

УДК 581.1

РОЛЬ ЛИПИДОВ В УСТОЙЧИВОСТИ СЕМЯДОЛЬНЫХ ЛИСТЬЕВ ОГУРЦА К ПОСТОЯННОМУ И КРАТКОВРЕМЕННОМУ ПЕРИОДИЧЕСКОМУ ДЕЙСТВИЮ НИЗКОЙ ЗАКАЛИВАЮЩЕЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

**Е. Ф. Марковская, Е. Г. Шерудило, П. О. Рипатти,
М. И. Сысоева**

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучали шестисуточное влияние кратковременного (2 ч в конце ночи – ДРОП) и постоянного в течение суток (ПНТ) снижения температуры до 12 °С на изменение содержания липидов, жирных кислот и холодоустойчивость растений огурца (*Cucumis sativus* L.) на ранних этапах онтогенеза. Сравнение растений опытных вариантов с контрольными выявило различия в реакции семядольных листьев на уровне липидной составляющей мембран при ДРОП и ПНТ. Постоянное действие температуры 12 °С повышало холодоустойчивость семядольных листьев и увеличивало содержание общих липидов и жирных кислот без существенных изменений относительного содержания ненасыщенных и насыщенных жирных кислот. При кратковременном действии температуры 12 °С более высокий уровень холодоустойчивости сопровождался уменьшением содержания общих липидов и жирных кислот на фоне увеличения их ненасыщенности за счет повышения содержания линоленовой кислоты. Высказана гипотеза о том, что значительный рост холодоустойчивости семядольных листьев огурца при ДРОП воздействию связан с ежесуточной периодической индукцией одной из ω -3 десатураз, что обеспечивает повышенный синтез линоленовой кислоты.

Ключевые слова: *Cucumis sativus*, семядольные листья, низкая температура, холодоустойчивость, липиды, жирные кислоты.

**E. F. Markovskaya, E. G. Sherudilo, P. O. Ripatti, M. I. Sysoeva.
ROLE OF LIPIDS IN RESISTANCE OF CUCUMBER COTYLEDONS TO
CONTINUOUS AND SHORT-TERM PERIODIC EFFECT OF LOW HARDENING
TEMPERATURES**

We investigated the 6-day effect of short-term (2 h at the end of the night – DROP) and continuous all-day (CLT) temperature reduction to 12 °C on lipid and fatty acid content, and cold resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants at early stages of the ontogeny. Comparison of plants from the experiments to the control revealed differences in the response of cotyledons exposed to DROP and CLT at the level of the membrane lipid component. Continuous exposure to a temperature of 12 °C promoted cold resistance of cotyledons and raised total lipid and fatty acid content without changing the proportions of unsaturated and saturated fatty acids any significantly. At short-term exposure to 12 °C, the considerably higher cold resistance was accompanied by a decrease in total lipids and fatty acids, while their unsaturation increased owing to a rise in linolenic acid

content. It is hypothesized that significant enhancement of cold resistance in cucumber cotyledons under DROP is related to daily periodic induction of one of ω -3-desaturases, which facilitates increased synthesis of linolenic acid.

Key words: *Cucumis sativus*, cotyledons, low temperature, cold resistance, lipids, fatty acids.

Введение

Вопрос о роли липидов в формировании холодоустойчивости растений широко обсуждается в литературе [Lyons, 1973; Raison, 1973; Александров, 1975, 1985; Browse, Xin, 2001; Iba, 2002; Трунова, 2007; Upchurch, 2008]. Предложенная более 30 лет назад гипотеза [Lyons, 1973; Raison, 1973] связывает адаптацию растений к неблагоприятным температурам со способностью мембранных липидов к фазовым переходам посредством изменения количества ненасыщенных жирных кислот. Это показано в многочисленных исследованиях о влиянии низких закаливающих и повреждающих температур на холодоустойчивые виды [Lyons, 1973; de la Roche et al., 1975; Lynch, Steponkus, 1987; Новицкая и др., 1990; Шаяхметова и др., 1990 и др.] и повреждающем действии низких положительных температур на теплолюбивые растения [Новицкая и др., 1999, 2000; Новицкая, Трунова, 2000]. Значительно меньше данных о роли липидов в реакциях теплолюбивых растений на действие низких закаливающих температур, индуцирующих увеличение холодоустойчивости [Wilson, Grawford, 1974; Нюппиева, Маркова, 1988; Климов и др., 1996], и они зачастую носят противоречивый характер. Исследование двух типов воздействия низкой закаливающей температуры (постоянного и кратковременного периодического) на проростки огурца показало, что растения реагируют на оба воздействия повышением холодоустойчивости [Марковская и др., 2000]. При этом величина прироста устойчивости у растений в ходе постоянного многосуточного закаливания при температуре 12 °C была в 3 раза ниже, чем у растений после ежесуточного, но кратковременного действия той же температуры. Дальнейшее изучение феноменологии, моделирование процесса формирования холодоустойчивости, а также опыты по последствию указанных температурных режимов позволили высказать предположение, что механизмы формирования устойчивости растений в условиях постоянного и кратковременного ежесуточного действия низкой температуры различны [Марковская и др., 2008].

