



doi: 10.15407/ukrbotj74.04.373

Поліфенольні сполуки макрофітів та їхнє екологічне значення

Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА, Володимир В. ПОДОРВАНОВ, Дмитро В. ДУБИНА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
membrane@ukr.net

Zolotareva O.K., Podorvanov V.V., Dubyna D.V. **Polyphenolic compounds of macrophytes and their ecological importance.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(4): 373–384.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. The physiological role of secondary metabolites of phenolic nature, dependence of their level on growth conditions and stress factors, in particular, on environmental pollution by heavy metals and xenobiotics in higher aquatic plants are considered. Polyphenol biosynthesis is partially regulated by external abiotic signals such as light, temperature, or resource availability. Flavonoids are involved in the protection of plants from oxidative damage caused by the action of xenobiotics, heavy metal ions (HM) or other biotic and abiotic factors. The toxicity of HM is reduced due to the ability of phenylcarboxylic acids, bioflavonoids and a number of other polyphenolic compounds to form complex compounds with metal ions. When the level of HM is raised in the environment, the biosynthesis of flavonoids in macrophytes is stimulated. Data are presented in favor of the participation of polyphenolic compounds in the chemical defence of macrophytes against pathogens and against being eaten by herbivorous insects. In this regard, significant excess of the total content of phenolic compounds in surface and floating leaves as compared with underwater leaves can be attributed to the greater vulnerability of surface organs to stress and damaging effects (high light intensity, UV radiation, insect attack).

Keywords: polyphenols, higher aquatic vegetation, flavonoids, phytoremediation, xenobiotics

Рослини синтезують широкий спектр низькомолекулярних вторинних метаболітів. Хоча вони традиційно вважаються несуттєвими для основних метаболічних процесів у рослин (Dixon, 2001), їхнє різноманіття у рослинах перевищує 500 тис. (Hadacek, 2002). Важливою і однією з найпоширеніших груп вторинних метаболітів наземних рослин є поліфенольні сполуки. Вони беруть участь у різних процесах починаючи із захисту від ультрафіолетового (УФ) випромінювання до сигналіngu й пігментації (Stafford, 1999; Winkel-Shirley, 2002; Buer et al., 2010; Pollastri, Tattini, 2011).

Наявна інформація про поширення та фізіологічне значення поліфенольних сполук у макрофітів є обмеженою, однак дозволяє окреслити певні закономірності, вивченню яких присвячена дана робота.

Фенольні сполуки рослин – різноманітні за структурою, їх можна розділити на різні класи,

в т. ч. гідроксибензойні та гідроксикоричні кислоти й флавоноїди. Основною метаболічною стратегією синтезу поліфенольних речовин є шикіматний шлях, при якому утворюється група фенольних сполук – фенілпропанойди, включаючи гідроксикоричні кислоти й кумарини (Winkel-Shirley, 2002). Шикіматний шлях забезпечує синтез ароматичної амінокислоти фенілаланіну, яка є субстратом для ключового ферменту фенілпропанойдного шляху – фенілаланін аміакліази (ФАЛ). Остання дезамінує амінокоричну кислоту, яка потім перетворюється на п-кумаріл-CoA. Цей активований п-кумарат вступає в реакцію з малоніл-CoA за участі ключового ферменту халкон-синтази з утворенням халконів. Після ізомерації продукту утворюється нарингенін (рис. 1) – попередник всіх інших видів флавоноїдів. Таким чином, флавоноїди синтезуються за допомогою трьох послідовних метаболічних реакцій.

Гідроксикоричні кислоти присутні в рослинах у різних формах і при димеризації або полімеризації

© О.К. ЗОЛОТАРЬОВА, В.В. ПОДОРВАНОВ, Д.В. ДУБИНА, 2017

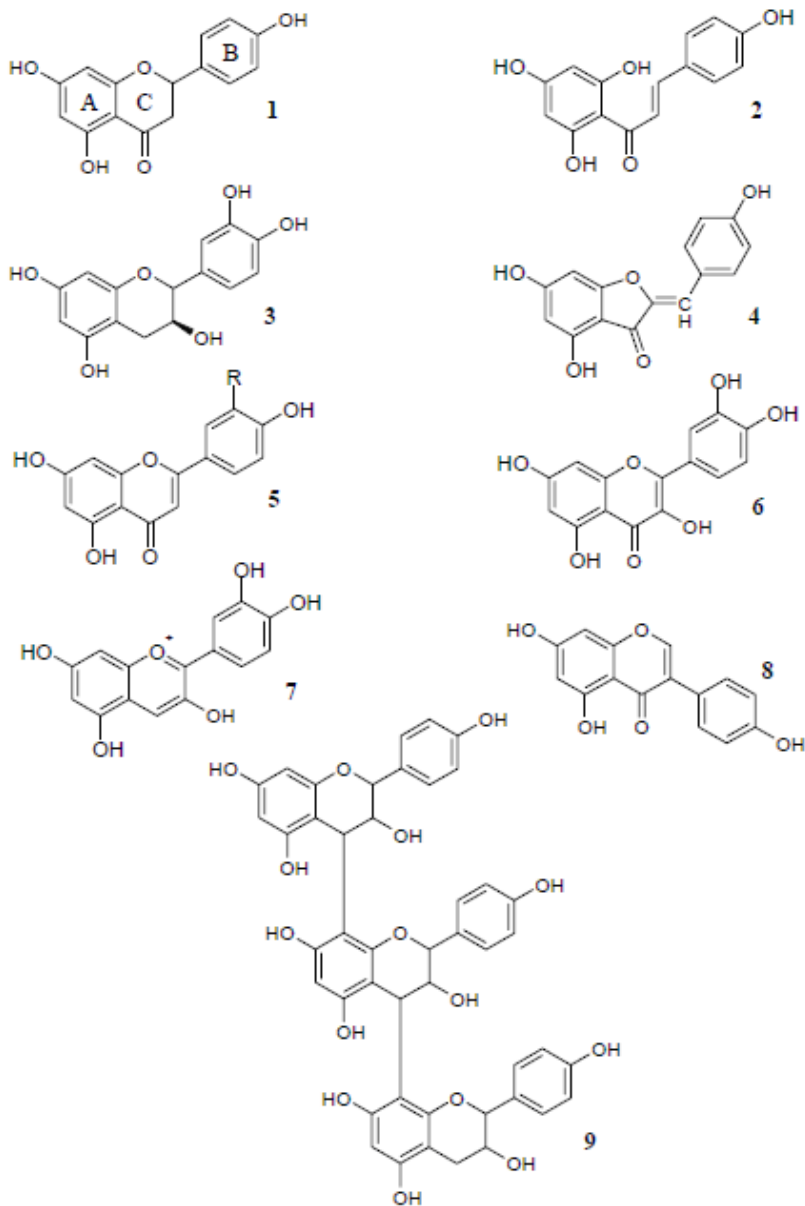


Рис. 1. Основні підкласи флавоноїдів:

- 1 – флаванони (нарингенин),
- 2 – халкони (флоретин),
- 3 – флаваноли (катехін),
- 4 – аурони,
- 5 – флаволи (R = H (апігенін),
R = OH (лютеолін),
R = OCH₃ (хризоерітол),
- 6 – флавоноли (кверцетин),
- 7 – антоціани (ціанідин),
- 8 – ізофлавоноїди (генистін),
- 9 – конденсовані танін або проантоціанідини

Fig. 1. Basic subclasses of flavonoids:

- 1 – flavanones (naringenin);
- 2 – chalcones (phloretin);
- 3 – flavanols (catechin);
- 4 – aurones;
- 5 – flavones: R = H (apigenin),
R = OH (luteolin),
R = OCH₃ (chrysoeriol);
- 6 – flavonol (quercetin);
- 7 – anthocyanins (cyanidin);
- 8 – isoflavones (genistein);
- 9 – condensed tannins or proanthocyanidins

можуть утворювати лігнін, лігнани та неолігнани (Harborne, 1986). Найпоширенішими фенольними сполуками в рослин є флавоноїди, які утворюють скелетну основу класу конденсованих поліфенолів – проантоціанінів і танінів.

