

УДК 581.1

## ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ ЛИСТЬЕВ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ И ДЛИТЕЛЬНОЙ ГИПОТЕРМИИ

**В. В. Лаврова, М. И. Сысоева, Е. М. Матвеева**

*Институт биологии Карельского НЦ РАН*

Изучено влияние ежесуточных кратковременных и постоянных низкотемпературных воздействий на жирнокислотный состав общих липидов листьев растений картофеля (*Solanum tuberosum* L., с. Невский). Показано, что как длительные, так и кратковременные снижения температуры приводят к изменениям в жирнокислотном составе общих липидов листьев картофеля. Однако если условия длительной гипотермии вызывают увеличение ненасыщенности жирнокислотного состава липидов за счет диеновых и триеновых жирных кислот (ЖК), то при адаптации растений картофеля к кратковременным перепадам температур ключевая роль принадлежит триеновой кислоте и, соответственно,  $\omega 3$  десатуразе.

**Ключевые слова:** *Solanum tuberosum* L., низкая температура, устойчивость, жирные кислоты, ацил-липидные десатуразы.

### **V. V. Lavrova, M. I. Sysoeva, E. M. Matveeva. LIPID FATTY ACIDS IN POTATO LEAVES UNDER PERIODIC AND LONG-TERM HYPOTHERMIA**

We investigated the effect of daily short-term and continuous exposure to low temperatures on the fatty acid composition of total lipids in potato (*Solanum tuberosum* L., cv. Nevskiy) leaves. Both long- and short-term low temperature impacts induced changes in the fatty acid (FA) composition of total lipids in potato leaves. Where long-term hypothermia caused the unsaturatedness of the lipid FA composition to increase owing to diene and triene FA, the key part in the adaptation of potato plants to short-term temperature variations belonged to the triene acid and, hence, to  $\omega 3$  desaturase.

**Key words:** *Solanum tuberosum* L., low temperature, resistance, fatty acids, acyl-lipid desaturases.

---

### **Введение**

Липиды играют важную роль как в формировании устойчивости растений к низким температурам [Чиркова, 1997; Лось, 2005; Lyons, 1973], так и в ответных реакциях растений на биотический стресс [Shahetal, 2005; Wang et al., 2006]. Большинство исследований связано с изучением длительного действия низких закалывающих температур [Нюппиева, 1988; Новицкая и др., 1990; Upchurch, 2008; Zhang, Tian,

2009; Batista-Santos et al., 2011], в то время как данные об изменениях в содержании жирных кислот на широко распространенные в природе кратковременные падения температур в суточном цикле являются единичными [Марковская и др., 2009].

В связи с этим целью настоящей работы было провести сравнительный анализ изменений в содержании жирных кислот общих липидов листьев картофеля в условиях периодической и длительной гипотермии.

## Материал и методы

Мини-клубни картофеля (*Solanum tuberosum* L., с. Невский), полученные в ГНУ «Карельская ГСХОС Россельхозакадемии», проращивали стандартным способом на свету в течение 3 недель, высаживали в пластиковые сосуды с песком при поливе питательным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов (рН 5,5-5,6) и выставляли в камеру искусственного климата при температуре 23 °С, фотопериоде (день/ночь) 16/8 ч и освещенности 10 клк. По достижении фазы трех листьев часть растений оставляли при 23 °С (вариант контроль), а остальные – подвергали в течение 6 суток либо ежесуточным снижениям температуры (с 23 до 5 °С) на 2 ч в конце ночного периода (вариант ДРОП, от англ. drop – падение), либо действию постоянной низкой температуры 5 °С (ПНТ). На следующий день после завершения температурных обработок проводили анализ жирнокислотного состава общих липидов листьев растений всех вариантов.

Для анализа жирнокислотного состава общих липидов использовали 3-й полностью развернувшийся лист наиболее развитого побега. Фиксацию растительного материала (1,5 г) осуществляли путем кипячения в изопропанол в течение 5 мин с добавлением 0,001% антиоксиданта ионола [Fishwick, Wright, 1977]. После упаривания изопропанола липиды экстрагировали смесью хлороформа с метанолом (2 : 1 по объему) [Bligh, Dyer, 1959].