Целью настоящей работы было выяснение роли липидов в формировании холодоустойчивости семядольных листьев теплолюбивого растения огурца при разных способах воздействия на растение низких закаливающих температур.

Материал и методы

Семена огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля) проращивали в чашках Петри в термостате при 28 °C в течение суток, затем высаживали в вазоны с песком (полив питательным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов, pH 6,2–6,4) и помещали в камеры искусственного климата. Относительная влажность воздуха составляла 60–70 %, интенсивность света 100 Вт/м² при освещении лампами ДРЛ-400 и 12 ч фотопериода. До начала эксперимента растения выращивали в оптимальных условиях: 2 сут при 30 °C до выноса семядолей над поверхностью субстрата и 2 сут при 23 °C до полного раскрытия семядолей. По достижении фазы полностью раскрытых семядолей растения подвергали в течение 6 сут низкотемпературным обработкам: выращивали при постоянной суточной температуре 12 °C (вариант постоянной низкой температуры – «ПНТ») или ежесуточно снижали температуру до 12 °C на 2 ч в конце ночи путем перестановки растений между камерами (вариант кратковременных ежесуточных снижений температуры – «ДРОП»). Растения контрольного варианта оставались при температуре 20 °C на протяжении всего эксперимента. Для анализа ежесуточно брали образцы семядольных листьев у растений всех вариантов опыта.

Холодоустойчивость растений определяли при помощи метода ЛТ₅₀ на семядольных листьях [Дроздов и др., 1976]. При этом о приросте устойчивости судили по разнице между температурой, вызывающей гибель клеток в высечках опытных и контрольных растений.

Для исследования жирных кислот (ЖК) взятые образцы листьев фиксировали в течение 5 мин кипящим 80%-м этиловым спиртом. После упаривания этанола липиды экстрагировали смесью хлороформа с метанолом [Folch et al., 1957], отмывали от нелипидных компонентов и высушивали до постоянного веса над

фосфорным ангидридом, взвешивали и проводили прямую переэтерификацию жирных кислот в растворе метанола с хлористым ацетилом [Цыганов, 1971]. Полученные метиловые эфиры анализировали методом газожидкостной хроматографии на капиллярных колонках ZB-FFAP длиной 50 м, с внутренним диаметром 0,32 мм и толщиной слоя жидкой фазы 0,50 мкм при температуре 225°. Количественное определение ЖК проводили с помощью внутреннего стандарта – известного количества бегеновой кислоты, добавляемой к раствору липидов. Идентификацию ЖК осуществляли сравнением хроматографических подвижностей со стандартными ЖК.

Опыты выполнены в шести- (определение холодоустойчивости) и трехкратной (анализ липидов) биологических повторностях. Данные обработаны статистически с использованием пакета программ Statgraphics for Windows 7.0.

Результаты и обсуждение

Увеличение холодоустойчивости семядольных листьев проростков огурца в обоих вариантах низкотемпературного воздействия начиналось со вторых суток (рис. 1). Однако при постоянном действии низкой закаливающей температуры (вариант ПНТ) максимальный уровень холодоустойчивости достигался к началу третьих суток, а при кратковременном (вариант ДРОП) – на пятые сутки опыта, причем по окончании эксперимента прирост холодоустойчивости у растений варианта ДРОП был в 3 раза выше, чем у растений варианта ПНТ (рис. 1).

