
*ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ВОДНЫХ
РАСТЕНИЙ*

УДК 581.526.3 (547.56:547.567)

О. М. Усенко

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ
ФЕНОЛОВ И ХИНОНОВ В ФИТОМАССЕ ВЫСШИХ
ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ И СРЕДЕ ИХ ОБИТАНИЯ**

Изучено содержание фенолов и хинонов в фитомассе высших водных растений, относящихся к различным экологическим группам, и в водной среде в их зарослях. Проанализирована взаимозависимость накопления этих веществ в фитомассе и воде, а также влияние активной реакции среды на содержание экзогенных метаболитов.

Ключевые слова: высшие водные растения, фенолы, хиноны.

Фенольные соединения относятся к наиболее многочисленным эндо- и экзогенным метаболитам водных растений. Они выполняют в клетках разнообразные, в том числе защитные, функции, участвуют в окислительно-восстановительных процессах, а их окисленные производные — хиноны являются компонентами электрон-транспортной цепи: убихиноны — в митохондриях, а пластохиноны — в хлоропластах [5].

Хиноны — это циклические дикетоны, в молекулах которых кетогруппы входят в систему сопряженных двойных связей. Иногда хиноны рассматривают как оксипроизводные ненасыщенных циклических углеводородов, однако в связи с близостью к ароматическим соединениям их часто анализируют вместе с фенольными, хотя единого мнения относительно их формулы (бензойной или хиноидной) до сих пор нет [3].

Окисление и восстановление фенольных соединений имеет обратимый характер. Система полифенол ↔ хинон является промежуточным звеном при окислении органических соединений в процессе дыхания растений [5]. В водной среде фенолы могут окисляться до соответствующих хинонов как ферментативным путем, так и без участия ферментов [11, 14].

Экзогенные фенолы и хиноны характеризуются высокой активностью в отношении других организмов, причем реакционная способность хинонов значительно выше [12, 13]. В отличие от фенольных соединений, динамика хинонов макрофитов практически не исследована. В связи с этим целью на-

© О. М. Усенко, 2012

стоящей работы было сравнительное изучение накопления фенолов и хинонов в фитомассе и воде в зарослях высших водных растений.

Материал и методика исследований. Объектами исследований служили высшие водные растения, отобранные в р. Днепр (район зал. Собачье гирло), р. Тетерев (приток р. Днепр) и оз. Вербном (пойменный водоем Днепра). Исследовали представителей разных экологических групп макрофитов: воздушно-водных — *Sagittaria sagittifolia* L. (стрелолист обыкновенный), *Sparogonium erectum* L. (ежеголовник прямой), *S. emersum* Rehm. (ежеголовник всплывающий), *Phragmites communis* Trin. (тростник обыкновенный), *Turpha angustifolia* L. (рогоз узколистный), *Scirpus lacustris* L. (камыш озерный) и *Iris pseudacorus* L. (касатик болотный); погруженных — *Potamogeton perfoliatus* L. (рдест пронзеннолистный) и *Ceratophyllum demersum* L. (роголистник погруженный); растений с плавающими листьями — *Trapa natans* L. (водяной орех) и *Nuphar lutea* (L.) Smith (кубышка желтая); свободноплавающих — *Salvinia natans* (L.) All. (альвиния плавающая) и *Hydrocharis morsus-ranae* L. (водокрас обыкновенный) [6].

Содержание общих фенолов и хинонов исследовали в стеблях и листьях высших водных растений, а также в воде в их зарослях. Количество фенолов определяли по методике [1], хинонов — согласно [4]. Полученные результаты были обработаны статистически [2].

Результаты исследований и их обсуждение

Установлено, что содержание фенолов и хинонов у исследованных видов высших водных растений является лабильным показателем, который характеризуется скорее видоспецифичными особенностями, чем зависимостью от места произрастания или принадлежностью к той или иной экологической группе (табл. 1). Так, в фитомассе воздушно-водных растений отмечены значительные колебания содержания как фенолов (3,15—32,56 мг/г сухой массы), так и хинонов (0,10—1,40 мг/г сухой массы). В то же время максимальное накопление фенолов зарегистрировано у *Trapa natans*. Интересно, что близкие величины содержания фенольных соединений отмечены и у ряда воздушно-водных растений — *Ph. communis*, *T. angustifolia* и *I. pseudacorus*. Отличительной особенностью последних является наличие хорошо развитой корневой системы.