Определение содержания и состава жирных кислот (ЖК) осуществляли методом газожидкостной хроматографии [Цыдендамбаев, Верецагин, 1980; Пчелкин и др., 2001]. Для этого выделенные липиды подвергали прямому метанолизу в растворе метанола с хлористым ацетилом [Цыганов, 1971]. После охлаждения метиловые эфиры жирных кислот экстрагировали гексаном [Christie, 1993]. Полученные метиловые эфиры жирных кислот анализировали на хроматографе «Кристалл 5000» («Хроматек», Россия) с пламенно-ионизационным детектором в капиллярной колонке ZB-FFAP длиной 50 м, с внутренним диаметром 0,32 мм и толщиной слоя жидкой фазы 0,50 мкм при температуре 225 °С. Идентификацию ЖК осуществляли сравнением хроматографических подвижностей со стандартными ЖК [Jamieson, Reid, 1975]. Количественный анализ проводили при помощи компьютерной программы «Мульти-хром-Аналитик, v.1.5».

Относительное содержание ЖК определяли в процентах от общего их содержания в исследуемом образце. Для оценки ненасыщенности

ЖК в тканях листьев использовали индекс двойных связей (ИДС) [Lyons et al., 1964]:

$$\text{ИДС} = \sum P_j n_j / 100,$$

где  $P_j$  – содержание ЖК (%) и  $n_j$  – количество двойных связей в каждой кислоте. Также использовали коэффициент ненасыщенности (К) как отношение суммы ненасыщенных ЖК к сумме насыщенных.

Активность ацил-липидных  $\omega 9$ ,  $\omega 6$  и  $\omega 3$  десатураз, катализирующих введение двойных связей в углеродные цепи олеиновой ( $C_{18:1}$ ), линолевой ( $C_{18:2}$ ) и линоленовой ( $C_{18:3}$ ) кислот, определялась как стериол- (SDR), олеил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения, рассчитанные на основании содержания (% от суммы ЖК) компонентов  $C_{18}$ , как описано в работах [Jaworski, Stumpf, 1974; Cartea et al., 1998; Алаудинова, Миронов, 2009]:

$$\text{SDR} = (C_{18:1}) / (C_{18:0} + C_{18:1})$$

$$\text{ODR} = (C_{18:2} + C_{18:3}) / (C_{18:1} + C_{18:2} + C_{18:3})$$

$$\text{LDR} = (C_{18:3}) / (C_{18:3} + C_{18:2}),$$

где  $C_{18:0}$ ,  $C_{18:1}$ ,  $C_{18:2}$  и  $C_{18:3}$  – процентное от суммы кислот содержание стеариновой, олеиновой, линолевой и линоленовой кислот, соответственно.

## Результаты

Анализ жирнокислотного состава общих липидов показал отсутствие влияния как кратковременных, так и длительных низкотемпературных воздействий на суммарное содержание общих липидов, которое во всех исследованных вариантах составляло  $27 \pm 0,1$  мг/г сырой массы. Реакция жирнокислотного состава на низкотемпературные воздействия разной продолжительности проявилась в количественных изменениях отдельных групп жирных кислот. Так, ДРОП-обработка вызвала увеличение доли ненасыщенных ЖК (рис. 1), о чем свидетельствуют повышение в 1,4 раза коэффициента ненасыщенности и на 10 % величины индекса двойных связей (ИДС) (рис. 2). Сумма насыщенных ЖК снизилась с 25 до 19 % (рис. 1) за счет миристиновой (14:0), пальмитиновой (16:0) и стеариновой (18:0) ЖК, причем пальмитиновая осталась преобладающей кислотой (15,2 % от суммы ЖК) (табл. 1). Одновременно с этим сумма ненасыщенных ЖК повысилась с 75 до 81 % (рис. 1). При этом в ненасыщенной фракции ЖК содержание моноеновых кислот снизилось практически в 3 раза, преимущественно за счет олеиновой кислоты (18:1(n-9)), свидетельствуя, тем самым, об активном их превращении в полиеновые, содержание которых возросло с 67,9 до 78,4 % (табл. 1). Следует отметить, что повышение содержания в листьях ЖК с высокой степенью ненасыщенности

у растений при действии кратковременных снижений температуры обусловлено как ЖК типа  $C_{18}$  (18:2(n-6) и 18:3(n-3)), так и  $C_{16}$  (16:2(n-6) и 16:3(n-3)). Особый интерес представляют данные, свидетельствующие о повышении гексадекатриеновой кислоты (16:3(n-3)). Известно, что эта кислота играет большую роль в холодоустойчивости 16:3-растений, к которым относится картофель [Нюппиева, 1988; Heinz, Roughanetal, 1983], способствуя процессам фотосинтеза при пониженных температурах [Демин, 2010]. При биосинтезе 16:3 ЖК субстратом служат липиды, содержащие 16:2 кислоту. Как следует из полученных результатов, ДРОП-обработка повысила содержание 16:1(n-9) и 16:2(n-6) кислот (табл. 1).

