

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологических проблем криолитозоны
Сибирского отделения Российской академии наук
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Сибирский институт физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения Российской академии наук

На правах рукописи



Нохсоров Василий Васильевич

**АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА И СОДЕРЖАНИЯ
ЛИПИДОВ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ ЯКУТИИ
ПРИ ГИПОТЕРМИИ**

03.01.05 – физиология и биохимия растений

**диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Научные руководители:

Петров Клим Алексеевич,

доктор биологических наук

Дударева Любовь Виссарионовна,

кандидат биологических наук

Иркутск – 2017

Оглавление

Список сокращений	4
Введение	5
Глава I. Обзор литературы	11
1.1. Рост, развитие и устойчивость растений	11
1.1.1. Онтогенез: рост и развитие	11
1.1.2. Устойчивость растений к холоду	14
1.2. Клеточные мембраны и температура	19
1.2.1. Общая организация клеточных мембран	19
1.2.2. Состав мембранных липидов.....	20
1.2.3. Липиды мембран и низкая температура.....	22
1.2.4. Жирные кислоты мембранных липидов и низкая температура.....	24
1.2.5. Роль десатураз жирных кислот в регуляции текучести мембран	27
1.3. Роль липидов в адаптации растений к холоду	28
1.3.1. Роль липидов и фосфолипидов в адаптации растений к холоду	30
1.3.2. Роль жирных кислот в регуляции адаптации растений к холоду	32
1.4. Рост и развитие растений в условиях криолитозоны	34
1.4.1. Многолетняя мерзлота	34
1.4.2. Мерзлота: рост и развитие растений.....	35
1.5. Выводы из обзора литературы	39
Глава II. Природные условия Центральной и Северо-Восточной Якутии, объекты и методы исследования	41
2.1. Природные условия Центральной Якутии	41
2.1.1. Климат и многолетняя мерзлота	41
2.1.2. Почвы и растительность.....	42
2.2. Природные условия Северо-Восточной Якутии	47
2.2.1. Климат и многолетняя мерзлота	47
2.2.2. Почвы и растительность.....	48
2.3. Объекты и методы исследования	52
2.3.1. Объекты и условия проведения полевых опытов.....	52
2.3.2. Методы количественного анализа	57

Глава III. Результаты и обсуждение	61
3.1. Результаты.....	61
3.1.1. Содержание суммарных липидов и фосфолипидов в листьях <i>Avena sativa</i> L. и <i>Bromopsis inermis</i> Leys Центральной Якутии.....	61
3.1.2. Состав и содержание ЖК в листьях <i>Avena sativa</i> L. и <i>Bromopsis inermis</i> Leys Центральной Якутии.....	67
3.1.3. Содержание суммарных липидов и фосфолипидов в хвое <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Picea obovata</i> Ledeb. и в почках <i>Betula platyphylla</i> Sukacz., <i>Alnus fruticose</i> Rupr. Центральной Якутии	75
3.1.4. Состав и содержание ЖК в хвое <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Picea obovata</i> Ledeb. и в почках <i>Betula platyphylla</i> Sukacz., <i>Alnus fruticose</i> Rupr. Центральной Якутии	86
3.1.5. Состав и содержание фосфолипидов и ЖК в побегах <i>Equisetum variegatum</i> Schleich. ex Web. и <i>Equisetum scirpoides</i> Michx. Северо-Восточной Якутии.....	101
3.2. Обсуждение	113
Заключение	121
Выводы	123
Список литературы	125

Список сокращений

- АПБ – ацил-переносящий белок
- БЛ – бетаиновые липиды
- ГЛ – гликолипиды
- ГХ-МС – газовая хроматография с масс-спектрометрией
- ДФГ – дифосфатидилглицерин
- ЖК – жирные кислоты
- ИДС – индекс двойных связей жирных кислот
- МГДГ – моногалактозилдиацилглицерин
- МЭЖК – метиловые эфиры жирных кислот
- НЛ – нейтральные липиды
- ПНЖК – полиненасыщенные ЖК
- СЛ – суммарные липиды
- ТСХ – тонкослойная хроматография
- ФГ – фосфатидилглицерин
- ФИ – фосфатидилинозит
- ФК – фосфатидная кислота
- ФЛ – фосфолипиды
- ФС – фосфатидилсерин
- ФХ – фосфатидилхолин
- ФЭ – фосфатидилэтанолламин
- LDR – линолеил-десатуразные отношения
- ODR – олеил-десатуразные отношения
- SDR – стероил-десатуразные отношения
- k – коэффициент ненасыщенности жирных кислот
- $\Sigma_{\text{насыщенных}}$ – сумма насыщенных ЖК
- $\Sigma_{\text{ненасыщенных}}$ – сумма ненасыщенных ЖК

Введение

Актуальность проблемы. Проблема изучения холодо- и морозоустойчивости растений привлекала к себе внимание на протяжении нескольких столетий. В нашей стране поиски решения этой проблемы связаны с именами Н.А. Максимова [1952], И.И. Туманова [1940, 1979] и Т.И. Труновой [2007]. Одним из информативных параметров, характеризующих специфический ответ растительного организма на понижение температуры, являются адаптивные изменения состава и содержания липидных соединений. Начиная с 70-х годов прошлого века накоплен большой экспериментальный материал по изучению роли липидов в адаптации как травянистых [De la Roch et al., 1972; Lyons, 1973; Uoshida, Sakai, 1973; Smolenska, Kuiper, 1977; Нюппиева и др., 1980; Нюппиева, Маркова, 1988; Новицкая и др., 1994, 2000; Чиркова, 1997, 2002; Трунова, 2007; Попов и др., 2012; Макаренко и др., 2003, 2005; Войников, 2013], так и древесных [Новицкая, 1971; Судачкова и др., 1997; Ветчинникова, 2004; Алаудинова, Миронов, 2000; 2009; 2011] растений. Последние три десятилетия большое внимание уделяется молекулярным механизмам холодоустойчивости растений. Использование методов молекулярной биологии и генной технологии позволило установить характеристики десатураз цианобактерий и построить модель регуляции их активности при низкотемпературном стрессе [Лось, 2005, 2015].

Особенности роста, развития, изменение химического состава и эколого-биохимической адаптации летневегетирующих растений, а также их устойчивости к длительному низкотемпературному стрессу осенне-зимнего периода в зоне мерзлотных почв Якутии рассмотрены в работах В.П. Дадыкина, А.Д. Егорова, В.Г. Алексеева и К.А. Петрова и др. Однако адаптивные изменения липидных соединений у травянистых и древесных растений и их роль в регуляции функциональной активности мембран клеток в период осеннего холодого закаливания низкими положительными и первыми отрицательными температурами внешней среды в условиях криолитозоны остаются не изученными.