Низкотравные воздушно-водные, погруженные и свободноплавающие растения, как и некоторые высокотравные воздушно-водные, содержали значительно меньше фенолов — от 3,15 до 8,50 мг/г сухой массы, независимо от места их произрастания.

Анализ содержания хинонов свидетельствуют о том, что в биомассе растений оно на 1—2 порядка ниже, чем фенолов. При сравнении обоих показателей прослеживается четкая обратная взаимозависимость накопления этих веществ. Так, максимальное количество хинонов (1,00—1,40 мг/г сухой массы) обнаружено у *P. perfoliatus*, *S. emersum* и *S. sagittifolia*, в то время как содержание фенолов у этих видов было минимальным (3,15—6,86 мг/г сухой массы). Очевидно, это объясняется как особенностями метаболизма иссле-

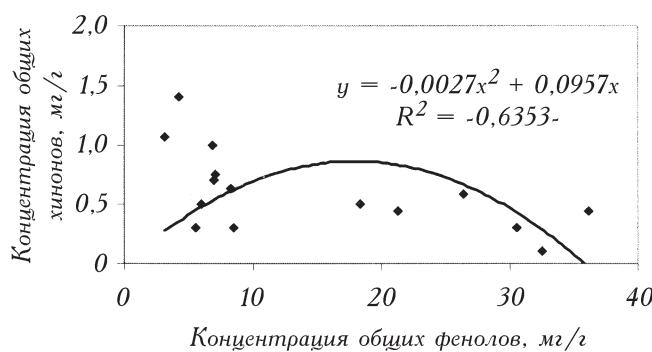
1. Содержание общих фенолов и хинонов в биомассе некоторых видов высших водных растений, мг/г сухой массы

Высшие водные растения	Места отбора проб	Общие фенолы	Общие хиноны
Воздушно-водные			
Высокотравные			
<i>Phragmites communis</i>	оз. Вербное	18,35 ± 2,15	0,50 ± 0,08
<i>Typha angustifolia</i>	р. Днепр	32,56 ± 5,34	0,10 ± 0,04
<i>Iris pseudacorus</i>	оз. Вербное	30,64 ± 4,82	0,30 ± 0,05
<i>Scirpus lacustris</i>	р. Днепр	5,98 ± 0,64	0,50 ± 0,06
<i>Sparganium erectum</i>	— « —	7,06 ± 0,72	0,75 ± 0,08
Низкотравные			
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	р. Днепр	4,31 ± 0,56	1,40 ± 0,18
<i>Sparganium emersum</i>	оз. Вербное	3,15 ± 0,44	1,07 ± 0,10
Погруженные			
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	р. Днепр	6,86 ± 0,54	1,00 ± 0,08
<i>Ceratophyllum demersum</i>	— « —	8,50 ± 0,36	0,30 ± 0,06
Растения с плавающими листьями			
<i>Trapa natans</i>	р. Днепр	36,17 ± 4,28	0,45 ± 0,05
<i>Nuphar lutea</i>	— « —	26,48 ± 2,64	0,58 ± 0,08
Свободноплавающие			
<i>Salvinia natans</i>	р. Днепр	5,60 ± 0,42	0,30 ± 0,06
<i>Salvinia natans</i>	р. Тетерев	7,04 ± 0,68	0,70 ± 0,08
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	оз. Вербное	8,31 ± 0,54	0,63 ± 0,07

довыханных растений, так и их способностью накапливать хиноны из окружающей водной среды. Наименьшее количество хинонов (0,10 мг/г сухой массы) содержал *T. angustifolia*, тогда как содержание фенолов — 32,56 мг/г сухой массы у него было одним из наибольших.

Статистический анализ экспериментальных данных подтвердил наличие обратной зависимости между содержанием общих фенолов и хинонов в биомассе высших водных растений ($r = -0,58$, $p = 0,99$, $n = 30$) (рис. 1). При этом было получено полиномиальное уравнение $y = -0,0027x^2 + 0,0957x$ с достоверностью $R^2 = -0,64$.

Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что фенольные соединения и образующиеся из них хиноны играют важную роль в экологическом метаболизме пресноводных экосистем. В частности, показано, что они участвуют в формировании взаимоотношений высших водных растений и микроводорослей [7—11, 14]. В связи с этим особый интерес представ-



1. Связь между количеством общих фенолов и хинонов в фитомассе высших водных растений.

