

УДК 577.118:577.115:577.125.8

КОМПОНЕНТИ ЛІПІД-ПІГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСУ ЛИСТКІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ В УМОВАХ ДЕФІЦИТУ ФОСФОРУ

Н.Б. СВЕТЛОВА, О.В. БІДА, О.І. СЕРГА, Н.Ю. ТАРАН

*Київський національний університет імені Тараса Шевченка
01033 Київ, вул. Володимирська, 60
e-mail: tarantul@univ.kiev.ua*

Оцінено фізіологічний стан рослин сортів озимої пшениці за дефіциту фосфору. Найчутливішими до умов фосфорного голодування виявились рослини сорту Сирена одеська, стійкими — рослини сорту Київська остиста, які характеризувалися стабільністю фракцій фосфатидилгліцеролу, високим вмістом β -каротину та сульфохіновозилдіацилгліцеролу.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., фосфорний дефіцит, малоновий діальдегід, каротиноїди, гліколіпіди, фосфоліпіди.

Фосфор — один із макроелементів, необхідних для росту і розвитку рослин. Незважаючи на значні запаси валового фосфору в ґрунті (3—5 т/га орного шару), він належить до найменш доступних основних мінеральних елементів для рослин. Зокрема, у ґрунтах України 95—99 % фосфору зв'язано в нерозчинні і важкорозчинні мінералофосфати, практично недоступні для рослин.

Проблему оптимізації фосфатного живлення рослин і поліпшення фосфорного режиму ґрунтів сьогодні розглядають у контексті сталого виробництва агропродукції з використанням екологічно безпечних технологій.

Фосфоровмісні добрива відіграють важливу роль у підвищенні врожайності сільськогосподарських культур, зокрема зернових. З урахуванням відносно невисоких доз внесення фосфоровмісних добрив в останні роки (менш як 12—15 кг P_2O_5 на 1 га посівів) та інтенсивного вилучення цього елемента з урожаєм (фосфор міститься в основному в генеративних органах рослин) вміст рухомого фосфору в ґрунті постійно зменшується.

З огляду на відсутність власної сировинної бази в Україні (всі заводи фосфорної промисловості працюють виключно на дорогій імпортній сировині російських і північноафриканських родовищ) у найближчі роки проблему оптимального забезпечення ґрунтів фосфорними добривами не вирішити. У зв'язку з цим одним з екологічно безпечних заходів підтримання сталого виробництва продукції є технології з впровадження нових сортів пшениці, менш чутливих до нестачі фосфатів у ґрунті.

Мета наших досліджень — оцінювання фізіологічного стану рослин сортів озимої пшениці за біохімічними маркерами ліпід-пігментного комплексу в умовах дефіциту фосфору у ґрунті.

Методика

Об'єктами досліджень обрано районовані середньостиглі сорти озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) Сирена одеська, Лузанівка одеська, Смуглянка, Київська остиста.

Рослини вирощували в умовах вегетаційного дослідю. Субстрат — кварцовий пісок; середовище — Хогленда—Арнона з мікроелементами. Контролем слугували варіанти з внесенням фосфору в дозі 31 мг у формі $\text{KН}_2\text{PО}_4$ на 1 кг субстрату. В дослідні варіанти фосфорні добрива не вносили. Досліди проводили на 21-добових рослинах (фаза кушіння). Для аналізу відбирали середню частину листків контрольних і дослідних варіантів.

Фізіологічний стан рослин оцінювали за фізіолого-біохімічними параметрами — станом ліпід-пігментного комплексу та інтенсивністю процесів пероксидації ліпідів.

Інтенсивність пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ) вивчали за накопиченням вторинного продукту — малонового діальдегіду (МДА), який є одним із критеріїв ранньої діагностики стресу, за методикою Мерзляка та співавт. [2]. Ступінь адаптації рослин вивчали за вмістом каротиноїдів, які розділяли хроматографічно за модифікованим нами денситометричним методом визначення каротиноїдів на пластинках «Silufol» [1]. Ліпіди екстрагували й розділяли на фракції методом тонкошарової хроматографії на силікагелі за методикою Яковенко та Міхно [5]. Біологічна повторність дослідів триразова, аналітична — дев'ятиразова, похибка не перевищувала 5 %.