Анализ изменения содержания общих липидов семядольных листьев огурца показал, что у растений, подвергнутых постоянному действию низкой температуры 12 °С, к концу опыта оно возросло на 69 %, тогда как у контрольных

растений и в случае кратковременного воздействия низких температур, напротив, снизилось от первоначального уровня на 22 % и 40 %, соответственно (табл.). Сумма жирных кислот общих липидов в ходе эксперимента претерпела аналогичные изменения: в варианте ПНТ суммарное количество жирных кислот к концу опыта возросло на 28 %, а в варианте ДРОП и у контрольных растений – снизилось на 46 % от первоначального значения (табл.).

Содержание основных ЖК – пальмитиновой 16:0, стеариновой 18:0, олеиновой 18:1(n-9), линолевой 18:2(n-6) и линоленовой 18:3(n-3) – приведено в таблице. Суммарное содержание обеих названных полиеновых ЖК в течение всего опыта оставалось практически на одном уровне во всех вариантах, составляя около 70 % от общего количества ЖК, что согласуется с известными литературными данными для огурца [Новицкая и др., 1999], однако динамика этих ЖК в различных вариантах опыта существенно различалась. На фоне снижения содержания ЖК выявлено стабильное возрастание относительной концентрации линоленовой кислоты в контроле и варианте ДРОП, достигающей к концу опыта 60 % суммы всех ЖК (рис. 2), тогда как содержание линолевой кислоты в этих вариантах падало до 10 % (рис. 3). При постоянном воздействии пониженной температуры 12 °С содержание этих кислот сохранялось практически неизменным – 45–50 % для 18:3(n-3) и около 25 % для 18:2(n-6).

Настоящая работа выполнена на формирующихся семядольных листьях огурца. Особенностью данного периода развития растений огурца является наличие смешанного типа питания (гетеротрофного и автотрофного), характеризующегося, с одной стороны, активным расходом запасных веществ, включая липиды, а с другой – использованием

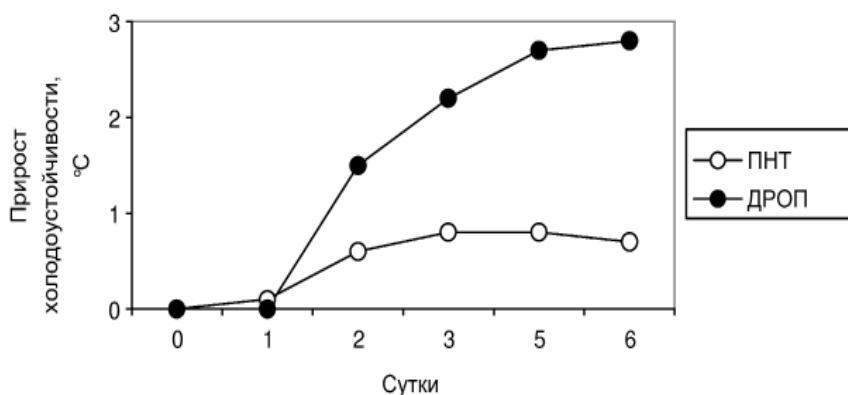


Рис. 1. Динамика прироста холодоустойчивости семядольных листьев огурца при ежесуточном кратковременном (ДРОП) и постоянном (ПНТ) действии закаливающей температуры 12 °С

Динамика содержания общих липидов и основных жирных кислот (ЖК) семядольных листьев огурца в контроле, при ежесуточном кратковременном (ДРОП) и постоянном (ПНТ) действии закаливающей температуры 12 °С

Вариант опыта	Время, сутки	Содержание липидов, мг/г	Содержание жирных кислот, мг/г					18:3(n-3)/18:2(n-6)	
			Сумма ЖК	16:0	18:0	18:1(n-9)	18:2(n-6)		18:3(n-3)
Контроль	0	10,1	5,7	0,9	0,3	0,2	1,3	2,6	2,0
	1	12,2	5,6	0,9	0,3	0,2	1,4	2,5	1,8
	2	7,9	5,8	0,8	0,3	0,2	1,2	2,9	2,4
	3	9,5	4,2	0,6	0,2	0,1	0,6	2,4	4,0
ДРОП	6	9,5	3,0	0,4	0,1	0,1	0,3	1,8	6,0
	0	10,1	5,7	0,9	0,3	0,2	1,3	2,6	2,0
	1	15,2	7,0	1,0	0,4	0,3	2,0	2,8	1,4
	2	7,4	4,5	0,6	0,2	0,1	0,6	2,6	4,1
ПНТ	3	11,3	1,9	0,3	0,1	0,1	0,2	1,2	6,0
	6	7,3	3,1	0,5	0,1	0,1	0,3	1,9	6,4
	0	10,1	5,7	0,9	0,3	0,2	1,3	2,6	2,0
	1	9,5	6,2	0,9	0,3	0,2	1,8	2,7	1,5
ПНТ	2	14,4	5,5	0,7	0,4	0,3	1,4	2,3	1,7
	3	19,3	5,4	0,8	0,2	0,1	1,4	2,6	1,9
	6	20,5	7,1	1,0	0,4	0,3	1,7	3,3	1,9