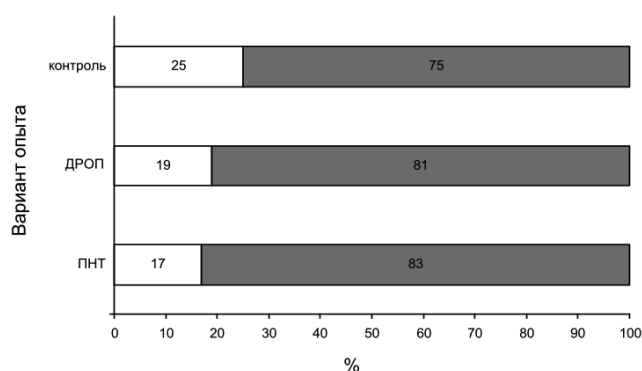


Рис. 1. Содержание (%) насыщенных (□) и ненасыщенных (■) ЖК липидов в листьях растений картофеля при кратковременном (ДРОП) и постоянном (ПНТ) действии низкой закалывающей температуры (5 °C)

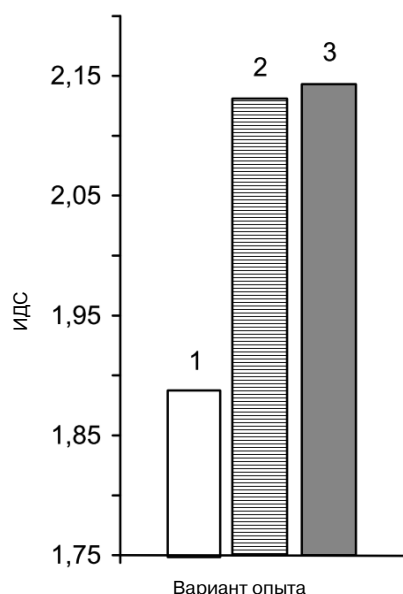


Рис. 2. Изменение показателя индекса двойных связей (ИДС) в листьях растений картофеля при кратковременном (ДРОП) и постоянном (ПНТ) действии низкой закалывающей температуры (5 °C): 1 – контроль, 2 – ДРОП, 3 – ПНТ

Таблица 1. Содержание некоторых жирных кислот (% от суммы ЖК) при кратковременном (ДРОП) и постоянном (ПНТ) действии низкой закалывающей температуры (5 °C)

Жирные кислоты	Вариант опыта		
	Контроль	ДРОП	ПНТ
14:00	1,7	1,1*	0,8*
16:00	19,7	15,2*	14,7*
18:00	3,5	1,6*	1,5*
20:00	0,4	0,3	0,4
Сумма насыщенных ЖК	25,2	19,1*	17,3*
16:1(n-9)	0,4	0,6*	0,3
16:1(n-7)	1,1	0,3*	0,1*
18:1(n-9)	4,5	2,2*	2,8*
18:1(n-7)	0,8	0,4*	0,3*
Сумма моноеновых ЖК	6,9	2,6*	3,5*
16:2(n-9)	1,6	1,6	1,6
16:2(n-6)	1,4	1,7*	0,7*
18:2(n-6)	18,7	21,3	24,5
Сумма диеновых ЖК	21,7	24,7*	26,8*
16:3(n-3)	7,6	9,4*	9,0*
18:3(n-3)	38,6	44,3*	43,4*
Сумма триеновых ЖК	46,2	53,7*	52,4*
Сумма ПНЖК	74,8	80,9*	82,7*

Примечание. Здесь и в табл. 2: \* – различия достоверны ( $p \leq 0,05$ ) при сравнении с контролем.

Действие постоянной низкой температуры (ПНТ) на соотношение ПНЖК/НЖК (рис. 1) и степень ненасыщенности ЖК (рис. 2) было аналогичным действию ДРОП. Однако ненасыщенность липидов возрастала в основном за счет ЖК типа  $C_{18}$  – 18:2(n-6), 18:3(n-3) и при участии 16:3(n-3) (табл. 1). Следует отметить, что содержание диеновых кислот, а именно линолевой (18:2(n-6)), было выше в данном варианте, чем при действии ДРОП, тогда как уровень триеновых кислот сопоставим для вариантов ПНТ и ДРОП (табл. 1). В отношении кислоты 16:2(n-6) для разных типов низкотемпературной обработки отмечено разнонаправленное изменение: ПНТ в отличие от ДРОП-обработки снижало долю данной ЖК (табл. 1).