Результати та обговорення

Для подолання стресу, спричиненого дефіцитом фосфору, рослини розвивали багато стратегій його надходження з навколишнього середовища, акумуляції й реутилізації в організмі. Ці стратегії охоплювали морфологічні, біохімічні та фізіологічні реакції, які в кінцевому підсумку забезпечували краще виживання рослин за умов дефіциту фосфору [4, 6]. Одними з основних ключових показників, які характеризують адаптивні можливості рослин, реалізацію їх генетичного потенціалу, є стан пігмент-ліпідного комплексу рослин та інтенсивність процесів пероксидного окиснення складних органічних сполук [3, 4, 9].

Загальною неспецифічною реакцією на дію стресорів різного походження є утворення активних форм кисню (АФК). Продукування АФК стимулює окиснювальний катаболізм складних органічних сполук, у тім числі ліпідів мембран. Продукти пероксидного окиснення ліпідів — це первинні медіатори стресу [9].

Дослідження процесу пероксидації ліпідів рослин пшениці виявило, що на його інтенсивність значною мірою впливають сортові особливості (рис. 1).

Серед вивчених сортів найчутливішим виявився сорт Сирена одеська. У дослідних рослин, що зростали в умовах фосфорного голодування, вміст МДА збільшувався вдвічі і становив у фотосинтетичних тканинах і коренях відповідно 11,9 та 7,2 мкмоль/г сухої речовини. Сорти Лузанівка, Смуглянка та Київська остиста виявилися стійкішими до дефіциту фосфору. Вміст МДА в контрольних і дослідних рослинах цих сортів істотно не змінювався і коливався в межах 4,7—6,8 мкмоль/г сухої речовини (див. рис. 1).

Аналізом вмісту каротиноїдів встановлено стабільність фракції β -каротину в рослинах сортів Київська остиста та Лузанівка, що може підтверджувати високі адаптивні можливості цих сортів до дефіциту фосфору на відміну від інших сортів, де участь β -каротину в процесах хімічного гасіння АФК призводить до його руйнування [8] (рис. 2).

У дослідних рослинах сортів Київська остиста і Лузанівка за встановленими кількісними складовими ксантофілового пулу виявлено вищий загальний вміст віолаксантину та фракції лютеїн + зеаксантин порівняно з контрольними варіантами. У рослинах сорту Сирена одеська вміст фракції лютеїн + зеаксантин знижувався. З огляду на

те що дія зеаксантину подібна до дії холестеролу в організмі тварин (обидва зменшують плинність мембран [7]), встановлене нами зниження вмісту фракції лютеїн + зеаксантин у дослідних рослинах сорту Сирена одеська дало підставу припустити, що зростає плинність мембран тилакоїдів і, як наслідок, зменшується їх стійкість до дії синглетного кисню та вільних радикалів. АФК всередину гідрофобної зони мембран можуть проникати в міру зростання плинності окремих їхніх структур, суміжних із зонами полярних головок ліпідів [6], унаслідок чого відбуваються структурні й функціональні зміни в мембранах тилакоїдів, які спричиняють порушення транспорту електронів (особливо ФС II). Оскільки дія стресового навантаження була постійною (рослини вирощували в умовах фосфорного голодування), трансформації пігментів ксантофілового пулу можна пояснити сортовими особливостями

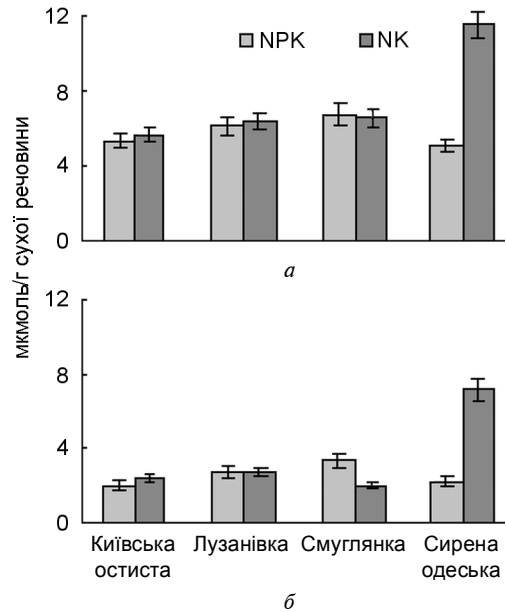


Рис. 1. Вміст малонового діальдегіду в листках (а) і коренях (б) рослин сортів озимої пшениці за умов фосфорного голодування