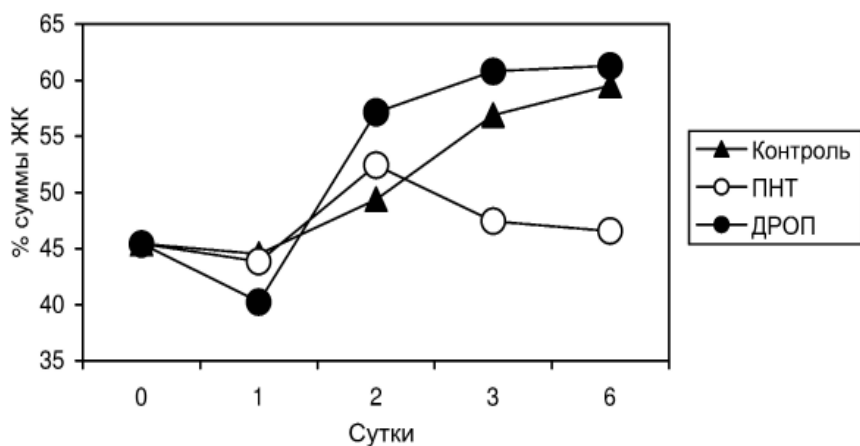


Рис. 2. Динамика содержания линоленовой кислоты 18:3(n-3) общих липидов семядольных листьев огурца в контроле, при ежесуточном кратковременном (ДРОП) и постоянном (ПНТ) действии закаливающей температуры 12 °С

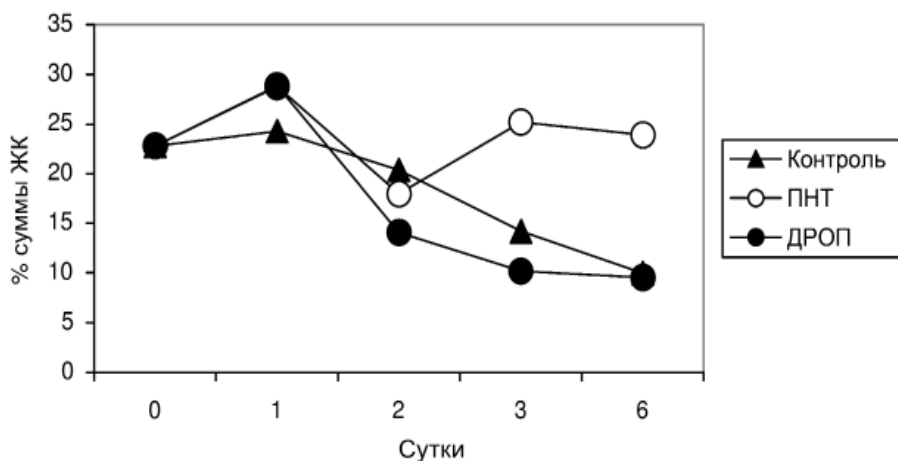


Рис. 3. Динамика содержания линолевой кислоты 18:2(n-2) общих липидов семядольных листьев огурца в контроле, при ежесуточном кратковременном (ДРОП) и постоянном (ПНТ) действии закаливающей температуры 12 °С

новых ассимилятов развивающихся семядольных листьев. Именно с этим, по-видимому, может быть связано снижение количества общих липидов и ЖК у контрольных растений на протяжении шести суток опыта. Однако при этом в контроле отмечено возрастание степени ненасыщенности жирных кислот при сохранении неизменного уровня суммы ПНЖК, о чем свидетельствует увеличение в ходе эксперимента отношения 18:3(n-3)/18:2(n-6) (табл.).

