

УДК 581.1

АДАПТАЦИЯ ГАЛОФИТОВ ЛИТОРАЛИ К УСЛОВИЯМ ПРИМОРСКИХ ТЕРРИТОРИЙ БЕЛОГО МОРЯ: УЧАСТИЕ ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ЛИПИДОВ

© 2024 г. Е. Ф. Марковская^{a, *}, А. А. Зорина^a, Е. Н. Гуляева^b,
А. А. Стародубцева^a, А. А. Кособрюхов^c

^aФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
“Петрозаводский государственный университет”, Петрозаводск, Россия

^bФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр
“Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

^cФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр
“Пушчинский научный центр биологических исследований”, Институт фундаментальных проблем биологии
Российской академии наук, Пушкино, Россия

*e-mail: volev10@mail.ru

Поступила в редакцию 31.10.2023 г.

После доработки 28.12.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Исследовали состав жирных кислот (ЖК) у четырех видов доминантных облигатных галофитов: триостренника морского *Triglochin maritima*, подорожника морского *Plantago maritima*, астры солончаковой *Tripolium pannonicum* subsp. *tripolium* и млечника морского *Lysimachia maritima*, произрастающих в разных условиях заливания на литорали Белого моря. Установлено, что содержание суммарных ЖК варьировало от 13 до 22 мг/г а.с.в с максимальными значениями у *L. maritima* и минимальными у *P. maritima*. Все виды имеют высокие значения содержания ННЖК (74–77%), индекса двойных связей (1.6–1.8) и значимый вклад триеновых ЖК (45–55%). Установлено высокое разнообразие длинноцепочечных ЖК (C20–24) – 14 ЖК. Этот анализ показал сходство всех галофитов по основным параметрам состава ЖК и высокую функциональную активность мембранных систем галофитов. Выделено два кластера видов с разным адаптивным ответом: в первый входят *P. maritima*, *Triglochin maritima* и *Tripolium pannonicum*, во второй – *L. maritima*. Сопоставление данных по двум кластерам показало, что имеются ЖК, которые участвуют в адаптации всех видов C18:3(n-3), C16:0, C18:2(n-6) и ЖК, различающиеся по кластерам. Для видов первого кластера 1 ЖК – C20:4(n-4), а для второго кластера – 4 ЖК: C18:1(n-9), C18:3(n-4), C20:1(n-9) и C22:0. Выявленные различия могут быть связаны с разными путями адаптаций галофитов двух кластеров к условиям литорали.

Ключевые слова: адаптация, галофиты, жирные кислоты, липиды, литораль, приморские территории, приливно-отливной цикл

DOI: 10.31857/S0015330324010091, EDN: NVPHNR

ВВЕДЕНИЕ

Галофиты, произрастающие на приморских экотопах, являются важнейшим компонентом прибрежных морских экосистем в разных климатических зонах [1, 2]. На приморской территории Белого моря флора насчитывает около 100 видов, из которых в условиях действия при-

ливно-отливного цикла (ПОЦ) на средней литорали произрастают порядка 10 видов [3, 4].

Условия литорали характеризуются сложным сочетанием природно-климатических условий, которые формируются под влиянием циркадной и лунной ритмики и рассматриваются как экстремальные [5]. ПОЦ на литорали обуславливает смену водной (полное затопление) и воздушной (полное осушение территории) сред дважды в сутки, что влечет за собой изменение жизненно важных факторов среды: глубины затопления, интенсивности и спектрального состава света, температуры, влажности, механического давления, уровня засоления, содержания доступного

Сокращения: ПОЦ – приливно-отливной цикл; ЖК-состав – жирнокислотный состав; НЖК – насыщенные жирные кислоты; ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты; ДЦЖК – жирные кислоты с длинной цепью (C20–24); ИДС – индекс двойных связей; SDR – стеароил-десатуразное отношение; ODR – олеил-десатуразное отношение; LDR – линолеил-десатуразное отношение; ИФ – интенсивность фотосинтеза.

кислорода, углекислого газа и др. [6–8]. Растительность приморских территорий в условиях ПОЦ высокоспецифична и адаптирована к суточному и сезонному варьированию факторов среды [6, 8]. Эти отличия связаны с особенностями морфолого-анатомических, физиолого-биохимических и молекулярно-генетических механизмов адаптации, которые в известной нам литературе для северных Голарктических морей остаются слабо изученными.