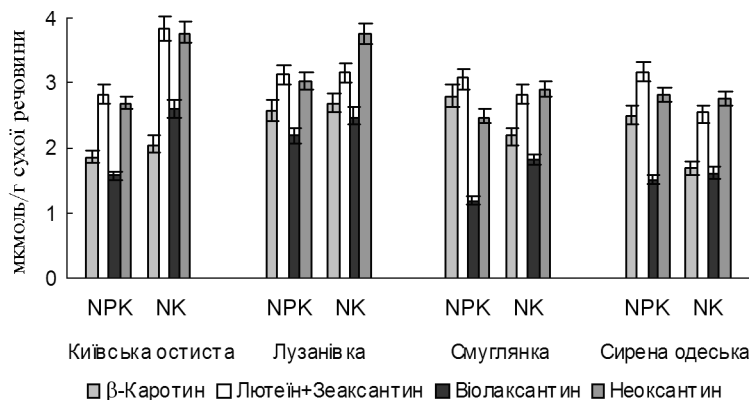


Рис. 2. Вміст каротиноїдів у листках рослин сортів озимої пшениці за умов фосфорного голодування

досліджених сортів. Так, акумуляція зеаксантину в рослинах сорту Київська остиста, на нашу думку, пов'язана з підвищенням пулу моногалактозилдіацилгліцеролу (МГДГ) в цьому варіанті (рис. 3).

МГДГ відіграє істотну роль у деепоксидзації віолаксантину, що пояснюють здатністю цього галактоліпиду формувати інвертовані гексагональні структури [8]. МГДГ оптимізує функціонування одного з ферментів циклу — віолаксантиндеепоксидази [6], який здійснює реакцію деепоксидзації віолаксантину в зеаксантин через антраксантин. Здатність МГДГ формувати небішарові структури серед бішарового дигалактозилдіацилгліцеролу (ДГДГ) визначає здатність віолаксантину (який у мембрані орієнтований перпендикулярно) до латеральної дифузії в мембранному бішарі, тому акумуляція МГДГ у дослідних варіантах зазначених сортів сприяє оптимізації функціонування ксантофілового циклу за умов дефіциту фосфору.

Дослідженням вмісту ліпідного комплексу встановлено, що нестача фосфору ініціює як біосинтез ліпідів, так і їх деградацію у фотосинтетичних мембранах. Загальною тенденцією для рослин пшениці, які росли в умовах нестачі фосфору, є підвищення вмісту ДГДГ, зменшення фракції сульфоліпиду (СЛ) — сульфохіновозилдіацилгліцеролу (СХДГ) (за винятком рослин сорту Київська остиста) та загальної кількості фосфоліпідів (див. рис. 3).

Співвідношення галактоліпідів МГДГ/ДГДГ у контрольних і дослідних рослинах сортів Київська остиста і Лузанівка залишалось сталим, Смуглянка і Сирена одеська — істотно зменшувалось (рис. 4).

Порушення співвідношення галактоліпідів у сортів Смуглянка і Сирена одеська, вирощених за нестачі фосфору, може ускладнювати компартментизацію протеїнових і пігмент-протеїнових комплексів фотосинтетичних мембран, латеральну дифузію макромолекул, знижувати здатність фотосинтетичних мембран до утворення гексагональних структур. Зменшення вмісту МГДГ можна пояснити також участю цього галактоліпиду в біосинтезі ДГДГ на кінцевих його етапах [10].