Увеличение степени ненасыщенности жирных кислот в процессе развития листа связывают с биогенезом хлоропластов, мембраны тилакоидов которых отличаются высокой (до 85–90 %) степенью полиненасыщенности [Murphy, 1986]. Подтверждение фундаментальной роли высокого уровня полиненасыщенности липидов мембран хлоропластов в биогенезе хлоропластов было получено и при сравнении роста и развития растения *Arabidopsis thaliana* L. и его мутантов, дефектных по синтезу десатураз, в условиях оптимальной и низкой температур: дефицит ненасыщенных жирных кислот у мутантов приводил к недоразвитости ультраструктуры хлоропластов и хлорозу листьев в оптимуме и при низких температурах [Hugly et al., 1989; Hugly, Somerville, 1992].

У опытных растений при постоянном действии низкой температуры (ПНТ) на протяжении шести суток отмечено возрастание содержания общих липидов и жирных кислот (табл.). Холодоустойчивость растений этого варианта начинала повышаться на вторые и достигала максимума на третьи сутки опыта (рис. 1), что сопровождалось увеличением содержания общих липидов и ЖК (табл.). При этом относительная концентрация линолевой кислоты падала, а линоленовой – возрастала на вторые сутки, после чего этот показатель медленно возвращался к исходным значениям. В контрольном и ДРОП вариантах наблюдалось стабильное уменьшение относительного содержания 18:2(n-6) (рис. 3) и столь же стабильное увеличение относительной концентрации 18:3(n-3) (рис. 2), причем в случае периодического холодового воздействия эти процессы протекали более эффективно. Из литературы хорошо известно, что линоленовая кислота не только защищает растительные клетки от холодового повреждения [Graham, Patterson, 1982], но и, являясь необходимым компонентом фотосинтетического аппарата, способствует его функционированию при низкой температуре [de la Roche et al., 1972; St. John et al., 1979; Laskay, Lehoczki, 1986; Kodama et al., 1994; Wada et al., 1994; Routaboul et al., 2000; Ariizumi et al., 2002; Lee et al., 2005]. Так, увеличение содержания линоленовой кислоты

(18:3) позволяло трансгенным растениям томата с повышенной экспрессией гена ω -3 десатурации жирных кислот поддерживать высокую скорость выделения O_2 , большую по сравнению с диким типом фотохимическую активность и препятствовало низкотемпературному фотоингибированию фотосистем I и II [Liu et al., 2008]. Кроме того, при постоянном действии низкой температуры на проростки огурца синтез линолевой кислоты 18:2(n-6), являющейся также одним из компонентов низкотемпературной адаптации растений [Murata, Los, 1997; Лось, 2001], поддерживался на постоянном уровне. Соотношение содержания линоленовой кислоты к линолевой 18:3(n-3)/18:2(n-6) рассматривают в качестве показателя нормального развития растений, и, как было показано на растениях ячменя, в этом случае оно должно быть не менее 2 [Laskay, Lehoczki, 1986]. В нашей работе в ходе шести суток опыта у растений варианта ПНТ этот показатель находился на уровне менее 2 (1,8–1,9, за исключением его подъема до 2,9 на вторые сутки), подтверждая отсутствие значительных изменений степени ненасыщенности жирных кислот липидов у теплолюбивого растения огурца при длительном низкотемпературном воздействии [Wilson, Crawford, 1974; Pike et al., 1990; Новицкая и др., 1999; Новицкая, Трунова, 2000; Erez et al., 2002]. Таким образом, увеличение содержания общих липидов и ЖК на фоне ингибирования ростовых процессов, по-видимому, свидетельствует об участии липидной составляющей, прежде всего, в повышении холодоустойчивости семядольных листьев огурца при постоянном действии низкой закаливающей температуры. С другой стороны, низкая температура препятствует образованию линоленовой кислоты 18:3(n-3) в количествах, необходимых для нормального развития фотосинтетического аппарата и обеспечения активного роста и синтеза других необходимых веществ [Routaboul et al., 2000].

Динамика содержания липидов у растений ДРОП-варианта была сходной с контролем и выражалась в постоянном снижении общих липидов и ЖК (табл.). Состав ЖК также менялся аналогично контролю, несколько превышая его по количеству синтезированной линоленовой кислоты 18:3(n-3) (табл.). Соответственно и отношение содержания линоленовой кислоты к линолевой 18:3(n-3)/18:2(n-6) на протяжении опыта было выше, чем в контроле, что, по-видимому, может быть связано с возрастанием активности процесса ω -3 десатурации линолевой кислоты. В работе Сузуки с соавторами [Suzuki et al., 2000] на трансформированных клетках цианобактерии *Synechocystis* sp.