На відміну від алкалоїдів та інших вторинних метаболітів, флавоноїди майже скрізь трапляються у вищих рослин. Дифенілпропановий скелет (С6-С3-С6) – основна структура флавоноїдів (рис. 2) – може бути додатково заміщеним, кон'югованим

або конденсованим. В останньому випадку утворюються полімерні сполуки – таніни та інші дубильні речовини.

Залежно від окислення й заміщення С-кільця флавоноїди можна розділити на дев'ять основних підкласів (рис. 1). За ступенем окислення аліфатичної частини флавоноїди поділяються на 10 підгруп, серед яких найбільш відновленими речовинами є катехіни, а найбільш окисленими – флавоноли, наприклад кверцетин.

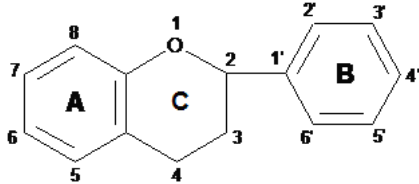


Рис. 2. Дифенілпропановий скелет флавоноїдів
Fig. 2. Diphenylpropanoid skeleton of flavonoids

Флавоноїди часто містяться в рослин у формі глікозидів. При реакції глікозилювання молекули стають менш активними по відношенню до вільних радикалів і більш розчинними у воді, що дозволяє зберігати їх у вакуолі.

Загальними центрами при глікозилюванні є: 7-гідроксил у флавононі, ізофлавононі та дигідрофлавононах; гідроксильні групи в положеннях 3- і 7-флавонолів і дигідрофлавонолів; у положеннях 3- і 5-гідроксил у антоціанідині. В утворенні глікозидів, як правило, бере участь глюкоза, хоча також відбуваються включення інших цукрів: галактози, рамнози, ксилози і арабінози та дисахариди, наприклад рутози.

Більшість флавоноїдів є безбарвними або блідо-жовтими сполуками з максимумом поглинання в УФ-діапазоні, тому є слабкопомітними для людського ока, а ті, що містяться в листках, повністю маскуються хлорофілами.

Винятком є антоціани, які представлені синіми, фіолетовими та червоними пігментами й обумовлюють колір квіток і плодів, через що викликають інтерес упродовж багатьох років (Winkel-Shirley, 2002).

Таніни. Розрізняють такі, що гідролізуються, і конденсовані (ті, що не гідролізуються). Основою перших є складні ефіри галовоїї кислоти чи споріднених їй дігалової й тригалової кислот з багатомольним спиртом. Конденсовані таніни є похідними флавоноїдів, насамперед димерами 3,4-флавандіола чи 3-флаванола (рис. 3). Таніни пригнічують ріст патогенних для багатьох рослин мікроорганізмів, захищають рослини від поїдання тваринами (для жуйних тварин смак танінів, ймовірно, є неприємним, тому поїдається ними неохоче).

Полімерний ланцюг конденсованих танінів складається з 2–50 (і більше) флавоноїдних молекул. Таніни інгібують перетравлювання рослин-

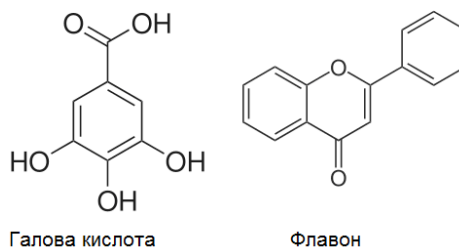


Рис. 3. Структурні елементи танінів
Fig. 3. Structural elements of tannins

ної маси у травоядних тварин завдяки зв'язуванню зі спожитими рослинними білками, що робить їх важкими для засвоювання, й перешкоджає їхньому всмоктуванню.

Вміст фенольних сполук у листках макрофітів

Утворення поліфенолів у рослин залежить від факторів навколишнього середовища (Bauer et al., 2009). Так, при високому рівні освітлення та малій доступності поживних речовин накопичення фенольних сполук, як правило, збільшується (Vergeer, Van der Velde, 1997; Cao et al., 2008). Вивчення макрофітів з різними типами листків дозволяє проаналізувати залежність вмісту поліфенолів від зовнішніх умов. Результати порівняння досліджень (Bauer et al., 2009; Smolders et al., 2010; Ho et al., 2012) показали, що в листках занурених макрофітів значно менше фенольних сполук, ніж у рослин з плаваючими листками. Також було встановлено (Boyd, 1968), що у занурених листках макрофітів вміст танінів нижче, ніж у таких, які підіймаються над водою.

У таблиці представлені дані про кількісний вміст поліфенольних сполук у порядку зростання їхнього вмісту в листках різних водних рослин (Bauer et al., 2009; Smolders et al., 2010; Ho et al., 2012). Так, вміст фенолів у плаваючих і надводних листках макрофітів вище, ніж у занурених. Середнє значення вмісту фенолів у останніх дорівнювало 29 мг/г сухої маси, а в плаваючих і надводних листках значно більше – відповідно 74 і 85 мг/г (рис. 4). Слід відмітити великі коливання вмісту поліфенолів у листках деяких видів рослин, що може свідчити про вплив природних умов на цей показник (таблиця). Так, мінімальні й максимальні значення вмісту поліфенолів у *Stratiotes aloides* L. відрізнялися в 42 рази, а у *Lemna minor* L. – у 21 раз, у той час як у більшості видів, наведених у таблиці, у 2,2–3,7 рази.