Считается, что в условиях приморских территорий наиболее экстремальными факторами для произрастания растений на литорали в условиях ПОЦ являются засоление и гипоксия. Имеется большое количество работ по механизмам солеустойчивости галофитов [1, 7, 9], но исследования устойчивости растений в условиях ПОЦ единичны. Солеустойчивость галофитов рассматривается как комбинированное свойство, которое формируется только в условиях соленой воды и обеспечивает устойчивость к гипоксии [10]. Большое внимание уделяется негативному влиянию гипоксии и постгипоксического синдрома на рост, продуктивность и распространение растений в естественных условиях действия ПОЦ на литорали. Резкая смена факторов среды во время динамики ПОЦ приводит к изменению газового состава тканей растений (увеличение содержания этилена, оксида азота) и увеличению образования АФК [11]. Этилен координирует сигнальные пути для облегчения морфологических и анатомических изменений, включая образование аэренхимы [12], и препятствует закрытию устьиц в присутствии АБК [13], что обеспечивает поддержание подводного фотосинтеза. Наличие открытых устьиц у галофитов литорали Белого моря при затоплении во время ПОЦ в условиях круглосуточной освещенности показано в работе [14].

Из метаболических систем особый интерес вызывают липиды, которые повсеместно участвуют в регуляции реакции растений на гипоксию и постгипоксическую реоксигенацию [15]. Жизненно важным компонентом метаболизма растений галофитов является ЖК-состав липидов как структурная основа мембран и энергетический резерв растительных клеток [5]. Липиды рассматриваются как участники передачи сигналов в реакции растений на биотический и абиотический стрессы [15–17]. Так, в реакции растений на действие ПОЦ активируются липидопосредованные сигнальные каскады, обеспечивающие поддержание устойчивости в нестабильных условиях среды. Работы по ЖК-составу липидов и их функциональной активности у высших сосудистых растений приморских территорий северных Голарктических морей отсутствуют.

Цель работы — выявление ЖК-состава общих липидов и исследование его вклада в адаптацию доминантных облигатных галофитов Белого моря по градиенту затопления к условиям литорали эстуарной части р. Кереть.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования. Работы проводились в 2019 – 2020 гг. на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря в окрестностях поселка Кереть в приливном эстуарии реки Кереть (66°17'33" с. ш., 33°35'28" в. д.), представляющем собой бухту ковшового типа. Это характерная для Белого моря акватория со сложным рельефом дна и усиленным гидродинамическим режимом, который во многом определяется приливо-отливной динамикой. Средняя величина приливов от 2 до 3.5 м; соленость вод залива во время прилива понижается на литорали до 20–22‰, а вблизи устья — до 3–12‰ [3].

Район исследования располагается в умеренном поясе и относится к зоне тайги, подзоне средней тайги. Климат умеренно-континентальный с чертами морского. Лето короткое и прохладное, зима длинная и теплая. Безморозный период длится с конца мая до конца августа, вегетационный период составляет 109–119 дней. Погода в течение года имеет неустойчивый характер и отличается избыточным увлажнением, в среднем за год выпадает 550–650 мм осадков. Средняя температура воздуха летом составляет 13–14°C, воды — 14–15°C. Влажность воздуха в летние месяцы изменяется в пределах 66–72%. В регионе в течение двух летних месяцев (июнь, июль) отмечается полярный день (Архив погоды, <https://world-weather.ru/pogoda/russia/keret/sunrise/>).

В период взятия проб температура воздуха составляла 13–15°C с максимальными значениями +21°C. Соленость воды в местах исследования составила около 7‰, почвы — около 15‰. Температура воды во время прилива на средней литорали составила 15°C, а на верхней литорали — 18°C.

Объекты исследования. Работа выполнена на четырех видах доминантных облигатных галофитов:

Lysimachia maritima (L.) Galasso, Banfi & Oldano (синоним *Glaux maritima*) — млечник морской, семейство *Primulaceae*, класс *Magnoliopsida*. Многолетнее корневищное растение слабо ветвистое высотой 10–15 см. Циркумбореальный вид [3].

Plantago maritima — подорожник морской, семейство *Plantaginaceae*, класс *Magnoliopsida*. Циркумбореальный вид [3].