Спецификой сезонного роста основной массы травянистой растительности Центральной и Северо-Восточной Якутии является то, что она интенсивно развивается в первой половине лета, чтобы успеть пройти полный цикл вегетации, дать полноценные семена. Однако нередко северные луговые фитоценозы подвергаются неоднократному заливанию паводковыми водами. В этих условиях многие виды травянистых растений не успевают пройти все этапы развития и их побеги уходят под снег в зеленом состоянии [Александрова и др., 1964]. Другая часть осенневегетирующей травянистой растительности появляется в результате травматической регенерации растений, после хозяйственного скашивания, объедания их травоядными животными, насекомыми или повреждающего действия других факторов [Петров, 2016].

В настоящей работе впервые проведен анализ содержания липидных соединений: суммарных липидов (СЛ), фосфолипидов (ФЛ) и жирных кислот (ЖК) у летне- и осенневегетирующих одно-, многолетних травянистых, а также древесных и кустарниковых видов растений в условиях Центральной и Северо-Восточной Якутии (Полюс холода).

Цель исследования. Изучение липидного и жирнокислотного состава тканей летне- и осенневегетирующих травянистых, древесных и кустарниковых растений криолитозоны Якутии в связи с их адаптацией к низким температурам и повреждающим факторам.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Исследовать качественный состав и количественное содержание суммарных липидов, отдельных липидных классов и жирных кислот листьев летне- и осенневегетирующих травянистых растений *Avena sativa* L. и *Bromopsis inermis* Leys., в процессе холодового закаливания как в условиях полевого опыта при осенних низких положительных температурах Центральной Якутии, так и в модельных опытах, направленных на выявление влияния на липидный состав позднего посева (овес посевной) и травматического повреждения (скашивания) костреца безостого.

2. Провести сравнительный анализ динамики изменения содержания суммарных липидов, фосфолипидов и жирных кислот тканей древесных и кустарниковых растений: хвои *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb., почек *Betula platyphylla* Sukacz. и *Alnus fruticosa* Rupr. в летне-осенний период в условиях Центральной Якутии.

3. Изучить состав и содержание фосфолипидов и жирных кислот суммарных липидов и охарактеризовать летне-осеннюю динамику изменений этого содержания в побегах хвощей пестрого (*Equisetum variegatum* Schleich. ex Web.) и камышкового (*Equisetum scirpoides* Michx.), произрастающих в экстремальных условиях Яно-Индибирского флористического района Якутии.

Положения, выносимые на защиту

1. Специфику сезонного роста и развития травянистой, древесной и кустарниковой растительности Центральной и Северо-Восточной Якутии, из-за которой многие виды не успевают пройти все этапы онтогенеза на фоне неблагоприятных абиотических и биотических факторов, характеризует наличие двух фаз закаливания, сопровождаемых значительным увеличением содержания суммарных липидов, фосфолипидов и степени ненасыщенности жирных кислот в фотосинтезирующих тканях.

2. Поздний посев и травматическое повреждение (скашивание, поедание травоядными животными) изученных травянистых одно- и двулетних растений активизирует в их тканях синтез ненасыщенных жирных кислот и липидов, в том числе полярных, регулирующих функциональную активность мембран клеток и клеточных органелл. Высокое содержание липидных компонентов способствует криоконсервации высокопитательного зеленого корма.

Научная новизна. Впервые комплексно изучены состав и особенности изменения содержания липидов в листьях и хвое активно растущих и осенневегетирующих травянистых и покоящихся древесных растений в условиях криолитозоны Центральной и Северо-Восточной Якутии. Установлено, что при прохождении двух фаз закаливания в тканях, изученных одно- и двулетних травянистых (*Avena sativa* L., *Bromopsis inermis* Leys.) и хвойных (*Pinus sylvestris*

L. и *Picea obovata* Ledeb.) растений происходит накопление не только суммарных липидов, но и значительного количества мембранных фосфолипидов: фосфатидилхолина и фосфатидилинозита, а также жирных кислот, в первую очередь ненасыщенных. Такая же закономерность изменений липидного состава обнаружена у хвощей, произрастающих в регионе Полюса холода, в составе жирных кислот которых впервые идентифицирована тетраеновая кислота Δ -5 ряда (юнипероновая), характерная для эволюционно древних таксонов. На основании полученных данных предложен возможный путь биосинтеза этой кислоты в тканях исследованных видов хвощей. Впервые обнаружено, что сдвиг времени вегетации (*Avena sativa* L.) и скашивание (*Bromopsis inermis* Leys.) стимулируют в листьях этих растений активное накопление суммарных липидов, повышение степени ненасыщенности жирных кислот. При этом посттравматическое повышение содержания липидных компонентов значительно выше такового, обусловленного сдвигом времени вегетации.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные расширяют современные представления об участии липидов в формировании холодо- и морозоустойчивости растений при действии биотических и абиотических факторов в экстремальных климатических условиях криолитозоны. Результаты анализа липидного и жирнокислотного состава липидов фотосинтезирующих тканей растений Центральной Якутии дают важную информацию для понимания биохимических путей восстановления этих тканей после повреждения (скашивания, поедания травоядными животными).

Полученные данные о накоплении липидных компонентов в листьях травянистых растений Центральной Якутии при холодовом закаливании, а также посттравматическое накопление липидов и накопление, связанное со сдвигом времени вегетации, имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение, поскольку свидетельствует о возможности формирования высокой питательной ценности осенневегетирующей и замороженной естественным холодом зимнезеленой травянистой растительности. Такой криокорм обеспечивает энергией жизнедеятельность питающихся им домашних и диких

животных Севера. Экспериментальные данные, полученные в настоящей работе, могут быть использованы при написании учебных пособий для лекционных курсов по экологической физиологии растений, читаемых студентам биологических факультетов, университетов и сельскохозяйственных вузов.

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликовано 17 научных работ, в том числе три статьи в рецензируемых научных изданиях Перечня ВАК РФ. Результаты исследований были представлены и обсуждались на российских и международных съездах и конференциях, в том числе: XX Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых секция «Биология», Всероссийской научной конференции с международным участием «Инновационные направления современной физиологии растений» в рамках Годичного собрания Общества физиологов растений России (Москва, 2 - 6 июня 2013 г.), Всероссийской научной конференции «Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде» (Иркутск, 10-13 июня 2013 г. и 12 - 15 сентября 2016 г.), Всероссийской научно-практической конференции с элементами научной школы (Якутск, 25 - 27 ноября 2013 г.), Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий». (Петрозаводск, 21 - 26 сентября 2015 г.), 4-ом международном совещании по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири, (Барнаул 24 - 29 августа 2015 г.).

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из списка сокращения, введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, результатов исследования, их обсуждения, выводов и списка литературы, включающего 178 наименования, в том числе 50 на иностранном языке. Работа изложена на 141 страницах машинописного текста, содержит 33 рисунка и 21 таблицу.