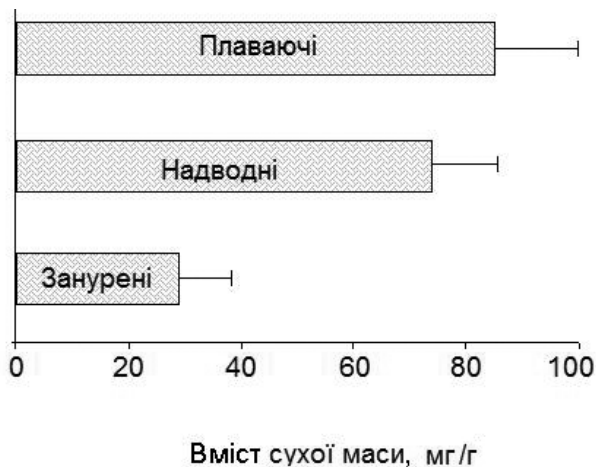


Рис. 4. Середній вміст фенольних сполук у занурених, надводних і плаваючих листках макрофітів (за даними роботи Smolders et al., 2000). Оброблені дані аналізу занурених листків (16 видів рослин), надводних (16) і плаваючих листків (8)

Fig. 4. Mean phenolic content in submerged, emergent and floating leaves of macrophytes (after Smolders et al., 2000). Data analyzed for submerged (16 species), emergent (16 species) and floating (8 species) leaves

Приблизно в такому ж діапазоні (31–91 мг/г сухої маси) варіює вміст поліфенольних сполук у рослин *Elodea canadensis* Michx., *Potamogeton perfoliatus* L., *P. crispus* L., *P. pectinatus* L., *P. alpinus* Balb., *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch, *Lemna gibba* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Sagittaria sagittifolia* L. (Chukina, 2010). Причому вміст поліфенолів, згідно з даними цитованої роботи, не залежав від ступеня забруднення водного середовища. Автори дійшли висновку, що забрудненість середовища не впливала на рівень накопичення цих вторинних метаболітів.

Для плаваючих листків середній показник фенольних сполук становив 91,0 мг/г сухої маси. Відзначено, що максимальні й мінімальні значеннями цього показника були у видів з протилежними «стратегіями накопичення» поліфенолів. Найбільший вміст флавоноїдів спостерігали у листках *C. demersum*, підвищений – у *B. trichophyllum* порівняно із середніми значеннями інших видів. У листках *P. alpinus*, що характеризуються низькою накопичувальною здатністю, навпаки, вміст флавоноїдів був мінімальним (31,5 мг/г сухої маси).

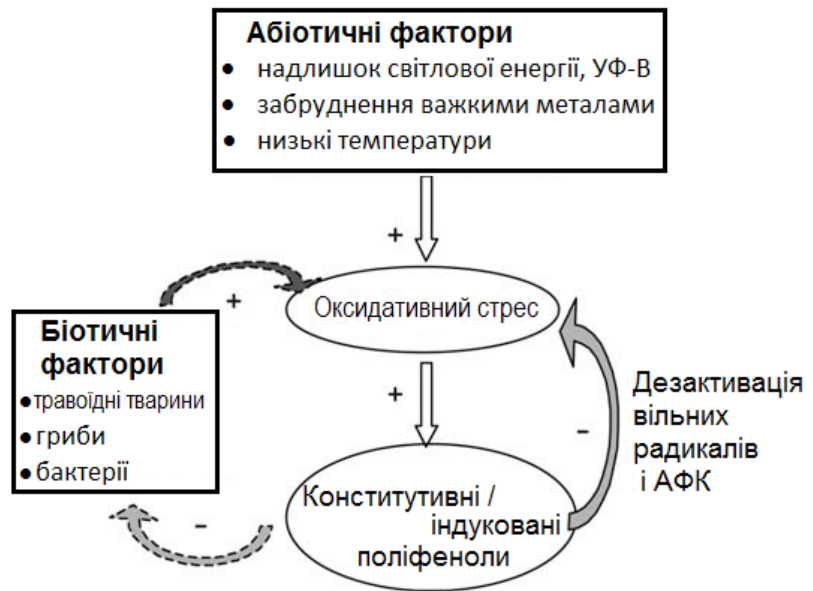
Загальний вміст фенольних сполук (мг/г сухої маси) у листках водних і прибережно-водних видів макрофітів
Total phenolic contents (mg/g of dry mass) in the leaves of aquatic and semi-aquatic macrophyte species

Таксон	Тип листків*	Вміст фенолів, мг/г сухої маси		
		середній	мінімальний	максимальний
<i>Chara</i> sp.	З	2 ± 1	7	18
<i>Hottonia palustris</i> L.	З	12 ± 9	2	31
<i>Potamogeton acutiflorus</i> Link	З	14 ± 4	6	20
<i>Lemna gibba</i> L.	П	15 ± 10	2	42
<i>Stratiotes aloides</i> L.	Н	15 ± 13	1	45
<i>Potamogeton gramineus</i> L.	З	19 ± 9	4	39
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	З	19 ± 12	3	42
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	Н	21 ± 8	11	41
<i>Lemna trisulca</i> L.	П	22 ± 8	6	47
<i>Calla palustris</i> L.	Н	26 ± 10	15	53
<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth.	З	27 ± 9	17	43
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	З	29 ± 16	8	69
<i>Utricularia minor</i> L.	З	30 ± 11	13	52
<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.	Н	31 ± 9	19	50
<i>Galium palustre</i> L.	Н	31 ± 7	16	53
<i>Elodea nutallii</i> (Planchon) St. John	З	18 ± 7	4	36
<i>Potamogeton obtusifolius</i> Mert. & W.D.J. Koch	З	41 ± 10	20	61
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	Н	45 ± 13	22	77
<i>Callitriche platycarpa</i> Kütz.	З	51 ± 19	17	83
<i>Potamogeton natans</i> L.	П	52 ± 19	22	99
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	Н	57 ± 17	33	79
<i>Berula erecta</i> (Hudson) Coville	Н	60 ± 15	39	128
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleiden	П	61 ± 16	38	109
<i>Nymphoides peltata</i> (Gmel.) O. Kuntze	П	66 ± 16	30	85
<i>Potamogeton lucens</i> L.	З	67 ± 18	41	92
<i>P. polygonifolius</i> Pourret	П	68 ± 39	23	160
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	П	75 ± 20	34	111
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Н	79 ± 17	33	101
<i>Sium latifolium</i> L.	Н	79 ± 17	54	117
<i>Cicuta virosa</i> L.	Н	79 ± 24	45	138
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	Н	82 ± 28	32	118
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	З	26 ± 41	4	133
<i>Mentha aquatica</i> L.	Н	93 ± 50	28	196
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	П	110 ± 30	68	178
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	Н	142 ± 49	85	235
<i>Polygonum hydropiper</i> L.	Н	164 ± 52	92	236
<i>P. amphibium</i> L.	Н	176 ± 68	40	292
<i>Nymphaea alba</i> L.	П	235 ± 85	91	457

* З – занурені листки, Н – надводні, П – плаваючі.

Рис. 5. Схема індукції накопичення поліфенолів у водних рослин під впливом біотичних і абіотичних факторів

Fig. 5. Scheme of induction of polyphenol accumulation in aquatic plants under the influence of biotic and abiotic factors



Роль поліфенольних сполук у захисті рослин від оксидативного стресу

Фенілпропаноїди є універсальними компонентами рослинних тканин і виконують безліч важливих функцій таких, як забезпечення рослин структурними компонентами, пігментами і сигнальними молекулами, а також захист від біотичних і абіотичних стресів (Weisshaar, Jenkins, 1998). Флавоноїди як продукти фотосинтезу за системою прямих і зворотних зв'язків здатні впливати на процес трансформації сонячної енергії (Muzaferov et al., 1986; Wilson et al., 2001). Одна з основних функцій флавоноїдів – їхня участь у захисті рослин від оксидативного пошкодження, спричиненого дією ксенобіотиків, іонів важких металів або інших біотичних і абіотичних чинників (рис. 5).