Tripolium pannonicum subsp. *tripolium* (L.) Greuter (синонимы *Aster tripolium*, *Tripolium vulgare*) — астра солончаковая, семейство

Asteraceae. класс Magnoliopsida. Бореальный евроазиатский вид [3].

Triglochin maritima L. — триостренник морской, семейство *Juncaginaceae*, класс Liliopsida. Плюризональный циркумполярный вид [3].

Латинские названия видов приведены по World flora online Plant List (<https://wfoplantlist.org/plant-list>).

Все перечисленные виды подвергаются глубокому затоплению, но разной продолжительности в зависимости от места их произрастания. Млечник морской растет на верхней литорали и время его заливания составляет около 50 мин в ПОЦ, а триостренник, подорожник, астра растут на средней литорали и залиты около трех часов в ПОЦ.

Методы исследования. Сбор проб выполнен в ритмике ПОЦ после отлива, когда все опытные растения находились в наземно-воздушной среде. Для исследования липидов были отделены листья со средней части стебля (розетки) с 4–8 опытных растений каждого вида и получены суммарные пробы листьев. Для каждого вида из суммарной пробы были взяты по две биологические пробы, которые анализировали в трех повторностях. Суммарные пробы листьев каждого вида фиксировали жидким азотом с последующим лиофильным высушиванием. Исследование ЖК-состава суммарных липидов проводили в аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН по стандартной методике [18]. Для определения состава липидов растительный материал фиксировали в термостате при температуре 110°C в течение 30 мин. Такую пробоподготовку выполняли для инактивации гидролитических ферментов, расщепляющих или трансформирующих нативные глицеролипиды при гомогенизации. Суммарные липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1. Определение ЖК-состава проводили хроматографическим методом на газожидкостном хроматографе “Хроматэк-Кристалл-5000.1” (Россия) при следующих условиях: капиллярная колонка HP INNOWAX (30 м; 0.32 мм); температура колонки, испарителя, пламенно-ионизационного детектора — 205, 240 и 260°C соответственно; газ-носитель — азот; скорость пропускания через колонку азота, водорода, воздуха — 50, 40, 400 мл/мин соответственно. Идентификацию ЖК-состава осуществляли по стандартным образцам (Supelko, 37 компонентов), для определения ЖК проводили сравнение по времени удерживания стандартных образцов и табличных данных [19]. Определение количественного содержания ЖК осуществляли методом внутреннего стандарта (в качестве стандарта — маргаритовая кислота), выражали в мкг/г а.с.в. и пересчитывали в %.

Индекс двойных связей (ИДС), коэффициент ненасыщенных жирных кислот (К), активность ацил-липидных мембранных десатураз ($n-9$ — SDR, $n-12$ — ODR, $n-3$ — LDR) рассчитывали по формулам, приведенным в статье [20].

Статистическая обработка выполнялась в среде Microsoft Excel, STATGRAPHICS Plus 5.0 и бесплатном пакете PAST v3.17. Кластерный анализ [21] использовался для выявления сходства четырех видов галофитов, а метод главных компонент — для объяснения причин разной реакции видов на экстремальные условия среды и для выявления роли ЖК-липидов в структурно-функциональной адаптации галофитов к условиям приливно-отливной зоны приморских сообществ Белого моря. В основе расчетов лежат исходные количественные данные (мкг/г а.с.в.) по ЖК суммарных липидов, для подтверждения результатов применения методов многомерной статистики проводилось 500 итераций бутстрепинга [22].

В таблицах приведены для каждого вида средние арифметические значения из двух биологических и трех аналитических повторностей и их стандартные ошибки ($n \geq 3$). Для оценки достоверности различий использовали непараметрические критерии (критерий Уилкоксона-Манна-Уитни, Колмогорова-Смирнова или Пирсона). Статистически значимыми считали различия при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее содержание ЖК у исследованных галофитов изменялось в диапазоне от 13.2 мг/г а.с.в. у подорожника до 21.7 мг/г а.с.в. у млечника. В состав липидов у исследованных видов входило 29 ЖК с длиной углеродных цепей от 16 до 24: C16 ряда — 8 ЖК, C18 — 7 ЖК, C20 — 7 ЖК, C22 — 6 ЖК, C24 — 1 вид ЖК. Наименее разнообразный состав оказался у астры — 23 ЖК, а у остальных по 26 ЖК.