РСС 6803 с введенным в ее геном геном люциферазы под контролем промотора одной из ω -3 десатураз была показана активация этого промотора при понижении температуры, что приводило к усилению свечения клеток с максимумом через 3–4 ч. Эти данные позволяют предполагать, что значительное увеличение линоленовой кислоты у растений, ежедневно подвергаемых двухчасовому снижению температуры (ДРОП), может быть связано с периодической индукцией одной из ω -3 десатураз. Высказанная гипотеза подтверждается и сходством временных параметров этих процессов.

Известно, что увеличение количества линоленовой кислоты обеспечивает не только более высокий уровень фотосинтетических процессов, но и повышение холодоустойчивости [Hugly, Somerville, 1992; Routaboul et al., 2000; Liu et al., 2008], а также общей резистентности растений [Matsuda, Iba, 2005]. Ранее нами было показано, что при кратковременном низкотемпературном воздействии (ДРОП) на растения одновременно с повышением устойчивости к холоду возрастает устойчивость к теплу и действию патогена [Марковская и др., 2008], что свидетельствует о повышении общей резистентности организма.

После ДРОП-воздействия, особенностью которого является периодическая смена в течение суток низкой закаливающей и оптимальной температуры, растения, наряду с повышенной холодоустойчивостью, отличаются и высокой функциональной активностью [Марковская и др., 2008]. Факт увеличения устойчивости этиолированных проростков огурца при прерывистом действии низкой температуры, сопровождающегося в последующий тепловой период возрастанием содержания жирных кислот, особенно линоленовой кислоты, установлен в работе Эреза с соавторами [Erez et al., 2002]. В опытах на арабидопсисе *Arabidopsis Col-0* было отмечено, что кратковременное шестичасовое воздействие низкой температуры привело к более широкому спектру физиологических и биохимических изменений, чем длительное 78-часовое [Usadel et al., 2008].

Полученные нами, а также литературные данные позволяют предполагать, что значительное повышение холодоустойчивости семядольных листьев и высокая активность ростовых процессов у растений огурца, подвергнутых ежедневным кратковременным низкотемпературным обработкам, могут быть связаны с ежедневной периодической индукцией одной из ω -3 десатураз, что обеспечивает повышенный синтез именно линоленовой кислоты. Однако это не исключает участия и других механизмов.

Если реакция растений на постоянное много-суточное действие низкой температуры носит классический характер, описанный в литературе, – ингибирование ростовых процессов, повышение холодоустойчивости, увеличение содержания общих липидов, то реакция растений на кратковременные периодические воздействия является неожиданной – активный рост растений, более высокий уровень устойчивости, уменьшение содержания общих липидов, постоянный уровень ПНЖК с увеличением доли линоленовой кислоты. Кроме того, как было показано нами ранее, наряду с увеличением устойчивости, эти растения накапливали большую, чем в контроле, биомассу [Марковская и др., 2008], т. е. находились в состоянии повышенной жизнедеятельности [Веселовский и др., 1993; Марковская и др., 2008]. В большинстве литературных источников действие низкой положительной температуры на теплолюбивые виды рассматривается как неблагоприятное [Жученко, 1988]. Однако растения, в том числе и теплолюбивые, в природе достаточно часто подвергаются кратковременным неблагоприятным воздействиям и, следовательно, должны обладать быстрыми регуляторными механизмами для их успешного преодоления. Растения огурца ДРОП-варианта показали возможность повышения жизнедеятельности в ответ на кратковременные неблагоприятные воздействия. Можно предположить, что одним из участников этих процессов является липидная составляющая мембранных систем клетки, в том числе фракции линоленовой кислоты.

Проведенные исследования показали, что имеются существенные различия в реакции семядольных листьев растений огурца на постоянное и кратковременное ежедневное низкотемпературное воздействие на уровне липидной составляющей мембран. В системную реакцию растительного организма на постоянное низкотемпературное воздействие включена в основном вся исследованная нами липидная фракция, а на кратковременное периодическое – главным образом только одна из ее составляющих – линоленовая кислота.