Работа выполнена в лаборатории биогеохимических циклов мерзлотных экосистем Института биологических проблем криолитозоны и лаборатории физико-химических методов исследования Сибирского института физиологии и

биохимии растений Сибирского отделения РАН (ИБПК СО РАН, СИФИБР СО РАН, г. Якутск, г. Иркутск)

Автор выражает благодарность научным руководителям работы доктору биологических наук Петрову Климу Алексеевичу и кандидату биологических наук Дударевой Любовью Виссарионовне за поддержку, всестороннюю помощь при планировании лабораторно-полевых опытов, обработке и анализе первичных экспериментальных результатов и ценные замечания при написании рукописи. Сердечная благодарность всем сотрудникам обеих лабораторий за помощь в работе, обсуждение результатов и доброжелательное отношение.

Глава I. Обзор литературы

1.1. Рост, развитие и устойчивость растений

1.1.1. Онтогенез: рост и развитие

Онтогенез (жизненный цикл) – индивидуальное развитие организма от зиготы (или вегетативного зачатка) до естественной смерти [Чайлахян и др., 1982]. В ходе онтогенеза последовательно реализуется наследственная генетическая программа развития организма (генотип) в конкретных условиях внешней среды, в результате которого формируется фенотип, т.е. совокупность всех признаков и свойств данного индивидуального организма.

Этапы онтогенеза. Развитие высших растений подразделяют на четыре возрастных этапа: 1) эмбриональный, 2) ювенильный; 3) репродуктивный (зрелость), 4) старость [Леопольд, 1968; Чайлахян и др., 1982; Кефели, 1988; Полевой, 1989; Полевой, Саламатова, 1991; Третьяков и др., 2005].

Эмбриональный этап онтогенеза семенных растений – развитие зародыша от зиготы до созревания семени включительно. У вегетативно размножающихся растений – период формирования почек в органах вегетативного размножения, от возникновения почки до начала ее прорастания.

Ювенильный этап (этап молодости) включает в себя прорастание семян или органов вегетативного размножения (клубни и др.) и характеризуется накоплением вегетативной массы. В это время растение и его органы активно увеличиваются в размерах, происходит новообразование отдельных элементов растения (клеток, тканей, органов).

Этап зрелости и размножения характеризуется готовностью к зацветанию, заложением репродуктивных органов (цветков, органов вегетативного размножения), их ростом и развитием, формированием семян и плодов.

Этап старения и отмирания. Для растений характерны несколько типов старения. В конце вегетационного периода однолетние растения погибают целиком. У многолетних растений наблюдаются три типа старения наземных органов, тогда как подземные образования сохраняют жизнеспособность: отмирают ежегодно все надземные органы у многолетних трав; осенью теряются

все листья у листопадных многолетников; последовательно стареют и опадают листья снизу вверх по стеблю.

Рост растений в системе онтогенеза – один из наиболее легко обнаруживаемых проявлений жизнедеятельности растений, поскольку при этом увеличиваются размеры растительных органов и тканей. Сам процесс увеличения размеров растения происходит в результате новообразования элементов структуры клеток, тканей и органов [Сабинин, 1949].

По Д.А. Сабинину, развитие – качественное изменение живых структур, обусловленное прохождением организмом жизненного цикла. Процессы роста и развития тесно взаимосвязаны. Показателем темпов развития служит переход растений к репродукции. Показатели темпов роста – скорость нарастания массы, объема, размеров растения.

При изучении роста любого организма или популяции клеток исследователь сталкивается с S-образным характером кривой, описывающей протекание этого физиологического процесса. Элементы S-образной или большой кривой роста были описаны еще в XIX в. Ю. Саксом и состоят из лаг-фазы (начальная фаза скрытого роста), лог-фазы (фаза интенсивного роста), фаза замедления роста и стационарной фазы. В период лаг-фазы функционируют первичные механизмы, связанные с образованием ДНК и РНК, синтезом новых ферментов – белков, а также биосинтезом фитогормонов. В период лог-фазы наблюдаются активное растяжение клеток, появление новых тканей и органов, увеличение их размеров, то есть протекают этапы видимого роста. Во время завершения роста (третья фаза) происходит процесс накопления ростиингибирующих веществ, растительные органы начинают активно стареть. На последней фазе все растение или отдельные его части прекращают рост и могут впасть в состояние покоя.

Тропизмы. Высшее растение весь свой жизненный цикл проводит на одном месте, прикрепляясь корнями к почве («неподвижный» организм). Поэтому, во-первых, его форма максимально приспособлена для фототрофного питания, характерного для растений. Это привело к формированию у растения системы тропических изгибов, которые осуществляются не во временном, а в

пространственном отношении (сила земного тяготения, одностороннее освещение). Тропизмы являются результатом более быстрого роста клеток на одной стороне побега, корня или листа. Наиболее изученными формами тропизма являются фототропизмы и геотропизм.

Регенерация. Растениям в отличие от подвижных животных присуще свойство более активной регенерации (лат. *regeneratio* – восстановление, возрождение), благодаря которой из отдельной части может сформироваться целое растение. Восстанавливать свою структуру растение может не только из части органа или ткани, но даже из части клетки. Однако растение редко восстанавливает утраченный орган – оно воссоздает новый орган на новом месте. Восстановление поврежденных или утраченных частей – это защитная реакция растения на повреждения.

У многих травянистых или древесных и кустарниковых растений даже часть листа, стебля или корня в природных условиях может дать начало новому организму. В ходе эволюции это свойство растений не только не утрачивается, как в животном мире, а, наоборот, совершенствуется и становится разнообразнее. Появляются покоящиеся зачатки в виде пазушных почек, зачатков корней, которые начинают расти при повреждении материнских органов. В то же время не теряется способность к регенерации недостающих тканей и органов за счет практически любого участка растительного организма. Даже из одной вегетативной клетки любого органа в экспериментальных условиях восстанавливают целый организм. В этом проявляется свойство тотипотентности растительных клеток (лат. *totus* – весь, целый и *potentia* – сила) [Полевой, 1989].

Выделяют два типа регенерации у растений [Полевой, 1989]: физиологическую и травматическую. К физиологической регенерации относятся постоянное восполнение слущивающихся клеток корневого чехлика, ежегодная замена старых элементов ксилемы новыми и замена корки у стволов деревьев.

Примерами травматической регенерации являются заживление ран стволов плодовых деревьев; органогенез, связанный с образованием каллуса; восстановление апикальных меристем и др. Восстановление утраченных

надземных органов растений происходит за счет отрастания покоящихся (пазушных) почек многолетних травянистых растений в результате объедания их насекомыми, травоядными животными, при хозяйственном скашивании, действии града, ветра и т.д.