Виявлено також сортову специфічність до фосфорного голодування за вмістом аніонного фосфатидилгліцеролу (ФГ). У рослин сорту Київська остиста вміст ФГ був стабільним, у рослин інших сортів — істотно деградував.

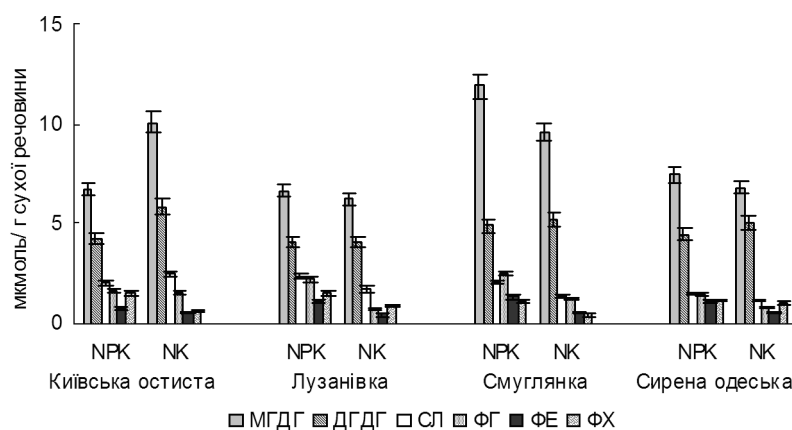


Рис. 3. Вміст компонентів ліпідного комплексу в листках рослин сортів озимої пшениці за умов фосфорного голодування

Вміст іншого аніонного ліпиду, який не містить фосфору — СХДГ не зменшувався в рослинах усіх досліджуваних сортів за винятком рослин сорту Київська остиста, де встановлено його акумуляцію. З огляду на те що СХДГ міститься в мембранах пластид, а ФГ є єдиним фосфоліпідом у мембранах тилакоїдів, зменшення вмісту останнього може компенсуватися стабільністю вмісту іншого аніонного ліпиду — СХДГ для збереження аніонного характеру мембранних ліпідів та підтримання оптимального рівня перебігу фотосинтетичних процесів у хлоропластах. Співвідношення СХДГ/ФГ у рослинах сорту Київська остиста не змінювалось, у рослинах інших сортів — зростало.

Отже, зниження пулу фосфоліпідів, встановлене нами в мембранах рослин, вирощених в умовах нестачі фосфору, певним чином може компенсуватися акумуляцією галактоліпідів і сульфоліпідів у рослинах сорту Київська остиста. Такі модифікації ліпідного складу — компенсацію фосфоліпідів гліколіпідами — можна вважати одним із механізмів адаптивної стратегії рослин до умов фосфорного голодування. При цьому адаптивні структурні перебудови в мембранах оптимізують їх плинність та забезпечують оптимальну конфігурацію білкових і пігмент-білкових комплексів для нормального функціонування процесів транспорту електронів, фотофосфорилування в умовах дефіциту фосфору. На нашу думку, виявлені зміни вмісту гліколіпідів у рослинах сорту Київська остиста в умовах нестачі фосфору підтримують рівновагу в конформаційних перебудовах макромолекул, задіяні в реалізації адаптивного потенціалу рослин і тому є важливим біохімічним показником для характеристики ендогенних індукторів стійкості.

Оцінюванням фізіологічного стану рослин різних сортів озимої пшениці за біохімічними маркерами ліпід-пігментного комплексу до умов фосфорного голодування виявлено, що найчутливішими до цього стресового чинника є рослини сорту Сирена одеська, стійкими — рослини сорту Київська остиста, які характеризувалися високим вмістом β -каротину, СХДГ та стабільністю пулу ФГ. Досліджені нами фізіолого-біохімічні параметри рослин цього сорту на ранніх етапах онтогенезу свідчать про екологічну доцільність його вирощування на ґрунтах із низьким вмістом рухомих форм фосфору.