Чисельні експерименти *in vitro* довели, що фенольні сполуки належать до основних складових антиоксидантного потенціалу рослин (Rice-Evans et al., 1997). Запропоновано багато механізмів для пояснення протекторної ролі поліфенолів і їхньої участі в запобіганні окислювальному стресу та генерації активних форм кисню й нітрогену (АФК і АФН) *in vitro* та *in vivo*. Найбільш прийнятним механізмом вважають дезактивацію вільних радикалів (Pegon, Vrutaghim, 2009), згідно з яким поліфеноли здатні дезактивувати АФК/АФН, ($\cdot\text{OH}$, $\text{O}_2\cdot^-$, $\text{NO}\cdot$ або $\text{OONO}\cdot$), запобігаючи пошкодженню біомолекул чи утворенню більш агресивних форм АФК.

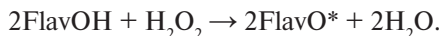
Антиоксидантна дія поліфенолів проявляється також у пригніченні перекисного окислення ліпідів шляхом захоплення ліпідних алкоксильних радикалів, які утворюються при розкладанні ліпідних гідропероксидів (LOOH) за наявності іонів металів. Ця активність залежить від структури молекул, а також кількості й положення гідроксильних груп у молекулах.

Поліфеноли мають ідеальну структуру для поглинання вільних радикалів і є більш ефективними антиоксидантами *in vitro*, ніж вітаміни Е і С. Крім того, за наявності поліфенолів додатково пригнічується супероксид-залежна реакція Фентона, яка є найважливішим джерелом АФК (Rice-Evans et al., 1997).

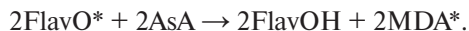
Поліфеноли також функціонують як антиоксиданти через вплив на плазматичні мембрани, фактори транскрипції й активність рослинних ферментів за природних умов. Перетворення АФК на нешкідливі кінцеві продукти відбувається за участі таких антиоксидантних ензимів, як пероксидази, каталази й супероксиддисмутази та різноманітні метаболіти фенольної природи (Larue et al., 2010).

Оскільки флавоноїди локалізуються переважно у вакуолі, навряд чи вони беруть участь у захопленні активних форм кисню, що утворюються в хлоропластах і мітохондріях при транспорті електронів. На відміну від інших активних форм кисню, перекис водню є стабільним продуктом, здатним дифундувати через мембрани. Детоксикація водню

у вакуолях відбувається за участі флавоноїдів і пероксидаз (Pourcel et al., 2007):



Утворений феноксильний радикал флавоноїду (FlavO*) здатний взаємодіяти з аскорбіною кислотою (AsA) з утворенням радикала монодегідроаскорбінової кислоти (MDA*):



У свою чергу, MDA* неензиматичним шляхом розпадається на AsA та ДНА:



В окисленні флавоноїдів, крім пероксидази (КФ 1.11.1.7), беруть участь ще два основних ензими – лаккази (КФ 1.10.3.2) і катехіноксидаза (КФ 1.10.3.1), які відносяться до категорії поліфенолоксидаз (КФ 1.14.18.1). Флавоноїди за участі поліфенолоксидаз і пероксидаз окислюються до високоактивних семіхінонів і хінонів, які надалі вступають у неензиматичні реакції з амінокислотами, білками та іншим поліфенолами, які не можуть бути окислені ензиматично. Під час цих процесів формуються складні гетерогенні полімерні сполуки, зокрема дубильні речовини, які захищають тканини рослин від гниття в місцях механічного пошкодження (Durán, Esposito, 2000).

У здорових молодих клітин ензими та їхні субстрати локалізовані в різних субклітинних компартментах або навіть у різних (але суміжних) тканинах. Тому реакція окислення відбувається тільки після старіння або стресових навантажень (наприклад, атаки патогена чи механічному пошкодженні), які призводять до дезорганізації клітин або тканин, ініціюючи декомпартменталізацію (руйнування біологічних бар'єрів між ензимами й субстратами). У вакуолях секвестровані антоціани, флавані-3-ол мономери, фенілкарбонові кислоти та глікозильовані флавоноли (Pourcel et al., 2007). Катехіноксидаза локалізована в пластидах, а більшість лакказ є секреторними білками. Пероксидази класифікуються відповідно до їхньої внутрішньоклітинної локалізації. Клас І є внутрішньоклітинним, а ензим класу ІІІ після глікозилювання надходить до апопласту. Це вказує на важливість компартменталізації ензимів під час контролю фізіологічних процесів, залежно від зміни факторів навколишнього середовища. Так, у живих клітин перикарпу ензим і субстрат локалізовані в різних клітинах, але з визріванням стручків і висиханням насіння вони звільняються і взаємодіють, утворюючи дубильні сполуки.

Роль поліфенольних сполук у відповіді рослин на стрес

Більшість широкопоширених глікозидів флавонолів і флавонолів синтезуються без будь-яких видимих подразників, що забезпечує підтримку основних структур цих речовин. Проте стресові чинники такі, як дефіцит поживних речовин, висока інтенсивність світла, забруднення середовища чи його підвищена кислотність (Polishchuck et al., 2016) сприяють збільшенню накопичення флавоноїдів, тоді як температура впливає на тип таких, що синтезуються. Накопичення антоціанів, наприклад, індукується цими зовнішніми сигналами (Kovnich et al., 2015).

Феноли, як відомо, беруть участь у захисті рослин від патогенів і проти поїдання травоядними тваринами (Lodge 1991; Vergeer, Van der Velde, 1997). Відповідно до наведених даних, плаваючі й надводні листки краще захищені фенолами, ніж занурені. Можливо, це пояснюється тим, що перші більш уразливі, оскільки підлягають нападу з боку травоядних тварин і патогенних мікроорганізмів, які живуть у воді, на її поверхні або вище.

Значення поліфенолів у захисті рослин від пошкодження УФ-випромінюванням

Феноли ефективно поглинають ультрафіолетове випромінювання в діапазоні 280–315 нм (УФ-В) і беруть участь у природному захисті листків від нього. Встановлено, що у листках наземних рослин при зростанні інтенсивності УФ-В підвищується рівень фенольних сполук і дубильних речовин (Lois, 1994; Ryan et al., 2002).

За природних умов УФ-В майже не проникає крізь водний шар через наявність у воді розчинних форм неорганічного вуглецю Cn (CO_2 ; HCO_3^{2-} ; H_2CO_3), які поглинають УФ-В у верхніх шарах водойми (Markham et al., 1998). Проникнення УФ-В сильно зростає, коли рівень Cn стає занадто низьким.

Отже, занурені макрофіти є менш доступні для сонячного УФ-В опромінення і, таким чином, потребують меншого захисту, ніж макрофіти із надводними або плаваючими листками.

Задля меншої уразливості до пошкодження травоядними тваринами, патогенними мікроорганізмами та УФ-В радіацією занурені листки вегетують при низькій інтенсивності світла, що негативно впливає на синтез поліфенолів. Так, у затінених листках *Nymphaea alba* та *Nuphar lutea* вміст фе-

нольних сполук був набагато менший (Vergeer, Van der Velde, 1997), і вони більш уражалися інфекціями, викликаними грибами, ніж повністю відкриті листки.