1.1.2. Устойчивость растений к холоду

Холодо- и морозоустойчивость. В зависимости от значений повреждающих низких температур (положительных или отрицательных) растения делятся на холодостойкие и морозостойкие. Под холодоустойчивостью понимается способность растений переносить низкие положительные температуры, а под морозостойкостью (морозоустойчивостью) – устойчивость к действию температур ниже нуля в зимний период. Морозоустойчивость является одним из показателей зимостойкости растений, включающей в себя комплексную устойчивость против неблагоприятных факторов зимы: морозов, оттепелей, ледяной корки, выпревания, выпирания, вымокания и т.д. [Дроздов, Курец, 2003]. В последние десятилетия морозоустойчивость рассматривают, как свойство растений предотвращать образование льда внутри клеток и повышать устойчивость к межклеточному льду при действии отрицательных температур [Трунова, 1984, 2007]. Большое значение также имеет устойчивость растений к относительно кратковременному действию отрицательных температур – заморозкоустойчивость [Коровин, 1972; Дроздов и др., 1977; Попов, 1984; Дроздов и др., 2003]. Понимание механизмов адаптации организмов к холоду лежит в основе использования этого практически неограниченного естественного ресурса для нужд сельского хозяйства.

Реакции растений на действие низких температур. Проблема зимостойкости растений изучается несколько столетий. Было создано много теорий о причинах гибели растений от мороза (потеря тепла, разрыв сосудов, обезвоживание, льдообразование, повышение кислотности и концентрации клеточного сока, достижение специфического минимума температуры и др.). Впервые критический анализ существовавших представлений о причинах

вымерзания растений и обоснование ведущих направлений изучения проблем морозостойкости сделал Н.А. Максимов [Максимов, 1952]. К настоящему времени установлены причины гибели растений в условиях низких температур и раскрыт физиологический механизм устойчивости.

Наиболее полно результаты изучения физиологических основ адаптации растений к низкотемпературному стрессу представлены в обзорных работах [Туманов, 1979; Касперска-Палач, 1983; Sakai, Larcher, 1987; Самыгин, 1997; Трунова, 2007; Thomashow, 2013; Gusta, Wisniewski, 2013]. Гибель клеток наступает в результате образования льда в тканях растений. Отмечаются три типа вымерзания клеток [Самыгин, 1974, 1997]. Первый – клетки гибнут после быстрого образования внутриклеточного льда, очаги которого возникают сначала в цитоплазме, а потом в вакуоли; второй – при формировании межклеточного льда в результате обезвоживания и деформации; третий – вследствие образования меж- и внутриклеточного льда. Тип вымерзания зависит от физиологического состояния растений от их готовности к перезимовке.

Как показывает практика, повреждение растений от мороза происходит в результате льдообразования, главным образом внеклеточного, приводящего к обезвоживанию и механической деформации цитоплазмы, а в итоге – к нарушению структуры белковых и липидных компонентов мембран. Нарушение целостности мембранных элементов клетки является результатом ферментативного гидролиза фосфолипидов и образования фосфорной кислоты. Первопричиной повреждения и гибели холодоустойчивых и теплолюбивых растений от низкотемпературного воздействия является переход мембранных липидов из жидкокристаллического состояния в твердый гель. Фазовый переход в липидах приводит к увеличению размера пор в мембранах, что сопровождается как потерей их полупроницаемости, так и инактивацией систем активного транспорта сахаров и ионов K^+ , а также ускорением выхода воды из клеток, вызывая гибель растений [Левитт, 1983].

Адаптация растений к низкотемпературному стрессу. Формирование физиологического механизма устойчивости растений к неблагоприятным

условиям перезимовки происходит в два этапа: период покоя и закаливания [Туманов, 1940; 1979]. Механизм устойчивости включает предотвращение образования льда внутри клетки при отрицательных температурах и повышение устойчивости к межклеточному льду, что обеспечивает уменьшение обезвоживания и механической деформации протопласта. Формирование устойчивости растений осуществляется с помощью биохимических процессов на всех уровнях организации растений: от организменного до молекулярного. Исходным этапом перехода от стрессовых реакций к адапционным реакциям является изменение экспрессии генов, выражающееся в ингибировании активных генов, в норме контролирующих рост, развитие и фотосинтез. При этом активируется система генов контроля за устойчивостью - синтезируются новые белки, специфические адаптогены и стресс-протекторы. Завершается эта перестройка структурными изменениями в организме растения (рис. 1) [Саляев, Кефели, 1988]. Причем, у древесных и травянистых растений существуют свои особенности в механизмах формирования криорезистентности.



Рис. 1. Схема реакции растения на действие стрессового фактора [Саляев, Кефели, 1988]

Так, в конце вегетационного периода с укорочением длины дня все почки древесных растений средних и высоких широт переходят в состояние глубокого физиологического покоя, что позволяет им пережить неблагоприятный период. В отличие от древесных видов, травянистые растения не входят в состояние

физиологического покоя, а приостановка роста у них происходит под действием пониженных температур $+5 - 0$ °С. Для их закаливания нужны не только низкие положительные температуры, но и свет. Причем у озимых злаков на разных этапах онтогенеза способность к закаливанию неодинакова: она тем меньше, чем ближе растение к репродуктивной фазе [Полевой, Саламатова, 1991].

При холодном закаливании в травянистых растениях происходят существенные изменения их метаболизма, на основании чего И.И. Тумановым [Туманов, 1940, 1979] были выделены две последовательные фазы закаливания, когда вторая фаза – закаливание первыми отрицательными температурами – возможна только после воздействия низкими положительными (первая фаза).

В течение первой фазы закаливания растений наиболее выражен процесс образования криопротекторов. Их роль выполняют низко- и высокомолекулярные соединения: углеводы, липиды, белки и другие. Благодаря криопротекторам клетка становится более защищенной от формирования внутриклеточного льда и обезвоживания. Особенно интенсивно увеличивается при этом содержание сахаров и липидов, основных энергетических материалов растений, используемых ими в процессе дыхания. Повышение содержания сахаров способствует удержанию воды в клетке в незамерзшем состоянии, тем самым они предотвращают денатурацию белков [Трунова, 1984, 2007].

Считается, что при холодном закаливании значительно повышается также содержание липидов, фосфолипидов и их ненасыщенных жирных кислот, что обуславливает снижение температурного перехода мембранных липидов клеток из жидко-кристаллической в гелеобразную фазу. У морозостойких растений он лежит ниже точки замерзания, а у неустойчивых – выше 0 °С. Благодаря фазовым переходам мембран из жидкокристаллического в твердое состояние снижается проницаемость мембран. Наряду со смещением температуры фазовых переходов мембранных липидов жирные кислоты могут оказывать влияние и на энергетическую активность митохондрий, находясь не в составе липидов мембран, а в свободном состоянии [Войников, 2013].