Авторы выражают искреннюю благодарность Л. В. Марковой за помощь в проведении биохимических анализов. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-04-00063).

Литература

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 330 с.

- Александров В. Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Веселовский В. А., Веселова Т. В., Чернавский Д. С. Стресс у растений: (Биофизический подход). М.: МГУ, 1993. 144 с.
- Дроздов С. Н., Курец В. К., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 222–228.
- Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений: (Эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1988. 768 с.
- Климов С. В., Астахова Н. Б., Бочарова М. А., Трунова Т. И. Различия в холодостойкости томата и огурца связаны с низкотемпературной устойчивостью фотосинтеза и характером углеводного метаболизма // Физиология растений. 1996. Т. 43. С. 906–254.
- Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163–198.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Харькина Т. Г., Шерудило Е. Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 4. С. 511–515.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Феномен ежесуточного кратковременного влияния низких закаливающих температур на жизнедеятельность растения // Онтогенез. 2008. Т. 39, № 5. С. 323–332.
- Новицкая Г. В., Астахова Н. В., Суворова Т. А., Трунова Т. И. Роль липидной компоненты мембран в устойчивости теплолюбив к низкой температуре // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 537–543.
- Новицкая Г. В., Сальникова Е. Б., Суворова Т. А. Изменение ненасыщенности жирных кислот липидов растений озимой и яровой пшеницы в процессе закаливания // Физиология и биохимия культ. растений. 1990. Т. 22. С. 257–264.
- Новицкая Г. В., Суворова Т. А., Трунова Т. И. Липидный состав листьев в связи с холодостойкостью растений томатов // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 6. С. 829–835.
- Новицкая Г. В., Трунова Т. И. Связь холодостойкости растений с содержанием липидов мембран хлоропластов // ДАН. 2000. Т. 371, № 2. С. 258–260.
- Нюппиева К. А., Маркова Л. В. Адаптивные изменения в липидах листьев огурца, картофеля и овсяницы луговой при холодовом закаливании растений // Физиология и биохимия культ. растений. 1988. Т. 20, № 6. С. 68–72.
- Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
- Шаяхметова И. Ш., Трунова Т. И., Цыдендамбаев В. Д., Верещагин А. Г. Роль липидов клеточных мембран в криокаливании листьев и узлов кущения озимой пшеницы // Физиология растений. 1990. Т. 37, № 6. С. 1186–1195.
- Ariizumi T., Kishitani S., Inatsugi R. et al. An increase in unsaturatuin of fatty acids in phosphatidyl; glycerol from leaves improves the rates of photosynthesis and growth at low temperatures in transgenic rice seedlings // Plant Cell Physiol. 2002. Vol. 43, N 7. P. 751–758.
- Browse J., Xin Z. Temperature sensing and cold acclimation // Curr. Opin. Plant Biol. 2001. Vol. 4. P. 241–246.
- De la Roche I. A., Andrews C. J., Pomeroy M. K. et al. Lipid changes in winter wheat seedlings (*Triticum aestivum*) at temperatures inducing cold hardening // Canad. J. Bot. 1972. Vol. 50, N 12. P. 2401–2409.
- De la Roche I. A., Pomeroy M. K., Andrews C. J. Changes in fatty acid composition in wheat cultivars of contrasting hardiness // Cryobiology. 1975. Vol. 12. P. 506–512.
- Erez A., Cohen E., Frenkel Ch. Oxygen-mediated cold-acclimation in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings // Physiologia Plantarum. 2002. Vol. 115. P. 541–549.
- Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226, N 5. P. 497–509.
- Graham D., Patterson B. D. Responses of plant to low? Non-freezing temperatures – proteins, metabolism, and acclimation // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1982. Vol. 33. P. 347–372.
- Hugly S., Kunst L., Browse J., Somerville C. Enhanced thermal tolerance of photosynthesis and altered chloroplast ultrastructure in a mutant of *Arabidopsis* deficient in lipid desaturation // Plant Physiol. 1989. Vol. 90. P. 1134–1142.
- Hugly S., Somerville C. R. A role of membrane lipid polyunsaturation in chloroplast biogenesis at low temperature // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. P. 197–202.
- Iba K. Acclimative response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance // Annu. Rev. Plant Biol. 2002. Vol. 53. P. 225–245.
- Kodama H., Hamada T., Horiguchi G. et al. Genetic enhancement of cold tolerance by expression of a gene for chloroplast ω -3 fatty acid desaturase in transgenic tobacco // Plant Physiol. 1994. Vol. 105. P. 601–605.
- Laskay G., Lehoczki E. Correlation between linolenic-acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley // Biochim. Biophys. Acta. 1986. Vol. 849, N 1. P. 77–84.
- Lee S. H., Ahn S. J., Im Y. J. et al. Differential impact of low temperature on fatty acid unsaturation and lipoxygenase activity in figleaf gourd and cucumber roots? // Biochem Biophys. Res. Communication. 2005. Vol. 330, N 4. P. 1194–1198.
- Liu X.-Y., Li B., Yang J.-H. et al. Overexpression of tomato chloroplast omega-3 fatty acid desaturase gene alleviates the photoinhibition of photosystems 2 and 1 under chilling stress // Photosynthetica. 2008. Vol. 46, N. 2. P. 185–192.
- Lynch D. V., Steponkus P. L. Plasma membrane lipid alteration associated with cold acclimation of winter rye seedlings (*Secale cereale* L. cv Puma) // Plant Physiol. 1987. Vol. 83. P. 761–767.
- Lyons J. M. Chilling Injury in Plants // Annu. Rev. Plant Physiol. 1973. Vol. 24. P. 445–466.
- Matsuda O., Iba K. Trienoic fatty acids and stress responses in higher plants // Plant Biotechnology. 2005. Vol. 22. P. 423–430.