Флавоноїди — компоненти хімічного захисту рослин

Складні механізми захисту рослин від шкідливого впливу ксенобіотиків часто розглядаються з позицій концепції "зеленої печінки", подібно до ролі печінки в детоксикації різноманітних речовин в організмі тварин (Sandermann, 1994). Згідно до концепції, у метаболізмі ксенобіотиків у ризосфері бере участь не лише коренево-асоційована мікрофлора й фауна, а й ендogenousні метаболічні системи рослини. Якщо коротко, метаболізм ксенобіотиків у рослин характеризується трьома істотними фазами (Sandermann, 1994). Спочатку (фаза I) хімічні речовини перетворюються за участі ензимів, таких як пероксидаза й цитохром-Р450-монооксигеназа. Фаза I відбувається в позаклітинному просторі, в ризосфері, за участі оксидоредуктаз і гідролаз, які перетворюють ксенобіотики, щоб полегшити їхнє поглинання в клітині. Фаза II складається з дезінтоксикації внаслідок реакції кон'югації. Фаза III є результатом клітинної компартменталізації та секвестрування речовин (Wang et al., 2009). Крім того, в рослинах наявні внутрішньоклітинні механізми, які можуть включати дезактивацію хімічно активних форм кисню (АФК), які часто утворюються в присутності ксенобіотиків (Pegron, Brumaghim, 2009).

Флавоноїди, пов'язані із хімічним захистом, поділяються на дві групи: конститутивні та індуквані сполуки. Останні синтезуються рослинами внаслідок механічних травм, інфекцій або стресу. Вони також можуть бути синтезовані конститутивно, але їхній біосинтез часто посилюється під впливом кількох видів стресу. Деякі поліфенольні сполуки (наприклад, фітоалексини) можуть утворюватися тільки після патогенної інфекції або декількох видів стресу.

Флавоноїди також беруть участь у симбіотичному зв'язку між коренями рослин і *Rizobium* sp. та у привабленні запилювачів (Harborne, Williams, 2000). Однак повністю їхнє функціональне значення в захисті водних рослин від патогенів, а також хребетних і безхребетних трав'янистих тварин досі не з'ясовано (Vergeer, Van der Velde, 1997).

Експериментально доведено, що екстракти *Eloдея nuttallii*, яка містить лютеолін-7-О-диглюкуронід, апігенін-7-О-диглюкуронід і хризоерітол-

7-О-диглюкуронід, відлякують личинок метелика *Acentria ephemerella* (Denis & Schiffermüller, 1775) від листків. При цьому споживання рослин з екстрактами елодеї пригнічувало ріст і виживання особин *Acentria* Stephens, 1829. Хімічний захист *E. nuttallii*, таким чином, відіграє екологічно відповідальну роль у цій водній системі рослини—фітофаги (Singer et al., 2003).

Фенольні сполуки макрофітів здатні пригнічувати ріст токсичних ціанобактерій (Gao et al., 2011). Так, чотири фенольні сполуки у рослин *Hydrilla verticillata* та *Vallisneria spiralis* (ванілінова, протокатехова, ферулова та кавова кислоти) залежно від їхнього співвідношення в суміші проявляють адитивну та синергетичну дію при інгібуванні зростання макрофіту *Microcystis aeruginosa*. Ці результати вказують на те, що рослини *H. verticillata* й *V. spiralis* можуть виділяти деякі фенольні сполуки, які пригнічують ріст *M. aeruginosa* і можуть бути важливим аллелопатичним прикладом занурених макрофітів, що уповільнюють ріст токсичних ціанобактерій у природних водних екосистемах (Gao et al., 2011).

Хоча толерантність трав'янистих тварин до фенольних сполук може бути різною, кореляційний аналіз показав, що трав'янисті тварини уникають поїдання макрофітів з високим вмістом флавоноїдів (Lodge, 1991). Невелика кількість фітофагів живиться зануреними видами макрофітів. Однак, на відміну від поширеної точки зору про низьку поживну цінність водних рослин, багатьма дослідженнями доведено, що водна рослинність, як і наземна, є не менш поживно цінною (Newman, 1991; Elser et al., 2000).

Флавоноїди — хелатори важких металів

Гідроксильні та карбоксильні групи поліфенолів здатні зв'язувати іони важких металів (ВМ), зокрема залізо й мідь (Jung et al., 2003; Dong et al., 2007). Здатність флавонолів поглинати важкі метали залежить від їхніх кислотно-основних властивостей (Sukhorukov et al., 1983), пов'язаних зі ступенем окислення фенілпропанового кільця (Muzafarov, Zolotareva, 1989).

Під впливом важких металів корені багатьох рослин виділяють велику кількість фенольних сполук (Winkel-Shirley, 2002), які можуть поглинатися іонами ВМ, що призводить до зниження концентрації агресивних іонних форм. Екскреція таких фенолів, які діють у якості хелатів, є механізмом детоксикації та захисту рослин (Wang et al., 2009) від шкідливої дії важких металів (Jung et al., 2003), що оточують кореневу систему в середовищі.

Існує небагато відомостей про вплив металів на метаболізм поліфенольних сполук у водних рослин. Поглинання іонів ВМ листками макрофітів може призвести до пошкодження фотосинтетичного апарату (Podorvanov et al., 2006; Zolotareva, 2007). А. Парида зі співавторами (Parida et al., 2002) висловили думку, що накопичення поліфенолів відіграє ключову роль у рослин під час стресу, індукованого іонами ВМ. При зростанні концентрації цинку в стічних водах збільшується вміст поліфенолів у листках прісноводної папороті *Azolla caroliniana* (Deval et al., 2012; Mane et al., 2012).

За наявності кадмію у водному середовищі в листках *Myriophyllum heterophyllum* Michx. і *Potamogeton crispus* L. зростає вміст іонів цього ВМ. При цьому зменшується рівень хлорофілу *a*, *b* і каротиноїдів (на 24 і 96 год) і збільшується концентрація антоціанів (Sivaci et al., 2008).

Прісноводні рослини з великим вмістом танінів є стійкими до надлишку важких металів у середовищі внаслідок їхнього активного поглинання. Утворення комплексів з іонами ВМ або зв'язування Cr, Pb і Hg з поліфенолами спостерігали при дослідженні метанольних екстрактів поліфенолів із кореневища у рослин роду *Nymphaea* L. (Lavid et al., 2001).

Участь поліфенольних сполук у процесах фітореMediaції

Боротьба із забрудненням є великою проблемою нашого часу в зв'язку з різким збільшенням шкідливих викидів у навколишнє середовище, спричинене людською діяльністю. Серед них важкі метали й органічні хімічні речовини є основними токсичними компонентами стічних вод (Ikehata et al., 2005; Larue et al., 2010). Використання біологічного матеріалу при фітообробці або біореMediaції є перспективним для сталого контролю забруднення навколишнього середовища (Pilon-Smits, 2005; Gerhardt et al., 2009). Багаті на таніни, рослинні тканини характеризуються високою сорбційною здатністю і можуть слугувати фільтрами для очищення води.