Суммарное содержание насыщенных ЖК (НЖК) у приморских галофитов находилось в диапазоне от 22.6% у астры до 25.9% у подорожника (табл. 1). Основной НЖК у изученных видов является пальмитиновая (C16:0), содержание которой изменялось в диапазоне 18.3–19.9%. У всех галофитов в составе НЖК отмечены и другие кислоты: стеариновая (C18:0) с содержанием 2.4–3.7% и группа насыщенных жирных кислот с длинной цепью (ДЦЖК): арахидовая (C20:0) — 0.3–1.0%, бегеновая (C22:0) — 0.3–0.7%, лигноцериновая (C24:0) — 0.9–1.4%.

Группа ненасыщенных ЖК (ННЖК) различалась по числу двойных связей (моно — тетраеновые); их суммарное содержание составило 76.5 у триостренника, 77.4 у астры, 74.9 у млечника и 74.1% у подорожника. Большая доля

Таблица 1. Состав жирных кислот (ЖК) суммарных липидов (% от суммы) у галофитов литорали

ЖК	<i>Triglochin maritima</i>	<i>Tripolium pannonicum</i>	<i>Plantago maritima</i>	<i>Lysimachia maritima</i>
C16:0	18.3	18.3	19.4	19.9
C16:1(n-7)	0.4	0.3	0.5	1.4
C16:1(n-5)	0.6	0.7	0.9	1.1
C16:2(n-9)	0.5	<0.1	<0.1	0.2
C16:3(n-7)	сл	—	<0.1	0.2
C16:3(n-6)	0.5	0.5	0.4	0.4
C16:3(n-4)	сл	<0.1	<0.1	0.2
C16:3(n-3)	0.7	—	—	—
C18:0	3.2	2.4	3.5	3.7
C18:1(n-9)	3.3	2.9	3.6	4.9
C18:1(n-7)	0.1	—	0.3	0.8
C18:2(n-6)	12.8	12.0	8.0	13.9
C18:3(n-6)	0.1	0.1	<0.1	0.1
C18:3(n-4)	0.3	0.2	0.2	0.7
C18:3(n-3)	49.7	54.0	50.1	43.0
C20:0	0.3	0.5	1.0	0.3
C20:1(n-9)	0.1	0.1	0.1	0.2
C20:2(n-9)	1.6	0.5	0.7	1.5
C20:2(n-6)	—	0.1	—	<0.1
C20:2(n-3)	0.1	—	—	—
C20:3(n-3)	<0.1	0.2	<0.1	<0.1
C20:4(n-4)	4.3	3.0	6.6	2.8
C22:0	0.7	0.4	0.6	0.3
C22:1(n-9)	<0.1	—	<0.1	—
C22:2(n-9)	0.4	2.1	0.2	1.5
C22:2(n-4)	0.7	0.8	1.9	1.9
C22:2(n-3)	0.2	<0.1	0.3	0.1
C22:4(n-4)	0.2	—	0.3	0.1
C24:0	0.9	1.0	1.4	0.9

Примечание: в таблице приведены средние значения, сл. — следовые количества, прочерк — не обнаружены в составе.

от общего числа ЖК приходилась на ННЖК С18-ряда: у триостренника – 66.3, у астры – 69.1, у млечника – 63.3 и подорожника – 69%. У изученных видов идентифицированы моноеновые (4.0–8.3%), диеновые (10.9–17.6%), триеновые (44.6–54.9%), тетраеновые (2.9–6.9%) ЖК. Среди моноеновых доминировала группа n-9 ЖК: С18:1(n-9), С20:1(n-9) и С22:1(n-9). Преобладала олеиновая кислота (С18:1(n-9)), содержание которой составило 3.3 у триостренника, 2.9 у астры, 4.9 у млечника и 3.6% у подорожника. Содержание С16:1(n-7) составило у триостренника 1.1, у астры 1.0, у млечника 2.4, у подорожника – 1.4%. Из семейства n-6 диеновых ЖК у всех видов доминировала линолевая кислота С18:2(n-6), ее содержание изменялось между видами от 12.0% у астры до 13.9% у млечника. Наибольший процент содержания ЖК приходился на триеновые ЖК. Среди них были обнаружены три ЖК: С16:3(n-6), С18:3(n-6) и С18:3(n-3). На долю α-линоленовой кислоты С18:3(n-3) приходилось у астры 54.2%, триостренника 50.1% и подорожника 50.3%, а у млечника несколько ниже – 43.7%.