Murata N., Los D. A. Membrane fluidity and temperature perception // *Plant Physiol.* 1997. Vol. 115. P. 875–879.

Murphy D. J. The molecular organisation of the photosynthetic membranes of higher plants // *Biochimica et Biophysica Acta.* 1986. Vol. 864. P. 33–94.

Pike C. S., Norman H. A., Kemmerer E. C. et al. Effects of acclimation to low temperature and to water stress on photosynthesis and physical and chemical properties of lipids from thylakoids of cucumber and cotton // *Plant Science.* 1990. Vol. 68. P. 189–196.

Raison J. K. Temperature-induced phase changes in membrane lipids and their influence on metabolic regulation // *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1973. Vol. 27. P. 485–512.

Routaboul J.-M., Fischer S. F., Browse J. Trienoic fatty acids are required to maintain chloroplast function at low temperatures // *Plant Physiology.* 2000. Vol. 124. P. 1697–1705.

St. John J. B., Christiansen M. N., Ashworth E. N., Genter W. A. Effect of BASF 13-388, a substituted

pyridazinone, on linolenic acid level and winterhardiness of cereals // *Crop Science.* 1979. Vol. 19. P. 65–69.

Suzuki I., Los D. A., Kanesaki Y. et al. The pathway for perception and transduction of low-temperature signals in *Synechocystis* // *EMBO J.* 2000. Vol. 19, N 6. P. 1327–1334.

Upchurch R. G. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress // *Biotechnology Letters.* 2008. Vol. 30, N 6. P. 967–977.

Usadel B., Bläsing O. E., Gibon Y. et al. Multilevel genomic analysis of the response of transcripts, enzyme activities and metabolites in *Arabidopsis* rosettes to a progressive decrease of temperature in the non-freezing range // *Plant, Cell and Environmen.* 2008. Vol. 31, N 4. P. 518–547.

Wada H., Gombos Z., Murata N. Contribution of membrane lipids to the ability of the photosynthetic machinery to tolerate temperature stress // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1994. Vol. 91. P. 4273–4277.

Wilson J. M., Crawford R. M. Leaf fatty-acid content in relation to hardening and chilling injury // *J. Exp. Bot.* 1974. Vol. 25, N 84. P. 121–131.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Марковская Евгения Федоровна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: evgenia@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Шеруди́ло Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sherudilo@krc.karelia.ru
тел. (8142) 762712

Рипатти Паули Оние́вич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
тел. (8142) 571879

Сысоева Марина Ивановна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sysoeva@krc.karelia.ru
тел. (8142) 762706

Markovskaya, Evguenia

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: evgenia@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sherudilo@krc.karelia.ru
tel. (8142) 762712

Ripatti, Pauli

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
tel. (8142) 571879

Sysoeva, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sysoeva@krc.karelia.ru
tel. (8142) 762706