Поглинання хімічних забруднювачів може здійснюватися у ветландах, засаджених макрофітами, а деякі прісноводні рослинні, наприклад *Phragmites australis*, *Typha latifolia* і *Iris pseudacorus* L. уже ефективно використовують для очищення стічних вод (Amaya-Chavez et al., 2006; Bragato et al., 2006; Calheiros et al., 2007; Calheiros et al., 2008).

Макрофіти є придатними для очищення стічних вод переважно через їхню високу продуктивність і створення сприятливих умов для розвитку ґрунтових мікроорганізмів. При цьому особливе значення має коренева система макрофітів; вона взаємодіє з мікробними популяціями оточуючого середовища і стимулює їхній ріст внаслідок секреції біологічно активних речовин фенольної природи, які відіграють пряму й непрямую роль у процесах фітореMediaції (Gerhardt et al., 2009; Wang et al., 2009; Khan et al., 2014).

Таксономічне значення флавоноїдів

Основні флавоноїди з'явилися у рослин близько 500 млн років тому, ймовірно у водоростей (Cooper-Driver, Bhattacharya, 1998), і, як і раніше, синтезуються в деяких мохів (Markham et al., 1998; Basile et al., 1999). Спочатку вони функціонували як хімічні посередники або УФ-протектори (Cooper-Driver, Bhattacharya, 1998). У вищих рослин розвинулися більш складні шляхи біосинтезу флавоноїдів з утворенням різноманітних структур, здатних виконувати додаткові функції.

Незалежно від фізіологічної моделі (базальної, індукційної виявлювальної або підсилювальної), за якою флавоноїди накопичуються, хімія цих речовин, вироблених рослинами, часто видо- або родоспецифічна, що робить їх придатними для використання як хемотаксономічних маркерів (Harborne, Williams, 2000; Wollenweber et al., 2003). Це може бути корисним для визначення морфологічно пластичних видів, таксономічне положення яких часто спричинює плутанину в систематиці. Водні рослини можуть показати високу фенотипічну пластичність, тому застосування фітохімічних даних для вирішення проблем систематики може бути вельми корисним. Хоча різноманітність флавоноїдів у листках занурених водних рослин, як правило, нижча, ніж у наземних або плаваючих на поверхні води листках рослин, хемотаксономічний аналіз на основі цих поліфенольних сполук можна використати як інструмент для визначення таких видів рослин. Розподіл флавоноїдів у різних видів рослин роду *Elodea* Michx. достатньо стабільний, але їхня відносна концентрація у різних видів змінна (Mues, 1983). На підставі визначення конкретних типів флавоноїдів у рослин роду *Elodea* вдалося ідентифікувати інвазивні макрофіти *Elodea nuttallii* та *E. canadensis*, які схожі за морфологією й важко розрізняються. Обидва види містять 7-О-диглю-

куроніди флавонів лутеоліна, апігеніна і хризое-рітола, а також фенілкарбонові кислоти, подібно до кавової кислоти. Результати ідентифікації видів *Elodea* за співвідношенням між похідними апігеніна й хризоерітола повністю узгоджуються з даними молекулярної систематики, отриманими при аналізі поліморфізму нуклеотидних пар і довжини внутрішніх спейсерних участків ДНК (ITS); існування гібридів між видами не показано. Отримані дані свідчать, що уявлення про поширення *E. nuttallii* в Європі, які склалися, є заниженими (Gross et al., 2003; Erhard, Gross, 2005).

Pistia stratiotes L. містить велику кількість флавоноїдних глюкозидів подібних до віценіну й люценіну та їхніх похідних, присутні також сліди антоціанів: ціанідин-3-глюкозиду і лутеолін-7-глюкозиду, моно-с-глюкозилфлавонів, вітексину та орієніну (Zennie, McClure, 1977). На основі аналізу хімічного складу флавоноїдів *P. stratiotes* виявлено еволюційний зв'язок між ароїдними й підродиною *Lemnoideae* внаслідок подібних біохімічних реакцій, що ведуть до формування більшості флавоноїдів. Це узгоджується із концепцією, згідно до якої предком *Lemnaceae* можна вважати представників роду *Pistia* L. (Zennie, McClure, 1997).

Вміст поліфенольних сполук у макрофітів значно варіює залежно від виду і умов зростання. В надводних і плаваючих листках порівняно із зануреними концентрація поліфенолів є вищою, що пов'язано з прямим впливом сонячного світла, більшою вразливістю поверхневих органів до стресових впливів і поїдання фітофагами.

Поліфенольні сполуки синтезуються за стресових умов, забезпечуючи захист метаболітичних систем рослини від пошкоджуючої дії вільних радикалів, що утворюються внаслідок підвищеного вмісту в середовищі важких металів і ксенобіотиків.

Розподіл і склад флавоноїдів може бути вагомою таксономічною ознакою для деяких видів. Поліфенольні сполуки відіграють важливу роль у захисті водних рослин від патогенів, хребетних і безхребетних травоїдних, а також в інгібуванні росту токсичних ціанобактерій.

Публікація містить результати досліджень, проведених при грантовій підтримці Державного фонду фундаментальних досліджень за конкурсним проектом N F64/31-2016 від 12.04.2016.

Номер державної реєстрації 0116U002823.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Amaya-Chavez A., Martinez-Tabche L., Lopez-Lopez E., Galar-Martinez M. Methyl parathion toxicity to and removal efficiency by *Typha latifolia* in water and artificial sediments. *Chemosphere*, 2006, 63: 1124–1129.
- Basile A., Giordano S., Lopez-Saez J.A., Castaldo Cobianchi R. Antibacterial activity of pure flavonoids isolated from mosses. *Phytochemistry*, 1999, 52: 1479–1482.
- Bauer N., Blaschke U., Beutler E., Gross E.M., Jenett-Siems K., Siems K., Hilt S. Seasonal and interannual dynamics of polyphenols in *Myriophyllum verticillatum* and their allelopathic activity on *Anabaena variabilis*. *Aquat. Bot.*, 2009, 91(2): 110–116.
- Boyd C.E. Freshwater plants: a potential source of protein. *Econ. Bot.*, 1968, 22: 359–368.
- Bragato C., Brix H., Malagoli M. Accumulation of nutrients and heavy metals in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel and *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla in a constructed wetland of the Venice lagoon watershed. *Environ. Pollut.*, 2006, 144: 967–975.
- Buer C.S., Imin N., Djordjevic M.A. Flavonoids: new roles for old molecules. *J. Integr. Plant Biol.*, 2010, 52(1): 98–111.
- Calheiros C.S.C., Rangel A.O.S.S., Castro P.M.L. Constructed wetland systems vegetated with different plants applied to the treatment of tannery wastewater. *Water Res.*, 2007, 41: 1790–1798.
- Calheiros C.S.C., Rangel A.O.S.S., Castro P.M.L. The effects of tannery wastewater on the development of different plant species and chromium accumulation in *Phragmites australis*. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 2008, 55: 404–414.
- Cao T., Xie P., Ni L., Wu A., Zhang M., Xu J. Relationships among the contents of total phenolics, soluble carbohydrate, and free amino acids of 15 aquatic macrophytes. *J. Freshwat. Ecol.*, 2008, 23(2): 291–296.
- Carpenter S.R., Lodge D.M. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquat. Bot.*, 1986, 26: 341–370.
- Chai T.-T., Ooh K.-F., Quah Y., Wong F.-C. Edible freshwater macrophytes: a source of anticancer and antioxidative natural products, a mini review. *Phytochem. Rev.*, 2015, 14: 443–457. doi: 10.1007/s11101-015-9399-z.
- Chukina N.V. *Strukturno-funktsionalnye pokazateli vysshikh vodnykh rastenii v svyazi s ikh ustoychivostyu*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Borok, 2010, 20 pp. [Чукина Н.В. *Структурно-функциональные показатели высших водных растений в связи с их устойчивостью к загрязнению среды обитания*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.08 "Экология", Борок, 2010, 25 с.].
- Cooper-Driver G.A., Bhattacharya M. Role of phenolics in Plant evolution. *Phytochemistry*, 1998, 49: 1165–1174.
- Deval C.G., Mane A.V., Joshi N.P., Saratale G.D. Phytoremediation potential of aquatic macrophyte *Azolla caroliniana* with references to zinc plating effluent. *Emir. J. Food. Agricult.*, 2012, 24(3): 208–223.
- Dixon R. Natural products and plant disease resistance. *Nature*, 2001, 411: 843–847.