Одной из особенностей исследованных галофитов литорали Белого моря является большое

разнообразие ДЦЖК. Так, у исследованных растений были выявлены 14 ДЦЖК, три из которых входят в группу НЖК: арахидовая (С20:0), бегеновая (С22:0) и лигноцеридовая (С24:0) кислоты. Длинноцепочечные ННЖК галофитов Белого моря включают 11 видов ЖК с большим разнообразием положения двойных связей внутри групп: С20:1(n-9); С20:2(n-3, n-6, n-9); С20:3(n-3); С20:4(n-4); С22:1(n-9), С22:2(n-3), (n-4, n-9); С22:4(n-4). Суммарное содержание ДЦЖК составило у триостренника 9.7%, у астры – 8.8%, у млечника – 9.8% и у подорожника – 13.3%.

Известно, что ЖК придают клеточным мембранам текучесть, необходимую для поддержания их структурного и функционального состояния. Свойства мембран зависят от соотношения насыщенных и ненасыщенных ЖК [23]. Для оценки их состояния использовали индекс двойной связи (ИДС). По величине его значения виды различались незначительно (1.6–1.81) (табл. 2). Степень ненасыщенности ЖК определяется функционированием десатураз. Расчет активности ацил-липидных n-9 (SDR), n-12 (ODR), n-3 (LDR) десатураз показал, что различия для SDR между видами составили 17%, для ODR 11%, а для LDR – около 20%. Можно отметить более высокие значения активности фермента SDR для млечника, ODR у триостренника, а LDR – для подорожника (табл. 2).

Для установления достоверности сходства растений по составу общих ЖК был проведен кластерный анализ, в результате которого выделено два кластера галофитов, отличающихся с достоверной вероятностью >95% (рис. 1). В первый кластер вошли три вида – подорожник, триостренник и астра, а во второй – млечник. Для трактовки дифференциации растений в зависимости от ЖК-состава липидов был использован метод главных компонент и сравнение направления изменчивости содержания и состава ЖК. Выделилось две компоненты: первая имеет большую дисперсию (от 94 до 98%); на вторую компоненту приходится только от 1 до 4%. Так, для подорожника на первую главную компоненту приходилось 96% изменчивости (PC1 = 96%, PC2 = 3%); для триостренника 96% (PC1 = 96%, PC2 = 3%); для астры 98% (PC1 = 98%, PC2 = 1%); для млечника 94% (PC1 = 94%, PC2 = 4%). Проведенный анализ содержания ЖК у видов-галофитов первого кластера (подорожник, астра, триостренник) показал, что наиболее значимый вклад в их адаптацию достигается увеличением количества таких ЖК, как С18:3(n-3), С16:0, и за счет изменения соотношения С18:2(n-6) и С20:4(n-4). Галофит второго кластера (млечник) адаптируется за счет повышения содержания С18:3(n-3), С18:2(n-6), С16:0 и количественной нестабильности С18:1(n-9),

Таблица 2. Индекс двойной связи и активность десатураз у исследованных видов

Вид	ИДС	SDR	ODR	LDR
<i>Triglochin maritima</i>	1.81	0.49	0.81	0.69
<i>Tripolium pannonicum</i>	1.76	0.56	0.76	0.66
<i>Plantago maritima</i>	1.71	0.50	0.72	0.78
<i>Lisimachia maritima</i>	1.63	0.60	0.73	0.63

Примечание: ИДС – индекс двойных связей, SDR – стеариол-десатуразное отношение, ODR – олеил-десатуразное отношение, LDR – линолеил-десатуразное отношение.

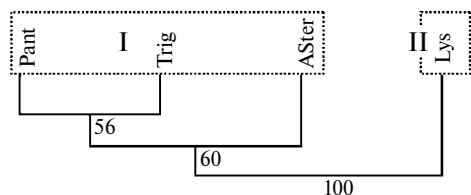


Рис. 1. Дендрограмма сходства видов по составу жирных кислот суммарных липидов у галофитов (подорожник – Pant., триостренник – Trig., астра – Aster, млечник – Lys.), полученная методом ближайшего соседа по матрице нормированных евклидовых дистанций с нанесенными оценками бутстреп-вероятностей ветвей; пунктиром разделены кластеры растений с достоверной вероятностью > 95%.