водной среде отличается несколько иными закономерностями, чем в фитомассе растений. В частности, если в последней отмечалось более высокое содержание фенолов, то в воде концентрация хинонов в большинстве случаев превышала концентрацию общих фенолов. Однако указанная зависимость не столь тесная. Так, при одинаковой концентрации фенолов (90 мкг/дм^3) в зарослях *Ph. communis* в оз. Вербном и сообществе *T. natans* —

2. Концентрация растворенных общих фенолов и хинонов в зарослях высших водных растений, мкг/дм³

Сообщества высших водных растений	pH	Общие фенолы	Общие хиноны
Р. Днепр			
<i>Trapa natans</i> — <i>Salvinia natans</i> — <i>Ceratophyllum demersum</i>	7,30	90 ± 7	480 ± 15
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	6,45	73 ± 5	380 ± 10
<i>Sparganium erectum</i>	5,75	84 ± 5	70 ± 4
<i>Nuphar lutea</i>	7,70	92 ± 6	250 ± 11
<i>Scirpus lacustris</i> — <i>Potamogeton perfoliatus</i>	7,40	84 ± 5	230 ± 8
<i>Typha angustifolia</i>	6,94	99 ± 10	140 ± 12
Чистоводье	6,88	80 ± 5	140 ± 9
Р. Тетерев			
<i>Salvinia natans</i>	5,73	172 ± 8	32 ± 3
Оз. Вербное			
<i>Phragmites communis</i>	8,55	90 ± 4	210 ± 7
<i>Sparganium emersum</i> — <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	7,10	84 ± 5	120 ± 5

ляет изучение закономерностей накопления указанных веществ в воде. С этой целью было проведено определение концентрации фенолов и хинонов в зарослях высших водных растений в различных водных объектах (табл. 2).

Полученные результаты показывают, что накопление фенолов и хинонов в

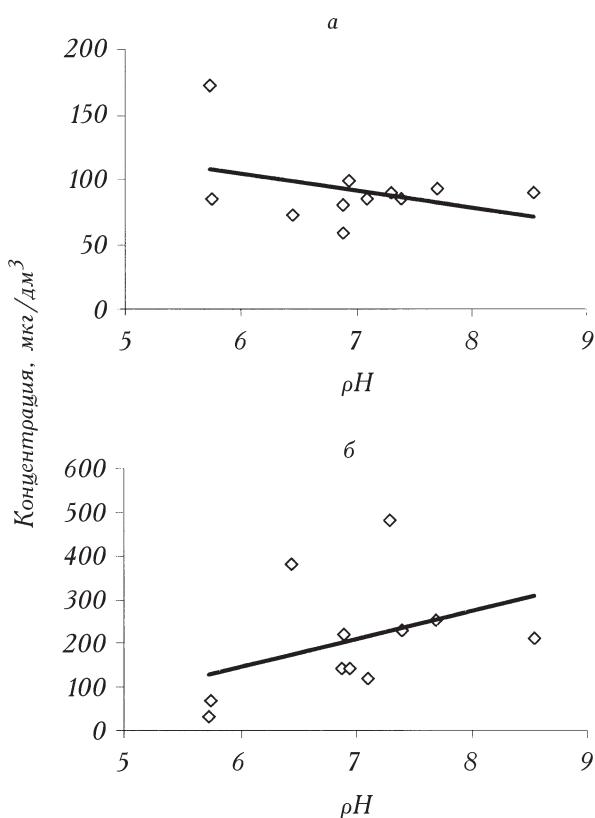
S. natans — *C. demersum* в р. Днепр содержание хинонов различалось более чем в 2 раза (соответственно 210 и 480 мкг/дм³). Подобные отклонения характерны и для других пунктов. Очевидно, накопление этих соединений в воде в значительной степени зависит от влияния внешних факторов.

При анализе динамики содержания фенольных веществ в природных водах особое внимание необходимо, на наш взгляд, обращать на сопутствующие факторы, которые могут оказывать влияние на накопление исследуемых веществ. Одним из них может быть величина активной реакции среды, поскольку известно, что равновесие системы фенол \leftrightarrow хинон значительно колеблется в зависимости от pH [14, 15].