Переход митохондрий в низкоэнергетическое состояние у морозостойких озимых злаков был показан почти 30 лет назад в работах В.К. Войникова и соавт. [Войников и др., 1983; Войников, Корзун, 1984; Войников, 1986]. При этом содержание свободных жирных кислот (СЖК) в митохондриях возрастало в 2-3 раза, а проростки удерживали свою температуру в течение получаса на 7-10 °С выше, чем температура воздуха. У яровых злаков все эти эффекты не наблюдались. При гипотермии, как и в контроле, СЖК были представлены в основном С16– С20 кислотами.

За прошедшие десятилетия опубликованы тысячи статей, которые существенно продвинули понимание проблемы адаптации растений к низкотемпературному стрессу. Установлено, что за дату прекращения вегетации травянистых и вхождения древесных и кустарниковых растений в состояние глубокого физиологического покоя принимают переход среднесуточной температуры через 5 °С, переход через 0 °С в сторону отрицательных температур - за начало зимы. Продолжительность перехода среднесуточной температуры воздуха через 5 °С до 0 °С в Центральном регионе России составляет около трех недель. Именно в этот период у растений постепенно формируется свойство переносить низкие отрицательные температуры, чему способствует и наблюдаемый в это время термогенез. На способность растений при низких температурах генерировать тепло указывал еще К.А. Тимирязев. Недавно установлено, что при низкотемпературном воздействии проростки озимой пшеницы и ряда других растений способны определенное время поддерживать температуру выше 0 °С за счет термогенеза. Это является результатом активации ряда термогенных систем, включающих митохондриальные и цитоплазматические белки (БХШ 310 и др.), вызывающих разобщение в мембранах митохондрий окисления и фосфорилирования, уменьшающих образование активных форм кислорода.

При понижении температуры происходит активация липаз, приводящая к накоплению СЖК и вызывающая изменения в энергетике клетки [Войников, 1987]. Жирные кислоты в митохондриях становятся не только основными

субстратами окисления, но важнейшим регулятором – разобщителем дыхания и фосфолирирования, упрощающим превращение энергии дыхательных субстратов в тепло во время гипотермии [Скулачев, 1989]. При этом в первую очередь происходит активация альтернативной оксидазы, митохондриального разобщающего белка РUMP и стрессового белка БХШ-310, вызывающих термогенез и локальное повышение температуры. Это повышение температуры позволяет растениям выиграть время для адаптационной перестройки метаболизма – изменения состава и структуры мембран, транспорта необходимых метаболитов через мембраны, синтеза стрессовых белков (антифризных, молекулярных шаперонов, дегидринов и разобщающих белков), дегидратации клетки и т.д. [Войников, 2013; Колесниченко, Войников, 2003; Pobezhimova et al., 2001].

1.2. Клеточные мембраны и температура

1.2.1. Общая организация клеточных мембран

Мембраны представляют собой сложные структуры толщиной 6-10 нм, состоящие в основном из белков и липидов. Кроме того, в них присутствуют углеводы (до 5%), а также неорганические катионы (в основном Ca^{2+} и Mg^{2+}). Существенную часть мембран составляет вода – она участвует в формировании гидрофобных связей между компонентами мембраны. Еще в 1930 г. Д. Даниэлли [Даниэлли, 1930] предложил модель мембраны в виде двойного липидного слоя или бислоя. Развитием этих представлений является жидкостно-мозаичная модель (рис. 2), предложенная С.Д. Сингером и Г. Николсоном в 1972 г. [Сингер, Николсон, 1972], согласно которой мембранные белки подразделяются на периферические (слабо связанные с мембраной) и интегральные (локализованные в липидном бислое). Последние свободно плавают в «липидном море», перемещаясь в латеральном направлении (в плоскости мембраны), но неспособны «пронырнуть» на противоположную ее сторону.

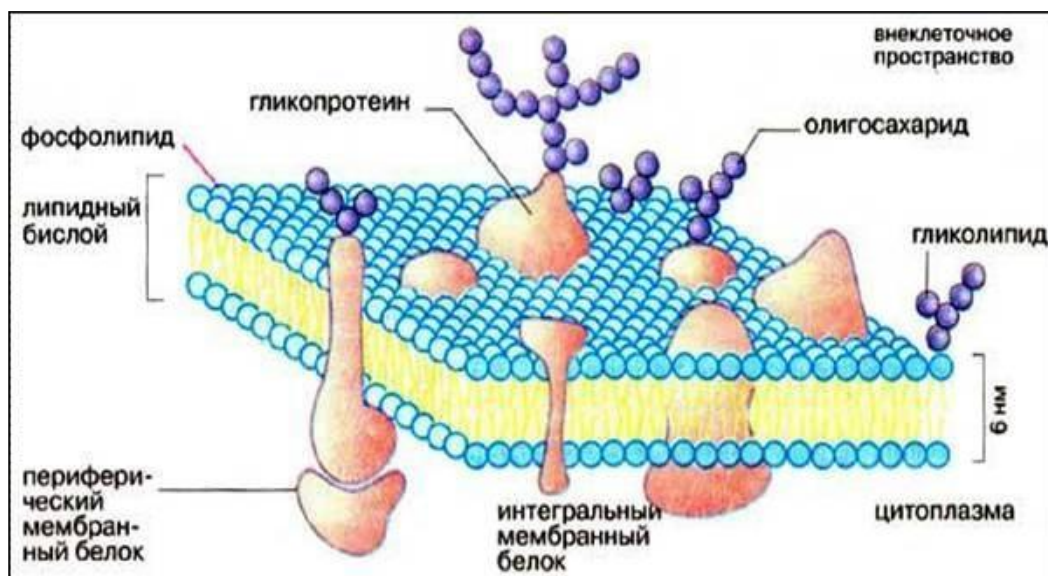


Рис. 2. Жидкостно-мозаичная модель мембраны [Рейвн и др., 1990]

Таким образом, белки и липиды взаимосвязаны в мембране непостоянно и образуют подвижную, гибкую, временно связанную в единое целое структуру, способную к перестройкам. Основные функции клеточных мембран заключаются в отделении содержимого одного клеточного компартмента от другого, в создании внутренней организации клетки, поддержании градиента концентраций и электрохимического градиента и осуществлении транспорта веществ [Чиркова, 1997; 2002].

1.2.2. Состав мембранных липидов

Основная часть мембранных липидов представлена фосфолипидами (ФЛ) в основе которых лежит глицерин-3-фосфат. Такие фосфолипиды называют фосфоацилглицеринами. В их молекуле гидроксильные группы глицерина при C_1 и C_2 этерифицированы жирными кислотами, остаток фосфорной кислоты либо остается свободным, как в диацилглицерин-3-фосфате (или фосфатидной кислоте), либо этерифицирован спиртовыми гидроксилами серина, этаноламина, холина, инозита, глицерина или глицерина и лизина соответственно они называются: фосфатидилсерин (ФС), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилинозит (ФИ), фосфатидилглицерин (ФГ),

фосфатидная кислота (ФК) и дифосфатидилглицерин (ДФГ) [Roughan, Slack, 1992; Douce, Joyard, 1996]. Основную часть ФЛ в растениях составляют ФХ, ФЭ, ФГ и ФИ, из которых в значительно большем количестве синтезируются фосфолипиды, имеющие остатки этаноламина и холина, это ФЭ и ФХ. Они входят в состав клеточных мембран и откладываются в семенах в качестве запасных веществ. Для растений очень важен ФГ - главный фосфолипид фотосинтетического аппарата для этих организмов.