C18:3(n-4), C20:1(n-9) и C22:0. Если в общую адаптацию видов первого кластера включено четыре ЖК, то у вида второго кластера — семь ЖК.

Сопоставление полученных данных по двум кластерам показало, что в адаптации всех галофитов в условиях литорали участвуют три ЖК — C18:3(n-3), C16:0, C18:2(n-6), которые, по-видимому, и определяют основное направление адаптации, связанное с поддержанием текучести мембранных систем растений в функционально активном состоянии в динамической среде литорали. А такие ЖК, как C20:4(n-4) у первого кластера и ЖК C18:1(n-3), C18:3(n-4), C20:1(n-9), C22:0 у второго кластера — определяют различия в путях адаптации [24], что и приводит к разному положению галофитов по градиенту условий на литорали. Кластерный и компонентный анализы показали, что виды двух групп имеют разные адаптационные механизмы, основанные на участии ЖК-состава липидов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование состава и количества ЖК у четырех видов литорали показало высокие и сходные значения содержания ННЖК, ИДС, α -линоленовой и линолевой кислот (60–70% от общей суммы), что свидетельствует об успешности адаптации галофитов к условиям литорали и подтверждается данными литературы [23, 24]. Сравнение всех исследованных галофитов показало их большое сходство по доминантным ЖК и расчетным показателям их активности, что может быть связано с большой специфичностью, экстремальностью и уникальностью этих условий и, как следствие, с однотипной реакцией показателей липидного метаболизма у разных видов независимо от их биологии и происхождения и времени появления на этой территории [2–4]. Особенностью видов приморских территорий Белого моря является высокое содержание и разнообразие ДЦЖК у всех галофитов, что сходно с видами побережий более южных морей [5] и также подтверждает важность этой группы ЖК и специфичность территории. Из литературных источников известно, что отношение линоленовой к линолевой ЖК C18:3(n-3)/C18:2(n-6) рассматривается как показатель нормального развития растений, и оно должно быть не менее 2, как было показано на ячмене [25]. Исследованные галофиты имели значения этого показателя от 3.1 до 6.2, что может свидетельствовать об успешности их произрастания на литорали и подтверждается не только прохождением всех этапов онтогенетического развития, но и успешным семеношением [2, 3].

Вместе с тем, использование математических методов показало, что изучаемые виды разошлись на два кластера с участием минорных ЖК

и это может быть связано с разными условиями произрастания на литорали. Важно отметить, что все галофиты — наземные растения, адаптированные к нестабильным условиям литорали. Так, растения первого кластера более длительное время могут находиться в условиях водной среды, а второго кластера — наземно-воздушной.

Виды первого кластера испытывают длительное затопление (около трех часов в ПОЦ), недостаток CO_2 и O_2 и ингибирование фотосинтеза, для них характерно подключение минорной арахидоновой ЖК C20:4(n-4). Вклад этой ЖК может быть связан с повышением системной устойчивости растений к абиотическим и биотическим повреждающим факторам, в том числе к длительному заливанию [24]. Все галофиты первого кластера имеют большую биомассу, чем растения второго кластера.