- Dong J., Mao W.H., Zhang G.P., Wu F.B., Cai Y. Root excretion and plant tolerance to cadmium toxicity, a review. *Plant Soil Environ.*, 2007, 53(5): 193–200.
- Durán N., Esposito E. Potential applications of oxidative enzymes and phenoloxidase – like compounds in wastewater and soil treatment: a review. *Appl. Catal. B: Environ.*, 2000, 28: 83–99.
- Elser J.J., Fagan W.F., Denno R.F., Dobberfuhl D.R., Folarin A., Huberty A., Interlandi S., Kilham S.S., McCauly E., Schulz K.L., Siemann E.H., Sterner R.W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408: 578–580.
- Erhard D., Gross E. Do environmental factors influence composition of potential allelochemicals in the submersed freshwater macrophyte *Elodea nuttallii* (Hydrocharitaceae)? *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 2005, 29: 287–291.
- Gao Y.N., Liu B.Y., Xu D., Zhou Q.H., Hu C.Y., Ge F.J., Zhang L.-P., Wu Z.B. Phenolic compounds exuded from two submerged freshwater macrophytes and their allelopathic effects on *Microcystis aeruginosa*. *Pol. J. Environ. Stud.*, 2011, 20(5): 1153–1159.
- Gerhardt K.E., Huang X.D., Glick B.R., Greenberg B.M. Phytoremediation and rhizoremediation of organic soil contaminants: potential and challenges. *Plant Sci.*, 2009, 176(1): 20–30.
- Gross E.M., Feldbaum C., Graf A. Epiphyte biomass and elemental composition on submersed macrophytes in shallow eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 2003, 506(1–3): 559–565.
- Hadacek F. Secondary metabolites as plant traits: current assessment and future perspectives. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 2002, 21: 273–322.
- Harborne J.B. Nature, distribution, and function of plant flavonoids. In: *Plant flavonoids in biology and medicine: Biochemical, pharmacological, and structure – activity relationships*. Eds V. Cody, E.J. Middleton, J.B. Harborne, New York: Alan R. Liss, 1986, pp. 15–24.
- Harborne J.B., Williams C.A. Advances in flavonoid research since 1992. *Phytochemistry*, 2000, 55: 481–504.
- Ho Y.L., Huang S.S., Deng J.S., Lin Y.H., Chang Y.S., Huang G.J. *In vitro* antioxidant properties and total phenolic. *Bot. Stud.*, 2012, 53: 55–66.
- Jung C., Maeder V., Funk F., Frey B., Sticher H., Frossard E. Release of phenols from *Lupinus albus* L. roots exposed to Cu and their possible role in Cu detoxification. *Plant Soil*, 2003, 252: 301–312.
- Ikehata K., Buchanan I.D., Pickard M.A., Smith D.W. Purification, characterization and evaluation of extracellular peroxidase from two *Coprinus* species for aqueous phenol treatment. *Biores. Technol.*, 2005, 96(16): 1758–1770.
- Khan M.A., Marwat K.B., Gul B., Wahid F., Khan H., Hashim S. *Pistia stratiotes* L. (Araceae): Phytochemistry, use in medicines, phytoremediation, biogas and management options. *Pak. J. Bot.*, 2014, 46(3): 851–860.
- Kovnich N., Kayanja G., Chanoca A., Otegui M., Grote-wold E. Abiotic stresses induce different localizations of anthocyanins in *Arabidopsis*. *Plant Signal. Behav.*, 2015, 10(7): e1027850.
- Larue C., Korboulewsky N., Wang R., Mévy J.P. Depollution potential of three macrophytes: exudated, wall -bound and intracellular peroxidase activities plus intracellular phenol concentrations. *Biores. Technol.*, 2010, 101(20): 7951–7957.
- Lavid N., Schwartz A., Yarden O., Tel-Or E. The involvement of polyphenols and peroxidase activities in heavy metal accumulation by epidermal glands of waterlily (*Nymphaeaceae*). *Planta*, 2001, 212(3): 323–331.
- Liu H.W., He L.Y., Gao J.M., Ma Y.B., Zhang X.M., Peng H., Chen J.J. Chemical constituents from the aquatic weed *Pistia stratiotes*. *Chem. Nat. Comp.*, 2008, 44(2): 236–238.
- Lodge D.M. Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquat. Bot.*, 1991, 41: 195–224.
- Lois R. Accumulation of UV-absorbing flavonoids induced by UV-B radiation in *Arabidopsis thaliana* L. in mechanisms of UV-resistance in *Arabidopsis*. *Planta*, 1994, 194: 498–503.
- Madsen T.V., Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.*, 1991, 41: 5–40.
- Markham K.R., Ryan K.G., Bloor S.J., Mitchell K.A. An increase in the luteolin:apigenin ratio in *Marchantia polymorpha* on UV-B enhancement. *Phytochemistry*, 1998, 48: 791–794.
- Mane C.G., Joshi A.V., Saratale N.P. Phytoremediation potential of aquatic macrophyte *Azolla caroliniana* with references to zinc plating effluent. *Emir. J. Food Agricult.*, 2012, 24(3): 208–223.
- Mues R. Species specific flavone glucuronides in *Elodea* species. *Biochem. Syst. Ecol.*, 1983, 11: 261–265.
- Muzafarov E.N., Ivanov B.N., Mal'yan A.N., Zolotareva E.K. Dependence of flavonol functions on their chemical structure in chloroplast energy reactions. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 1986, 181(6): 381–390.
- Muzafarov E.N., Zolotareva E.K. Uncoupling effect of hydroxycinnamic acid derivatives on pea chloroplasts. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 1989, 184(5–6): 363–369.
- Newman R.M. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *J. North Amer. Benthol. Soc.*, 1991, 10: 89–114.
- Parida A., Das A., Das P. NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera perviflora*, in hydroponic cultures. *J. Plant. Biol.*, 2002, 45: 38–36.
- Perron N.R., Brumaghim J.L. A review of the antioxidant mechanisms of polyphenol compounds related to iron binding. *Cell Biochem. Biophys.*, 2009, 53(2): 75–100.
- Pilon-Smits E. Phytoremediation. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2005, 56: 15–39.
- Podorvanov V.V., Polishchuk A.V., Zolotareva E.K. Effect of copper ions on the light-induced proton transfer in spinach chloroplasts. *Biofizika*, 2006, 52(6): 1049–1053.
- Polishchuk O.V., Vodka M.V., Belyavskaya N.A., Khomochkin A.P., Zolotareva E.K. The effect of acid