Биосинтез кислот типа  $C_{18}$  осуществляется с участием ацил-липидных десатураз, а оценка их активности позволяет в определенной мере судить о механизмах синтеза и роли ненасыщенных ЖК в низкотемпературной устойчивости. Оба типа низкотемпературного воздействия повысили активность  $\omega 9$  (индекс SDR) и  $\omega 6$  (индекс ODR) десатураз, ответственных за введение в углеводородную цепь первой и второй двойной связи, соответственно (табл. 2). В то же время реакция  $\omega 3$  десатуразы (индекс LDR), которая обуславливает введение третьей двойной связи, в ответ на действие ДРОП и ПНТ была разнонаправленной. Кратковременная низкотемпературная обработка вызвала небольшое, но достоверное повышение активности, тогда как постоянное воздействие низкой температуры, наоборот, способствовало ее снижению (табл. 2).

Таблица 2. Показатели индексов, отражающих активность  $\omega 9$  (SDR),  $\omega 6$  (ODR) и  $\omega 3$  (LDR) десатураз, при кратковременном (ДРОП) и постоянном (ПНТ) действии низкой закаливающей температуры (5 °С)

Индексы	Вариант опыта		
	Контроль	ДРОП	ПНТ
SDR	0,56	0,58*	0,65*
ODR	0,93	0,97*	0,96*
LDR	0,67	0,68*	0,64*

## Обсуждение

Результаты нашего исследования показали, что не только длительные, но и кратковременные периодические колебания температуры вызывают увеличение доли ненасыщенных ЖК, преимущественно за счет полиеновых. Однако при ДРОП-обработке, по сравнению с действием ПНТ, больший вклад в ненасыщенность липидов вносят триеновые кислоты – гексадекатриеновая и линоленовая, причем субстратом для ацил-липидных десатураз при их биосинтезе могут являться не только ЖК типа  $C_{18}$  (как в случае ПНТ), но и ЖК типа  $C_{16}$ . Установленные различия жирнокислотного состава при ДРОП и ПНТ, по-видимому, отражают существование в растениях картофеля разных регуляторных механизмов в ответ на часто встречающиеся в природе кратковременные перепады температур в суточном цикле и постоянное действие низкой температуры в течение длительного времени, что согласуется с недавно высказанным предположением о различном отклике растений на биохимическом уровне на эти два типа температурного воздействия [Zheng et al., 2011].

Ключевая роль в адаптации растений картофеля к кратковременным перепадам температур принадлежит линоленовой кислоте и, соответственно,  $\omega 3$  десатуразе, поскольку повышение ее активности приводит к превращению линолевой кислоты в линоленовую. Это находит подтверждение в работе [Марковская и др., 2009], свидетельствующей о важной роли линоленовой кислоты в повышении уровня ненасыщенности липидов семядольных листьев растений огурца при ДРОП-обработке. Исходя из полученных результатов, адаптация к постоянной низкой закаливающей температуре достигается в основном за счет увеличения активности  $\omega 6$  десатуразы, ответственной за биосинтез линолевой кислоты, и в меньшей степени –  $\omega 3$  десатуразы.

Известно, что уровень диеновых и триеновых кислот во многом определяет устойчивость растений к длительному действию пониженных температур [Hugly, Somerville, 1992; Nishida, Murata, 1996; Liu et al., 2008]. Ранее на-