Млечник, вид второго кластера, галофит верхней литорали, криногалофит, испытывает кратковременное (около 50 мин в ПОЦ), но полное заливание, а все остальное время находится в условиях наземно-воздушной среды и длительной освещенности в полярный день, занимая узкий экологический нишу на стыке сред [2, 3]. И в этих условиях отмечается активное включение в метаболизм повышенного содержания четырех ЖК: C18:1(n-3), C18:3(n-4), C20:1(n-9), C22:0. Так, участие олеиновой ЖК C18:1(n-9) может быть связано с активизацией системы сигналинга. Кроме того, олеиновая ЖК C18:1(n-9) совместно с ЖК C22:0 может принимать участие в формировании системной устойчивости организма. Гондоиновая ЖК C20:1(n-9) служит источником синтеза биологически активных веществ [26], которые также могут увеличивать устойчивость. Ранее было показано [27], что условия обитания вида второго кластера, млечника морского, на стыке литорали и sublиторали являются крайне неблагоприятными и растение имеет среди галофитов максимальные значения ИФ ($38.7 \pm 0.6 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$) и минимальные значения накопления биомассы ($0.7 \pm 0.1 \text{ г}$), что свидетельствует о его неблагоприятном энергетическом балансе, который тратится в большей степени на системы поддержания, а не на увеличение массы [26–28]. Важно отметить, что млечник морской в условиях Беломорского побережья находится на границе ареала вида [3]. Виды первого класса различаются по величине ИФ (от 36.9 ± 1.1 до $8.4 \pm 1.2 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$), но их биомасса за вегетацию составила (от 34.8 ± 10.0 до $8.7 \pm 2.1 \text{ г}$), что свидетельствует о более высоких величинах накопления массы и, соответственно, высокой энергетической эффективности работы фотосинтетического аппарата растений [27, 28].

Проведенные исследования показали, что в составе доминантных ЖК липидов у исследованных галофитов основная роль отводится

C18:3(n-3), C16:0, C18:2(n-6), которые обеспечивают их адаптацию по градиенту условий на средней и верхней литорали. Однако в этом процессе участвуют минорные ЖК, которые различаются у видов первого кластера C20:4(n-4) и видов второго кластера (C18:1(n-3), C18:3(n-4), C20:1(n-9), C22:0). Считаем, что степень неблагоприятности условий для галофитов литорали может быть связана не только с полным заливанием (триостренник, астра и подорожник), но и с длительным периодом нахождения растений в условиях воздушной среды (млечник). Можно отметить факт уменьшения количества ЖК у видов первого кластера, участвующих в адаптации, что связано с более благоприятными условиями жизнедеятельности. На растениях Арктики было показано, что при сходных показателях функциональной активности ЖК-состава липидов у редких локально адаптированных видов флоры Шпицбергена отмечалось увеличение числа ЖК и снижение эффективности работы фотосинтетического аппарата растений [29].

Следует отметить, что фактор заливания в ритме ПОЦ в естественных условиях произрастания растений на литорали и фактор длительного затопления растений в природе, в частности, ранней весной, принципиально различаются. В результате длительной эволюции для галофитов в естественных условиях жизни на литорали периодическое кратковременное заливание — это условие жизни организма в ритмике ПОЦ, к которому они по-разному, но адаптированы. Экстремальность условий для млечника на литорали в большей степени связана, по-видимому, с краем его географического ареала в условиях Субарктики.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Flowers T.J., Colmer T.D.*, Plant salt tolerance: adaptations in halophytes // *Ann. Bot.* 2015. V. 115. P. 327.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu267>
2. *Марковская Е.Ф., Сергиенко Л.А., Шкляревич Г.А., Сони́на А.В., Стародубцева А.А., Смолькова О.В.* Природный комплекс побережий Белого моря. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 85 с.
3. *Заславская Н.В.* Флора и растительность засоленных приморских экотопов Западного побережья Белого моря. Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 2007, 193 с.
4. *Сергиенко Л.А.* Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. 225 с.
5. *Kim Y.A., Um Y.-R., Lee J.-I., Kim H.-J., Lim S.-Y., Nam T.-J., Seo Y.-W.* Comparative studies on the fatty acid compositions of the Korean salt marsh plants in the West Sea // *Korean J. Biotechnol. Bioeng.* 2009. V. 24. P. 521.
6. *Touchette B.W.* Seagrass-salinity interactions: Physiological mechanisms used by submersed marine angiosperms for a life at sea // *JEMBE*. 2007. V. 350. P. 194.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.037>
7. *Touchette B.W., Smith G.A., Rhodes K.L., Poole M.* Tolerance and avoidance: Two contrasting physiological responses to salt stress in mature marsh halophytes *Juncus roemerianus* Scheele and *Spartina alterniflora* Loisel // *JEMBE*. 2009. V. 380. P. 106.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.08.015>
8. *Rasool S.G., Siddiqui H., Hameed A., Hussain T., Aziz I., Khan A., Gulzar S.* Temporal variations in water and ion relations in coastal halophytes // *Sabkha Ecosystems. Tasks for Vegetation Science*. 2019. V. 49. P. 447.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-04417-6_27
9. *Иванищев В.В.* О механизмах солеустойчивости растений и специфики влияния засоления // *Изв. ТулГУ. Естественные науки*. 2019. Т 4. С. 76.
10. *Keiffer C.H., McCarthy B.C., Ungar I.A.* Effect of salinity and waterlogging on growth and survival of *Salicornia europaea* L., an inland halophyte // *Ohio J. Sci.* 1994. V 94. P. 70.
11. *Voeselek L.A.C.J., Bailey-Serres J.* Flood adaptive traits and processes: an overview // *New Phytol.* 2015. V. 206. P. 57.
<https://doi.org/10.1111/nph.13209>
12. *Joshi R., Kumar P.* Lysigenous aerenchyma formation involves non-apoptotic programmed cell death in rice (*Oryza sativa* L.) roots // *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2012. V. 18. P. 1.
<https://doi.org/10.1007/s12298-011-0093-3>
13. *Yeung E., van Veen H., Vashisht D., Sobral Paiva A.L., Hummel M., Rankenberg T., Steffens B., Steffen-Heins A., Sauter M., de Vries M., Schuurink R.C., Bazin J., Bailey-Serres J., Voeselek L.A.C.J., Sasidharan R.* A stress recovery signaling network for enhanced flooding tolerance in *Arabidopsis thaliana* // *PNAS*. 2018. V. 115. P. E6085.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1803841115>
14. *Markovskaya E.F., Gulyaeva E.N.* Role of stomata in adaptation of *Plantago maritima* L. plants to tidal dynamics on the White Sea coast. // *Russ. J. Plant. Physiol.* 2020. V. 67. P. 68.
<https://doi.org/10.1134/S1021443719060086>
15. *Xie L.-J., Zhou Y., Chen Q.-F., Xiao S.* New insights into the role of lipids in plant hypoxia responses // *Prog. Lipid Res.* 2021. V. 81. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/j.plipres.2020.101072>

