2
23	1,35	7,7	5,8	6,2	6,2	8,4	6,1	6,3	8,9
24	1,38	2,9	2,6	2,4	2,7	3,5	3,3	3,3	4,3
25	1,46	6,6	9,3	9,4	8,4	9,1	11,5	8,8	11,8
28	1,58	3,4	2,5	3,9	3,4	3,0	3,4	3,7	4,4
30	1,67	3,2	4,5	3,7	3,7	4,7	4,3	4,6	6,1
32	1,84	2,3	3,2	2,6	2,8	2,3	2,3	2,2	2,6
34	2,03	3,9	3,2	4,0	3,4	3,1	2,8	3,1	3,4
38	2,84	3,7	3,9	5,0	4,1	4,3	3,9	4,1	4,0
40	4,62	13,3	20,5	14,7	15,7	21,0	19,0	14,6	20,3
41	5,67	5,8	7,2	5,9	6,4	7,9	7,2	5,9	6,3

При малых флуктуациях суммы КЦ ЖК и постоянстве, как и в контроле, ЖК с ОУ 0,73 не растут, а расходуются ЖК с ОУ 0,47 и особенно значительно с ОУ 0,65 (на 70%). Концентрация стеариновой кислоты вдвое больше, чем в контроле, а пальмитиновой — не изменяется. Противоположный контролю характер изменения ЖК СЛ выявлен относительно концентрации ЖК с ОУ 1,46; 4,67; 4,62. Уровень КЦ ЖК с ОУ 0,47 и 0,65 и ДЦ ЖК с ОУ 1,84 к осени существенно убывает по сравнению с контролем. На ППП (4,5 км) сумма КЦ ЖК от весны к осени не меняется, а содержание ЖК с числом атомов углерода (С) 18 весной повышено по сравнению с осенью. Прочие ДЦ ЖК с ОУ 1,46; 1,67; 4,62; 5,67, наоборот, интенсивно расходуются весной, а к осени накапливаются снова. Вероятно, перегруппировка в ряду ЖК связана с изменением и регулированием вязкости липидов мембран в разные сезоны года. На ППП (7 км) из 16 основных ЖК лишь у 7 концентрация повышается, у 7 — понижается, у остальных остается постоянной.

Таким образом, исследования показали, что при значительных количествах накапливаемого фтора на ближнем расстоянии от ПКЗ происходит существенное нарушение метаболизма ЖК. Наибольшая мобильность в ряду ЖК СЛ с числом атомов углерода С 18 является защитным механизмом в реакциях закалывания в резистентности к фитотоксикантам. Можно полагать, что падение кон-

центрации ряда ЖК СЛ, СЖК в хвое сосны, особенно на ближних расстояниях от ПКЗ, вызвано повышенным расходом их на процессы липопероксидации, поскольку уровень МДА в ней существенно возрастает. Вероятно, первичным механизмом нарушения клеточных мембран хвои являются иницируемые накапливаемым в ней фтором процессы липопероксидации.

Таким образом, нами выявлены сезонные и возрастные изменения метаболизма липидов в хвое сосны обыкновенной в зависимости от расстояния от ПКЗ. Наиболее глубокие нарушения в обмене липидов происходят в хвое сосны на ближних расстояниях от источника фторсодержащих выбросов. Суммарные липиды и их фракции, МДА могут быть использованы для определения степени повреждения сосны поллютантами, а также в качестве биохимических показателей для мониторинга загрязненных промышленными выбросами лесных территорий.

#### ЛИТЕРАТУРА

Бабушкина Л. Г. О некоторых изменениях липидного обмена при экспериментальном и клиническом силикозе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1966. 24 с.

Мерзляк М. Н., Поголян С. И. Фотодеструкция пигментов и липидов в изолированных хлоропластах // Биологические науки. 1986. № 3. С. 8—20.

Методы биохимических исследований (липидный и энергетический обмен) / Под ред. М. И. Прохоровой. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 156 с.

Родионов В. С., Ильинова М. К., Степанов А. А. Динамика содержания кислот нейтральных липидов, глико- и фосфолипидов однолетней хвои сосны обыкновенной в годичном цикле // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 78—96.

Родионов В. С., Фуксман И. Л., Новицкая Ю. Е. и др. Расщепление фосфолипидов и изменение ультраструктуры клеток зимней хвои сосны после ее промораживания // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1985. № 3. С. 934—939.