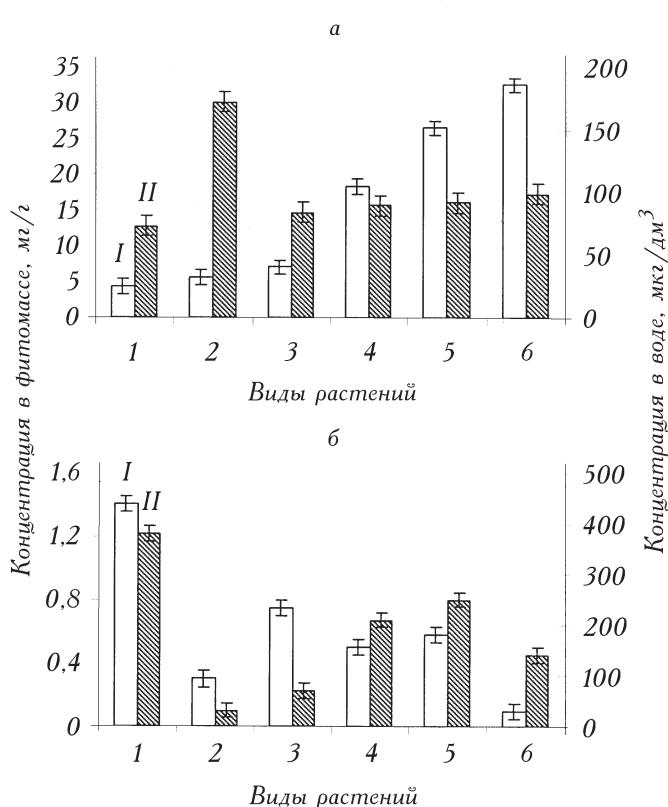
Несмотря на большой разброс полученных данных, прослеживается определенная закономерность: чем выше pH воды, тем больше концентрация хинонов. В частности, с увеличением pH от 5,73 до 8,55 она возрасла от 32 до 210 мкг/дм³ (рис. 2). В то же время для фенолов такая четкая зависимость отсутствовала. Очевидно, накопление этих веществ менее подвержено влиянию pH водной среды.

Одним из подтверждений роли pH в сдвиге баланса в системе фенол \leftrightarrow хинон являются данные, полученные на примере *S. natans*. Так, в образцах воды, отобранных в местах ее произрастания, концентрация фенолов составляла 172, а хинонов — 32 мкг/дм³. При повторном анализе проб воды через сутки были получены другие величины — соответственно 58 и 220 мкг/дм³, при этом значение pH воды возросло с 5,73 до 6,89.

Полученные результаты (см. табл. 1 и 2) свидетельствуют о том, что формирование запаса исследуемых соединений мало отличается в разных водных объектах, однако все же вода р. Тетерев характеризовалась более низким pH и меньшим содержанием хинонов, а оз. Вербного — наоборот, более высокой величиной активной реакции среды и концентрацией хинонов.



2. Зависимость концентрации растворенных в воде фенолов (а) и хинонов (б) от активной реакции среды.



3. Накопление фенолов (а) и хинонов (б) в фитомассе (I) и в зарослях (II) макрофитов: 1 — *Sagittaria sagittifolia*; 2 — *Salvinia natans*; 3 — *Sparganium erectum*; 4 — *Phragmites communis*; 5 — *Nuphar lutea*; 6 — *Typha angustifolia*.

вано нами как в зарослях сообщества *T. natans* — *S. natans*, так и в зарослях одного вида — *S. sagittifolia*. Поскольку эти виды относятся к разным экологическим группам, то на основании представленных результатов трудно сделать однозначный вывод о закономерностях накопления растворенных фенольных веществ в зарослях макрофитов определенной экологической группы. Для этого необходимы длительные планомерные исследования с учетом климатических и гидрологических факторов.

Заключение

Полученные данные свидетельствуют о том, что содержание фенолов и хинонов у исследованных видов высших водных растений является лабильным видоспецифичным показателем, который мало зависит от места произрастания и принадлежности к той или иной экологической группе. Максимальное накопление фенолов отмечено у растений с плавающими листьями и некоторых воздушно-водных, обладающих мощной корневой системой. Количество хинонов в биомассе растений на 1—2 порядка ниже, чем фенолов, при этом прослеживается четкая обратная зависимость между содержанием этих веществ ($r = -0,58$, $p = 0,99$, $n = 30$).