16. Wang X. Lipid signaling // Curr. Opin. Plant Biol. 2004. V. 7. P. 329.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.012>
17. Lung S.-C., Chye M.-L. Arabidopsis acyl-CoA-binding proteins regulate the synthesis of lipid signals // New Phytol. 2019. V. 223. P. 113.
<https://doi.org/10.1111/nph.15707>
18. Шуляковская Т.А., Ильинова М.К., Карелина Т.В. Липидный состав тканей ствола *Betula pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. С. 94.
19. Jamieson G.R. GLC identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids // J. Chromatogr. Sci. 1975. V. 13. P. 491.
20. Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Липиды меристем лесобразующих хвойных пород Центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2009. Т. 2. С. 71.
21. Коросов А.В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 363 с.
22. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
23. Лось Д.А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 372 с.
24. Zhukov A.V. Very long-chain fatty acids in composition of plant membrane lipids. // Russ. J. Plant. Physiol. 2018. V. 65. P. 784.
<https://doi.org/10.1134/S1021443718050187>
25. Laskay G., Lehoczki E. Correlation between linolenic-acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley // Biochim. Biophys. Acta. 1986. V. 849. P. 77.
[https://doi.org/10.1016/0005-2728\(86\)90098-8](https://doi.org/10.1016/0005-2728(86)90098-8)
26. Upchurch R.G. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress // Biotechnol. Lett. 2008. V. 30. P. 967.
<https://doi.org/10.1007/s10529-008-9639-z>
27. Markovskaya I.E.F., Gulyaeva E.N., Kosobryukhov A.A., Morozova K.V., Sergienko L.A. Structural and functional features of the leaves of the dominant plants in the tidal zone of the White Sea // Plant Archives. 2017. V. 17. P. 1685.
28. Huoto B., Yao J., Montgomery B.L., He S.Y. Growth-defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness // Mol. Plant. 2014. V. 7. P. 1267.
<https://doi.org/10.1093/mp/ssu049>
29. Марковская Е.Ф., Розенцвейт О.А., Шамакова Н.Ю., Зорина А.А., Ильинова М.А. Участие липидов в адаптации высших сосудистых растений к условиям Западного Шпицбергена // Журн. общ. биол. 2021. Т. 82. С. 419.
<https://doi.org/10.31857/S0044459621060063>