ми было показано, что низкотемпературные обработки повышают холодоустойчивость растений, причем уровень устойчивости после кратковременных низкотемпературных воздействий в 5–6 раз выше, чем после постоянного действия низкой температуры [Сысоева и др., 2011], и более длительное время сохраняется на высоком уровне в последствии [Sysoeva et al., 2005]. Одной из причин такого высокого уровня холодоустойчивости является активация *COR* гена *ci7* в сочетании с повышенным функционально активным состоянием, характеризующимся стимуляцией метаболических процессов, увеличением продуктивности и ускорением развития [Лаврова и др., 2011]. Наряду с этим в повышение холодоустойчивости, по всей видимости, вносит вклад и обогащение ненасыщенными триеновыми кислотами липидного состава, поскольку данные кислоты обеспечивают поддержание процесса фотосинтеза за счет сохранения структурно-функциональной стабильности мембран хлоропластов и прохождения их нормального биогенеза [Hugly, Somerville, 1992; Kodama et al., 1994]. Кроме того, ненасыщенность ЖК защищает ФСII от низкотемпературного фотоингибирования [Nishida, Murata, 1996; Liu et al., 2008]. ДРОП-обработка не оказывает влияния на функциональное состояние ФСII, в том числе и электронный транспорт, сохраняя значения основных параметров флуоресценции на уровне контроля [Сысоева и др., 2010]. Вероятно, это может быть связано с повышением уровня триеновых кислот, поскольку известно, что они участвуют в поддержании электронного транспорта [Hugly, Somerville, 1992]. Сохранение высокого уровня ЖК также способствует поддержанию функциональной активности хлоропластов. Кроме того, наблюдаемые нами изменения в жирнокислотном составе общих липидов, вызванные низкотемпературными обработками, в частности низкое содержание 18:1(n-9) кислоты при высоком уровне 18:2(n-6) и 18:3(n-3) кислот, могут способствовать активации *R* генов (генов устойчивости) и развитию реакции сверхчувствительности [Chandra-Shekara et al., 2007; Upchurch, 2008], а также принимать участие в формировании системной приобретенной устойчивости за счет активации салицил-зависимых защитных *PR* генов [Upchurch, 2008]. Нами, действительно, было показано ранее [Сысоева и др., 2011], что кратковременные и длительные низкотемпературные воздействия вызывают экспрессию *R* гена в листьях растений картофеля, способствуя повышению устойчивости к заражению фитопаразитом.

Таким образом, как длительные, так и кратковременные снижения температуры приводят к изменениям в жирнокислотном составе общих липидов листьев картофеля. Однако если условия длительной гипотермии вызывают увеличение ненасыщенности жирнокислотного состава липидов за счет диеновых и триеновых ЖК, то при адаптации растений картофеля к кратковременным перепадам температур ключевая роль принадлежит триеновым кислотам и, соответственно,  $\omega 3$  десатуразе.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00097\_а).