Например, липиды тонопласта представлены тремя основными группами: фосфолипиды, гликолипиды и стеринны [Yoshida, Uemura, 1982]. По данным инфракрасной спектроскопии, на примере столовой свеклы, показано, что вакуолярная мембрана характеризуется упорядоченностью липидов, слабо связанных с интегральными белками. В составе липидов преобладают полярные липиды, присутствие α -токоферола ингибирует перекисное окисление липидов [Макаренко, Саляев, 1998].

Полярные липиды представлены глицерофосфолипидами, среди которых до 68% составляют ФХ и ФЭ. По сравнению с плазмалеммой тонопласт содержит меньше стериннов, но больше фосфолипидов. Высокое содержание фосфолипидов придает тонопласту большую эластичность, что для вакуолей имеет важное значение. Данная мембрана способна выдерживать значительное давление клеточного сока, растягиваться и спадаться при изменении объема вакуоли [Макаренко и др., 2007].

Синтез глицерофосфолипидов происходит главным образом через фосфатидную кислоту. Предшественником для образования большинства мембранных липидов, как и триацилглицеринов является диацилглицеро-3-фосфат (фосфатидная кислота) по следующей схеме (рис. 3)

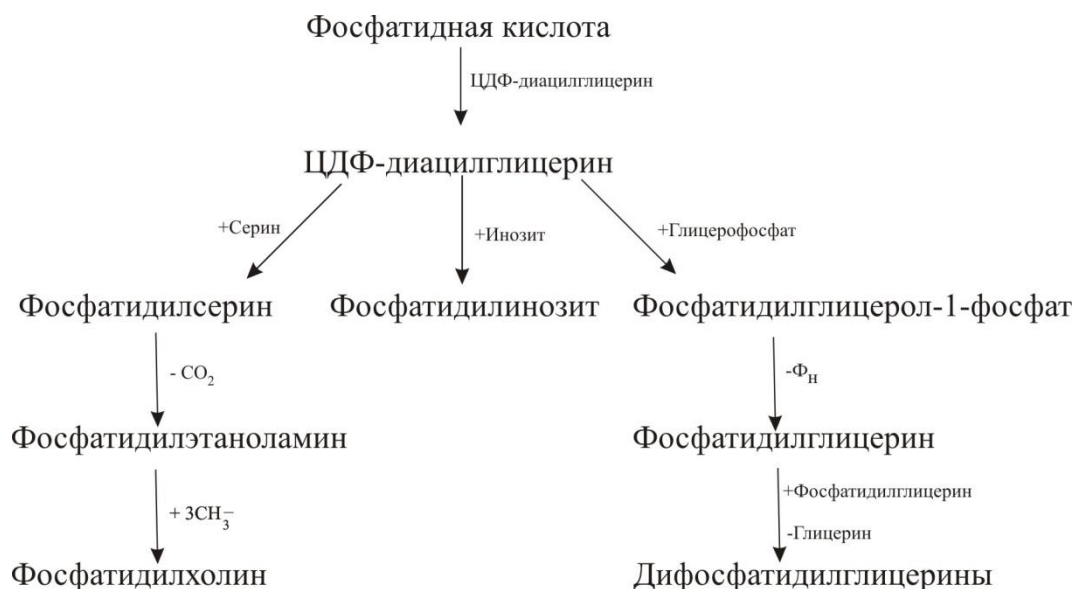


Рис. 3. Образование важнейших глицерофосфолипидов из фосфатидной кислоты [Ленинджер, 1985]

1.2.3. Липиды мембран и низкая температура

При изучении холодовой адаптации растений к низким положительным температурам установлено, что в их клетках происходит - гидролиз (распад) из крахмала и накопление редуцирующих сахаров [Касперска-Палач, 1983] и водорастворимых белков [Родченко, 1985].

Другими биохимическими изменениями, которые тоже являются специфическим ответом растительной клетки на понижение температуры среды, являются изменения в составе и структуре суммарных и мембранных липидов. Действительно температурные границы существования растений в значительной степени обусловлены стабильностью липидных компонентов клеточных мембран [Трунова, 2007]. При изменении температуры окружающей среды мембраны клеток изменяют свои свойства. Эти изменения принято описывать в терминах «текучесть» или «вязкость».

Еще Lyons в 1973 [Lyons, 1973] обосновал теорию, объясняющую гибель теплолюбивых растений тропического и субтропического происхождения при низких положительных температурах от 12 °С до 0 °С. Согласно этой теории, по мере снижения температуры, вязкость липидного слоя мембраны постепенно повышается, а при достижении критической низкой температуры резко возрастает

вследствие фазового перехода липидного бислоя из жидкокристаллического состояния в состояние геля (рис. 4), т.е., мембраны «замерзают».

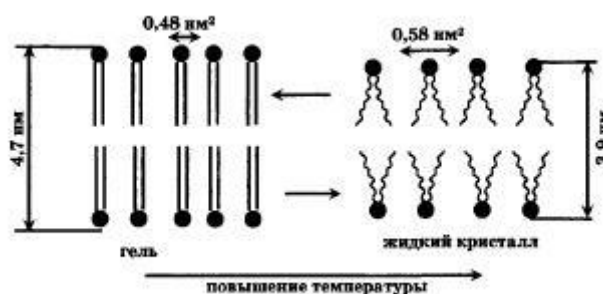


Рис. 4. Изменение структуры мембраны при переходе из жидкокристаллического в гель-состояние и обратно при изменении температуры

Этот переход, блокирует работу ферментов, локализованных в мембранах клеточных органелл, в том числе хлоропластов и митохондрий, приводит к нарушению нормального функционирования многих жизненно важных систем клетки [Тарчевский, 2002]. Последнее означает полное прекращение работы биологической системы и фактическую смерть клетки. Способность клеток холодоустойчивых растений поддерживать необходимую текучесть мембран при изменении температурного режима является неотъемлемой составляющей устойчивости растительного организма к низким температурам.

Накоплен большой экспериментальный материал по «взаимоотношениям» липидов растений с окружающей средой [Kuiper, 1984; Harwood, 1994]. Установлено, что при стрессах регуляция функционально активного жидкостного состояния мембран зависит от соотношения фосфо- и галактолипидов [Бочкарев и др., 1978; Сопин и др. 1991]. Включаются и отдельные циклы липидного метаболизма, в ходе которых образуются вторичные посредники для выработки ответной реакции клетки на внешнее воздействие.