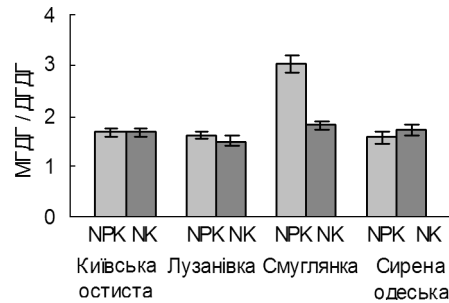


Рис. 4. Відношення вмісту МГДГ/ДГД у листках рослин сортів озимої пшениці за умов фосфорного голодування

1. Мерзляк М.Н. Денситометрическое определение каротиноидов растений в тонком слое на пластинках «Силуфол» // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1978. — № 1. — С. 134—138.
2. Мерзляк М.Н., Шевырева В.В., Гулянцева В.Б., Жиров В.К. Флюориметрическое определение малонового диальдегида в тканях растений. — Л.: Наука, 1971. — 119 с.
3. Таран Н.Ю., Бацманова Л.М., Грудіна Н.С., Кононюк Л.М. Оцінка ступеня розвитку стресу за інтенсивністю накопичення малонового диальдегіду в рослин // Вісн. аграр. науки. — 2007. — № 2. — С. 22—24.
4. Таран Н.Ю. Каротиноїди фотосинтетичних тканин за умов посухи // Физиология и биохимия культ. растений. — 1999. — 31, № 6. — С. 3—14.
5. Яковенко Г.М., Михно А.И. Метод выделения и разделения по классам липидов листьев и хлоропластов растений // Там же. — 1971. — 3, № 6. — С. 651—656.

КОМПОНЕНТЫ ЛИПИД-ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА

6. Horton P., Ruban A.V., Rees D. et al. Control of the light-harvesting function of chloroplast membranes by aggregation of the LHCP chlorophyll-protein complex // FEBS Lett. — 1991. — **292**. — P. 1–4.
7. Latowski D., Kruk J., Burda K. et al. Kinetics of violaxanthin de-epoxidation by violaxanthin de-epoxidase, a xanthophyll cycle enzyme, is regulated by membrane fluidity in model lipid bilayers // Eur. J. Biochem. — 2002. — **269**. — P. 4656–4665.
8. Raghothama K.G. Phosphate transport and signaling // Curr. Opin. Plant Biol. — 2000. — **3**. — P. 182–187.
9. Siegenthaler P.-A. Molecular organization of acyl lipids in photosynthetic membranes of higher plants // Lipids in photosynthesis: structure, function and genetics. Advances in photosynthesis. — Kluwer Acad. Publ., 1998. — P. 120–144.
10. Yuan H., Liu D. Signaling components involved in plant responses to phosphate starvation // J. Integr. Plant Biol. — 2008. — **50**, N 7. — P. 849–859.

Отримано 13.07.2009

КОМПОНЕНТЫ ЛИПИД-ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ЛИСТЬЕВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА ФОСФОРА

Н.Б. Светлова, Е.В. Бидя, О.И. Серга, Н.Ю. Таран

Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко

Проведена оценка физиологического состояния растений сортов озимой пшеницы в условиях дефицита фосфора. Наиболее чувствительными к условиям фосфорного голодания оказались растения сорта Сирена одесская, устойчивыми — растения сорта Киевская остистая, которые характеризовались стабильностью фракций фосфатидилглицерола, высоким содержанием β -каротина и сульфохиновозилдиацилглицерола.

COMPONENTS OF LIPID-PIGMENT COMPLEX OF WINTER WHEAT LEAVES IN CONDITION OF PHOSPHORUS STARVATION

N.B. Svetlova, O.V. Bida, O.I. Serga, N.Yu. Taran

Taras Shevchenko Kyiv National University
60 Volodymyrska St., Kyiv, 01033, Ukraine

An evaluation of the physiological state of winter wheat plant varieties under phosphorus deficiency was performed. It was shown that the most sensitive to phosphorus starvation were the plants of Sirena odeska variety, non-sensitive were the plants of Kievska ostista variety, which was characterized by stability of phosphatidylglycerol and high level of β -carotene and sulphoquinovosyl diacylglycerol content.

Key words: *Triticum aestivum* L., phosphorus starvation, malone dialdehyde, carotenoids, glycolipids, phospholipids.