## Литература

- Алаудинова Е. В., Миронов П. В. Липиды меристем лесообразующих 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. № 2. С. 71–76.
- Демин И. Н. Участие 12-ацил-липидной десатуразы в формировании устойчивости растений картофеля к гипотермии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 25 с.
- Лаврова В. В., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. и др. Экспрессия гена *ci7* в листьях картофеля при действии кратковременных ежесуточных снижений температуры // Труды Карельского НЦ РАН. 2011. № 3. С. 73–77.
- Лось Д. А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений // Вестник РАН. 2005. Т. 75. С. 338–345.
- Марковская Е. Ф., Шерудило Е. Г., Рипатти П. О., Сысоева М. И. Роль липидов в устойчивости семядольных листьев огурца к постоянному и кратковременному периодическому действию низкой закалывающей температуры // Труды Карельского НЦ РАН. 2009. № 3. С. 67–74.
- Новицкая Г. В., Сальникова Е. Б., Суворова Т. А. Изменение ненасыщенности жирных кислот липидов растений озимой и яровой пшеницы в процессе закалывания // Физиология и биохимия культ. растений. 1990. Т. 22. С. 257–264.
- Нюппиева К. А. Состав и содержание липидов в различных органах картофеля при действии закалывающей и повреждающей температуры // Влияние факторов среды и физиологически активных веществ на продуктивность и устойчивость растений / Под ред. С. Н. Дроздова, А. Ф. Титова. Петрозаводск, 1988. С. 98–113.
- Пчелкин В. П., Кузнецова Э. И., Цыдендамбаев В. Д., Верещагин А. Г. Определение позиционно-видового состава запасных триацилглицеринов растений медом неполного химического деацилирования // Физиология растений. 2001. № 48. С. 809–816.
- Сысоева М. И., Лаврова В. В., Марковская Е. Ф. и др. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на состояние фотосинтетического аппарата растений картофеля в условиях заражения фитопаразитической нематодой // Труды Карельского НЦ РАН. 2010. № 2. С. 41–46.
- Сысоева М. И., Лаврова В. В., Матвеева Е. М. и др. Кросс-адаптация растений картофеля к действию низких температур и заражению картофельной цистообразующей нематодой // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 1–6.
- Чиркова Т. В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям // Соросовский образовательный журнал. 1997. № 9. С. 12–17.
- Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
- Цыдендамбаев В. Д., Верещагин А. Г. Исследование липидов корня сахарной свеклы в связи с функцией сахаронакопления. 2. Экстрагируемое ацилсодержащих липидов паренхимы покоящегося корня // Физиология растений. 1980. № 27. С. 778–784.
- Batista-Santos P., Lidon F. C., Fortunato A. et al. Cold impact on photosynthesis in genotypes of *Coffea* spp. – photosystems sensitivity, photoprotective mechanisms and gene protection // J. Plant Physiol. 2011. Vol. 168. P. 792–806.
- Bligh E. G., Dyer W. J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Canad. J. Biochem. Physiol. 1959. Vol. 37. P. 911–919.
- Cartea M. E., Migdal M., Galle A. M. et al. Comparison of sense and antisense methodologies for modifying the fatty acid composition of *Arabidopsis thaliana* oilseed // Plant Science. 1998. Vol. 136. P. 181–194.
- Chandra-Shekara A. C., Venugopal S. C., Barman S. R. et al. Plastidial fatty acid levels regulate resistance gene-dependent defense signaling in *Arabidopsis* // PNAS. 2007. Vol. 104, N 17. P. 7277–7282.
- Christie W. W. Preparation of ester derivatives of fatty acids for chromatographic analysis // Advances in lipid methodology – Two / Ed. Christie W. W. Dundee, 1993. P. 69–111.
- Fishwick M. J., Wright A. J. Comparison of methods for the extraction of plant lipids // Phytochemistry. 1977. Vol. 16. P. 1507–1510.
- Heinz E., Roughan P. G. Similarities and differences in lipid Metabolism of chloroplasts isolated from 18:3 and 16:3 plants // Plant Physiol. 1983. Vol. 72. P. 273–279.
- 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.
- Jamieson G. R., Reid E. H. The fatty acid composition of fern lipids // Phytochemistry. 1975. Vol. 14. P. 2229–2232.
- Jaworski J. G., Stumpf P. K. Fat metabolism in higher plants. Properties of a soluble stearyl-acyl carrier protein desaturase from maturing *Carthamus tinctorius* // Arch. Biochem. Biophys. 1974. Vol. 162. P. 158–165.
- Kodama H., Hamada T., Horiguchi G. et al. Genetic enhancement of cold tolerance by expression of a gene for chloroplast  $\omega$ -3 fatty acid desaturase in transgenic tobacco // Plant Physiol. 1994. Vol. 105. P. 601–605.

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.

Lyons J. M. Chilling injury in plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1973. Vol. 24. P. 445–466.

Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plant // *Plant Physiology*. 1964. Vol. 39. P. 262–268.

Nishida I., Murata N. Chilling sensitivity in plants and cyanobacteria: The Crucial Contribution of Membrane Lipids // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1996. Vol. 47. P. 541–568.

Shah J. Lipids, Lipases, and Lipid-Modifying Enzymes in Plant Disease Resistance // *Annual Review of Phytopathology*. 2005. Vol. 43. P. 229–260.

Sysoeva M. I., Sherudilo E. G., Markovskaya E. F. et al. Temperature drop as a tool for cold tolerance increment in plants // *Plant Growth Regul.* 2005. Vol. 46. P. 189–191.

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

Wang X., Li W., Li M., Welti R. Profiling lipid changes in plant response to low temperatures // *Physiologia Plantarum*. 2006. Vol. 126. P. 90–96.

Zhang C., Tian S. Crucial contribution of membrane lipids unsaturation to acquisition of chilling-tolerance in peach fruit stored at 0 °C // *Food Chemistry*. 2009. Vol. 115. P. 405–411.

Zheng G., Tian B., Zhang F. et al. Plant adaptation to frequent alternations between high and low temperatures remodeling of membrane lipids and maintenance of unsaturation levels // *Plant, Cell Env.* 2011. Vol. 34. P. 1431–1442.

#### СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

##### **Лаврова Виктория Витальевна**

аспирант  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: vicandra@mail.ru  
тел.: (8142) 762706

##### **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

##### **Матвеева Елизавета Михайловна**

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

##### **Lavrova, Victoria**

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

##### **Sysoeva, Marina**

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

##### **Matveeva, Elizaveta**

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