В самих клеточных мембранах в основном жирнокислотная часть молекулы липидов регулирует ее адаптацию к неблагоприятным факторам. Эти изменения касаются синтеза и распада жирных кислот [Новицкая и др., 1994; Smolenska et al., 1995; Ranus et al., 1995], а также пространственной перестройки структуры,

например, изменение соотношения, цис-, транс- конформаций [Kewelon et al., 1996], что является частью тонких механизмов регуляции жидкостного состояния мембран. Выявлено, также повышение в мембранах количественного соотношения содержания полярных липидов к белкам, что, по-видимому, можно соотнести с процессами низкотемпературной адаптации [Новицкая и др, 2000]. Именно жирные кислоты относятся к самым быстро обновляемым компонентам молекулы фосфолипидов.

1.2.4. Жирные кислоты мембранных липидов и низкая температура

Основой практически всех жиров является триацилглицерина (ТАГ)-сложные эфиры трехатомного спирта глицерина, все ОН- группы которого этерифицированы остатками жирных кислот (ЖК). Главными компонентами ТАГ, в значительной степени определяющими свойства липидов являются ЖК. В составе природных триацилглицеринов найдено несколько десятков различных жирных кислот. Все они отличаются друг от друга длиной углеводородной цепи, степенью ненасыщенности, числом и положением двойных связей, структурной конформацией, характером ветвления, наличием различных группировок (гидрокси-, кето-, эпокси-, циклопропановых, циклопентановых и др.). В таблице 1 приведены некоторые природные ЖК наиболее часто встречающиеся в клетке.

В состав мембранных липидов, чаще всего входят лауриновая (C12:0), миристиновая (C14:0), пальмитиновая (C16:0), стеариновая (C18:0), олеиновая (Δ^9 -C18:1), линолевая ($\Delta^9,12$ -C18:2) и α -линоленовая ($\Delta^9,12,15$ -C18:3) кислоты. Эти семь ЖК с четным количеством углеродных атомов в алифатической цепи широко распространены в природе и являются главными компонентами липидов [Hitchcock, Nichols, 1971; Millar et al., 2000].




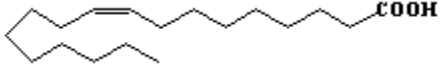
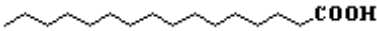
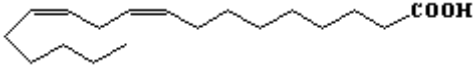

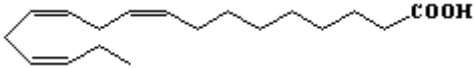

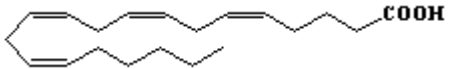

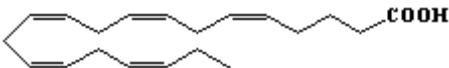
Для липидов, отмеченных выше вакуолярных мембран характерно высокое содержание (до 78% от суммы) ненасыщенных жирных кислот с преобладанием линолевой кислоты, содержание которой в липидах вакуолей пастернака - 53,5%, петрушки - 55,1%, моркови - 54,4% [Макаренко и др., 2007а], и в красной столовой свекле - 44,2%; в липидах же редиса и турнепса преобладала α -

линолевая кислота (39,7 и 33,2% соответственно) [Макаренко и др., 1999]. Для жирнокислотного состава липидов вакуолей пастернака и петрушки характерно высокое содержание гексадиеновой C16:2 ω 6 кислоты (8,0 и 4,6% соответственно). Содержание α -линоленовой кислоты в липидах вакуолей этих растений составляет 4,4-7,3%, из насыщенных жирных кислот в липидах вакуолей их клеток преобладает пальмитиновая кислота (18,0-20,4%) [Макаренко и др., 2007б].

Природа ЖК в липидах мембран зависит как от вида организма, так и от условий его существования. С увеличением числа двойных связей значительно снижается температура плавления ЖК (а также содержащих эти кислоты липидов) и повышается их растворимость в неполярных растворителях. Поскольку функциональная активность мембранных белков регулируется фазовым состоянием липидов мембраны (как правило, в жидком состоянии их активность выше), при снижении температуры в мембране повышается содержание ненасыщенных ЖК.

ЖК, входящие в состав мембранных липидов растительных клеток, обладают рядом общих свойств. Почти все они содержат четное число атомов углерода, но чаще всего встречаются ЖК с 16-18 атомами углерода, как насыщенные, так и ненасыщенные. Содержание ненасыщенных ЖК выше, чем насыщенных. Это связано с тем, что, как уже говорилось выше, ненасыщенные ЖК (олеиновая, линолевая, линоленовая) имеют более низкую температуру плавления и содержащие их фосфолипиды остаются жидкими при низких положительных температурах. Особенно важная роль в процессе адаптации к низкотемпературному воздействию отводится повышению концентрации ненасыщенных ЖК мембранных липидов. Давно известно, что способность клеток адаптироваться к низким температурам определяется их возможностью синтезировать *de novo* ненасыщенные ЖК, в частности, линоленовую, повышающую текучесть липидного бислоя и предотвращающую фазовое разделение липидов под действием низких температур [Верещагин, 2007].

Таблица 1. Некоторые природные жирные кислоты

Насыщенные жирные кислоты	Ненасыщенные жирные кислоты
 Лауриновая C12:0	 Пальмитолеиновая C16:1Δ9
 Миристиновая C14:0	 Олеиновая C18:1Δ9
 Пальмитиновая C16:0	 Линолевая C18:2Δ(9,12)
 Стеариновая C18:0	 Линоленовая C18:3Δ(9,12,15)
 Арахидиновая C20:0	 Арахидононовая C20:4Δ(5,8,11,14)
	 Эйкозопентаеновая C20:5Δ(5,8,11,14,17)
	 Докозагексаеновая C22:6Δ(4,7,10,13,16,19)

1.2.5. Роль десатураз жирных кислот в регуляции текучести мембран

Основную роль в процессе регуляции текучести клеточных мембран играют ферменты - десатуразы, функцией которых является образование двойных связей в углеводородных цепях жирных кислот липидов [Лось и др., 1994; 1997; 2014; Los, Murata, 1998]. Использование методов молекулярной биологии и генных технологий позволило установить характеристики и функции десатураз цианобактерий *Synechosystis sp.* PCC6803 и построить модель регуляции их активности при низкотемпературном стрессе. Из четырех десатураз цианобактерий наибольший эффект достигается при нарушении гена, кодирующего Δ -9 десатуразу, который не зависит от изменения температуры. Наличие олеиновой кислоты, по-видимому, является критическим при формировании структуры мембран [Лось, 1997].