Сравнение содержания исследуемых веществ в фитомассе растений и окружающей их водной среде позволяет сделать заключение, что между ними имеется определенная зависимость (рис. 3). В большей мере это относится к хинонам — их концентрация в воде изменяется практически так же, как и в растениях.

В связи с тем, что фенольные вещества рассматривают как активные аллелопатические агенты [16], можно предположить, что их концентрация в поливидовых сообществах макрофитов будет выше, чем в моновидовых. Однако максимальное содержание хинонов в воде было зарегистриро-

Динамика накопления исследованных веществ в водной среде имеет другой характер: концентрация хинонов значительно выше, чем общих фенолов. При этом также сохраняется обратная взаимосвязь между содержанием этих веществ, хотя их накопление в воде больше подвержено влиянию внешних факторов. Одним из них может быть величина активной реакции среды (чем выше pH воды, тем больше концентрация хинонов и ниже — фенолов).

Отмечена взаимосвязь между концентрацией исследуемых веществ в фитомассе высших водных растений и окружающей их водной среде: концентрация эндо- и экзогенных хинонов изменяются практически одинаково, тогда как содержание фенолов подвержено колебаниям в силу видовых особенностей.

**

Вивчено вміст фенолів і хіонів у фітомасі та водному середовищі в заростях вищих водяних рослин, що належать до різних екологічних груп. Аналізується взаємозалежність нагромадження цих речовин, як у фітомасі, так і у воді, а також вплив активної реакції середовища на вміст екзогенних метаболітів.

**

The content of phenols and quinones was studied in the phytomass and in the water in the thickets of higher aquatic plants of various ecological groups. It has been found that pH influences the content of exogenous metabolites.

**

1. Гродзинський А.М., Середюк Л.С., Крупа Л.І. Накопичення фенолів в ґрунті польового ценозу // Доп. АН УРСР. — 1981. — Сер. Б, № 10. — С. 64—67.
2. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1984. — 423 с.
3. Каррер П. Курс органической химии. — Л.: Госхимиздат, 1960. — 1216 с.
4. Коренман И.М. Фотометрический анализ. Методы определения органических соединений. — М.: Химия, 1975. — 360 с.
5. Кретович В.Л. Биохимия растений. — М.: Высш. шк., 1980. — 447 с.
6. Определитель высших водных растений / Д. Н. Доброчаева, М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — 548 с.
7. Романенко В.Д., Сакевич А.И., Усенко О.М. Метabolicкие механизмы взаимодействия высших водных растений и цианобактерий — возбудителей «цветения» воды // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 3. — С. 45—57.
8. Романенко В.Д., Сакевич О.Й., Усенко О.М. Вищі водяні рослини, як чинник обмеження «цвітіння» води ціанобактеріями // Доп. НАН України. — 2005. — № 8. — С. 174—177.
9. Романенко В.Д., Сакевич А.И., Усенко О.М. О механизме действия легкоокисляющихся фенолов на фотосинтетическую активность водорослей // Гидробиол. журн. — 2006. — Т. 42, № 2. — С. 87—97.

10. Сакевич А.И., Усенко О.М. Экзометаболиты водных макрофитов фенольной природы и их влияние на жизнедеятельность планктонных водорослей // Там же. — 2003. — Т. 39, № 3. — С. 36—44.
11. Сакевич О.Й., Усенко О.М. Алелопатія в гідроекосистемах. — К.: Логос, 2008. — 344 с.
12. Стом Д.И. Окисление фенолов растительными тканями в экстремальных условиях // Тр. III конф. физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока. — Иркутск, 1969. — С. 155—158.
13. Стом Д.И. Хиноны как возможная активная форма полифенольных ингибиторов роста // Докл. АН СССР. — 1969. — Т. 186, № 3. — С. 714—716.
14. Усенко О.М., Сакевич А.И. Аллелопатическое влияние высших водных растений на функциональную активность планктонных водорослей // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 1. — С. 55—67.
15. Усенко О.М., Гусейнова В.П., Сакевич А.И. Особенности влияния полифенолов на водоросли в условиях изменения активной реакции среды // Там же. — 2008. — Т. 44, № 3. — С. 39—47.
16. Macías F.A., Molinillo J.M.G., Varela R.M., Galindo J.C.G. Allelopathy — a natural alternative for weed control // Pest Manag. Sci. — 2007. — Vol. 63. — P. 327—348.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 06.07.12