- rain on ultrastructure and functional parameters of photosynthetic apparatus in *Pea* leaves. *Cell and Tissue Biol.*, 2016, 10(3): 250–257.
- Pollastri S., Tattini M. Flavonols: old compounds for old roles. *Ann. Bot.*, 2011, mcr 234.
- Pourcel L., Routaboul J.M., Cheynier V., Lepiniec L., Debeaujon I. Flavonoid oxidation in plants: from biochemical properties to physiological functions. *Trends Plant Sci.*, 2007, 12(1): 29–36.
- Rice-Evans C., Miller N., Paganga G. Antioxidant properties of phenolic compounds. *Trends Plant Sci.*, 1997, 2(4): 152–159.
- Ryan K.G., Ewald E.E., Swinny E., Markham K.R., Winefield C. Flavonoid gene expression and UV photoprotection in transgenic and mutant *Petunia* leaves. *Phytochemistry*, 2002, 59: 23–32.
- Sandermann Jr.H. Higher plant metabolism of xenobiotics: the green liver concept. *Pharmacogen. Genom.*, 1994, 4(5): 225–241.
- Singer A.C., Crowley D.E., Thompson I.P. Secondary plant metabolites in phytoremediation and biotransformation. *Trends Biotechnol.*, 2003, 21(3): 123–130.
- Sivaci A., Elmas E., Gümüş F., Sivaci E.R. Removal of cadmium by *Myriophyllum heterophyllum* Michx. and *Potamogeton crispus* L. and its effect on pigments and total phenolic compounds. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 2008, 54(4): 612–618.
- Smolders A.J.P., Vergeer L.H.T., Van der Velde G., Roelofs J.G.M. Phenolic contents of submerged, emergent and floating leaves of aquatic and semi-aquatic macrophyte species: why do they differ? *Oikos*, 2010, 91(2): 307–310.
- Stafford H.A. Flavonoid evolution: an enzymic approach. *Plant Physiol.*, 1991, 96(3): 680–685.
- Sukhorukov B.I., Montrel M.M., Opanasenko V.K., Zolotareva E.K. The interaction of DNA with protons of the medium by the buffer capacity. *Method Mol. Biol.*, 1983, 17(5): 822–830.
- Vergeer L.H.T., Van der Velde G. Phenolic content of daylight-exposed and shaded floating leaves of water lilies (*Nymphaeaceae*) in relation to infection by fungi. *Oecologia*, 1997, 112: 481–484.
- Wang C., Zhang S.H., Wang P.F., Hou J., Zhang W.J., Li W., Lin Z.P. The effect of excess Zn on mineral nutrition and antioxidative response in rapeseed seedlings. *Chemosphere*, 2009, 75: 1468–1476.
- Weisshaar B., Jenkins G.I. Phenylpropanoid biosynthesis and its regulation. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 1998, 1(3): 251–257.
- Wilson K.E., Thompson J.E., Huner N.P.A., Greenberg B.M. Effects of ultraviolet-A exposure on ultraviolet-B induced accumulation of specific flavonoids in *Brassica napus*. *Photochem. Photobiol.*, 2001, 73(6): 678–684.
- Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2002, 5(3): 218–223.
- Wollenweber E., Stevens J.F., Dörr M., Rozefelds A.C. Taxonomic significance of flavonoid variation in temperate species of *Nothofagus*. *Phytochemistry*, 2003, 62: 1125–1131.
- Zennie T.M., McClure J.W. The flavanoid chemistry of *Pistia stratiotes* L., and the origin of the *Lemnaceae*. *Aquatic Bot.*, 1977, 3: 49–54.
- Zolotareva E.K. The effect of heavy metals on photosynthesis. *Acta Physiol. Plantarum*, 2007, 29(3): 31–40.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 25.04.2017

Золотарьова О.К., Подорванов В.В., Дубина Д.В.
Поліфенольні сполуки макрофітів та їхнє екологічне значення. Укр. бот. журн., 2017, 74(4): 373–384.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Розглядається фізіологічне значення вторинних метаболітів фенольної природи у водних рослин, їхня залежність від умов зростання та стресових факторів, зокрема, від забруднення навколишнього середовища важкими металами й ксенобіотиками. Біосинтез флавоноїдів частково регулюється такими зовнішніми абіотичними сигналами, як світло, температура або доступність ресурсів. Флавоноїди беруть участь у захисті рослин від оксидативного пошкодження, викликаного дією ксенобіотиків, іонів важких металів (ВМ) або інших біотичних і абіотичних факторів. Токсична дія ВМ зменшується внаслідок здатності фенілкарбонових кислот, біофлавоноїдів і ряду інших поліфенольних сполук утворювати комплексні сполуки з іонами металів. При підвищенні рівня іонів ВМ у навколишньому середовищі стимулюється біосинтез флавоноїдів у макрофітах. Представлені дані свідчать про участь поліфенольних сполук у хімічному захисті макрофітів від патогенів та поїдання фітофагами. У зв'язку з цим значне перевищення загального змісту фенольних сполук у надводних і плаваючих листках порівняно з підводними можна пов'язувати з більшою вразливістю поверхневих органів до стресових і пошкоджуючих впливів (високої інтенсивності світла, УФ-радіації, атаки комах).

Ключові слова: поліфеноли, водна рослинність, флавоноїди, фіторемедіація, ксенобіотики

Золотарёва Е.К., Подорванов В.В., Дубина Д.В.
Полифенольные соединения макрофитов и их экологическое значение. Укр. бот. журн., 2017, 74(4): 373–384.

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Рассматривается физиологическое значение вторичных метаболитов фенольной природы у водных растений, их зависимость от условий роста и стрессовых факторов, в частности, от загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами и ксенобиотиками. Биосинтез полифенолов частично регулируется внешними абiotическими сигналами, такими как свет, температура или доступность ресурсов. Флавоноиды участвуют в защите растений от оксидативного повреждения, вызванного действием ксенобиотиков, ионов тяжелых металлов (ТМ) или других биотических и абiotических факторов. Токсическое действие ТМ уменьшается в результате способности фенилкарбоновых кислот, биофлавоноидов и ряда других полифенольных соединений образовывать комплексные соединения с ионами металлов. При повышении уровня ионов ТМ в окружающей среде стимулируется биосинтез флавоноидов в макрофитах. Представленные данные свидетельствуют об участии полифенольных соединений в химической защите макрофитов от патогенов и поедания фитофагами. Поэтому, значительное превышение общего содержания фенольных соединений в надводных и плавающих листьях по сравнению с подводными можно связывать с большей уязвимостью поверхностных органов к стрессовым и повреждающим воздействиям (высокой интенсивности света, УФ-радиации, атаке насекомых).

Ключевые слова: полифенолы, водная растительность, флавоноиды, фиторемедиація, ксенобиотики