Процессу десатурации жирных кислот уже давно придавалось большое значение при изучении устойчивости растений к низкой температуре. Однако молекулярный механизм этого процесса стали изучать только в последние два десятилетия [Murata, Los, 1997; Лось, 1997; Лось, 2007; 2014]. Как отмечалось выше, экспрессия *desC*- гена, который кодирует синтез Δ -9-ацил-липидной десатуразы, осуществляющей образование первой двойной связи в углеродной цепи, не зависит от температуры. В то же время гены (*desA* и *desB*), кодирующие синтез десатураз, участвующие в образовании линолевой и линоленовой кислот, экспрессируются под влиянием пониженных температур. По мнению Т.И. Труновой «выявленный факт чрезвычайно важен в понимании физиологического значения такой дифференцированной отзывчивости десатураз на низкую температуру. Чтобы избежать повреждений и гибели растений при похолодании, температура, экспрессирующая гены десатураз, должна предшествовать температуре фазового перехода липидов из жидкокристаллического состояния в твердый гель» [Трунова, 2007, с 24].

Что касается высших растений, то способность клеток выживать при низких температурах, зависящая от генов, кодирующих десатуразы, также коррелирует в мембранах с содержанием полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК). Работы

по этой проблеме являются единичными, и окончательно не выяснены тонкие механизмы регуляции при низкотемпературном стрессе. Однако общая схема ответа клеток цианобактерий *Synechosystis sp.* PCC6803 на падение температуры окружающей среды выглядит следующим образом (рис. 5):

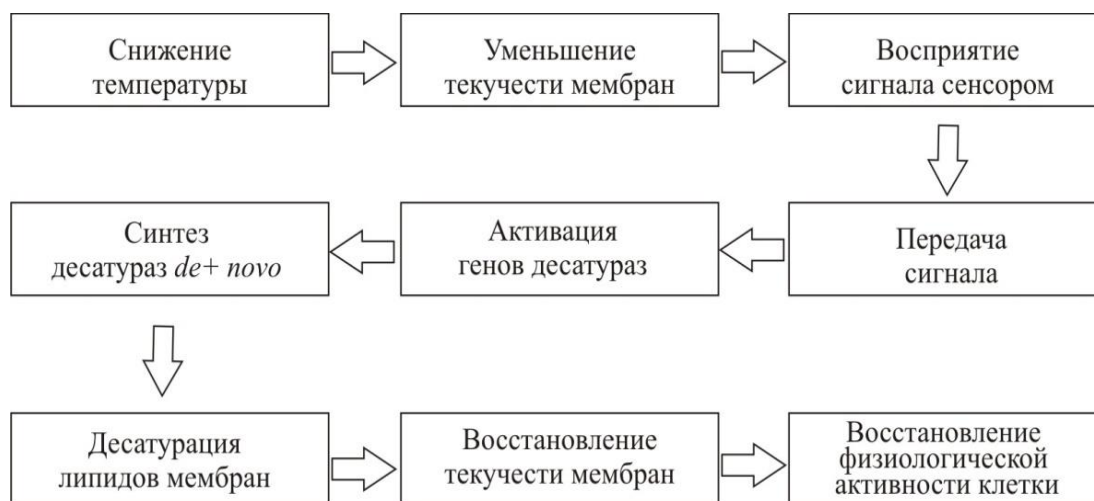


Рис. 5. Схема адаптации клетки к понижению температуры [Лось, 2005, 2014]

Согласно автору «при снижении температуры уменьшается текучесть биологических мембран. Этот стимул воспринимается сенсорными белками, которые передают сигнал на регуляторы ответа, взаимодействующие с промоторами генов десатураз- белков и происходит десатурация жирных кислот липидов мембран. В конечном итоге восстанавливается оптимальная текучесть мембран и активность мембраносвязанных ферментных комплексов» [цит. по Лось, 2005, с. 342].

1.3. Роль липидов в адаптации растений к холоду

Анализ литературы показывает, что сравнительной оценке накопления липидов в растениях разных климатических зон посвящены исследования С.Л. Иванова [1926, 1961], Н.Н. Иванова [1946] и Н.И. Шарапова [1954, 1962], которые стали классическими. Они показали на примерах льна, сосны и некоторых других одно- и многолетних растений, что в ареале йодное число, характеризующее количество ненасыщенных жирных кислот в составе липидов, в общем случае

увеличивается с запада на восток и с юга на север. Оно выше у растений того же вида, растущих в горах, нежели на равнине. Авторы подчеркивают, что изменение показателя содержания ненасыщенных жирных кислот связано с температурными условиями образования жира: чем ниже температура в местностях произрастания растений, тем выше данный показатель.

Увеличение содержания непредельных жирных кислот в жире растений в регионах с более суровым климатом служит «приспособлением к перенесению холода». Причину подобной зависимости между климатом и маслообразованием у растений С.Л. Иванов объясняет тем, что высокая теплотворная способность масла и особенно наличие в нем ненасыщенных жирных кислот служит защитным приспособлением у растений в холодных условиях северных широт. Н.Н. Иванов и Н.И. Шарапов, из постоянно взаимодействующих факторов климата (света, тепла и влаги), значительно влияющим на процесс образования масла у растений считают влажность.

По мнению А.Г. Верещагина [1958], «...в процессе приспособления к холодным климатическим зонам при расселении по поверхности суши во время пермского и четвертичного оледенения у растений выработалась способность к синтезу ненасыщенных жирных кислот, большинство которых не затвердевает при температуре выше 4 °С». Поэтому в холодное время года липиды биологически выгодны организму в качестве запасных веществ, поскольку, как отмечалось выше, на единицу объема они содержат вдвое большее количество энергии, чем углеводы. Далее автор отмечает, что «именно необходимость сохранения зародыша от неблагоприятных условий зимы заставило растения в процессе эволюции перейти от запасания высокомолекулярного крахмала к накоплению жидкого, низкомолекулярного и легко мобилизуемого продукта – жира» [цит. по Верещагин, 1958, стр.].

Мы солидарны с авторами важных открытий, касающихся роли липидов в биологической эволюции, которые были сделаны академиком Е.М. Крепсом [1981] и его сотрудниками. Эволюционные (генетически закрепленные) и сезонные адаптации или акклимация в экспериментальных условиях

осуществляются в ограниченные сроки в ответ на дозированные изменения каких-либо факторов среды, главный механизм для всех этих проявлений – изменение жирнокислотного состава мембранных липидов. Это положение позволило автору выдвинуть концепцию о том, что биологические мембраны являются структурой-мишенью адаптации организма, которая в первую очередь отвечает на изменения факторов среды приспособительной реакцией.

1.3.1. Роль липидов и фосфолипидов в адаптации растений к холоду

При изучении процессов холодового закаливания разными исследователями установлено, что в период первой фазы закаливания в растениях происходят изменения биохимических процессов, таких как гидролиз крахмала и накопление редуцирующих сахаров [Туманов, 1940; Трунова, 1963; Трунова, 1984, Касперска-Палач, 1983; Трунова, 2007] и водорастворимых белков [Родченко, 1966, 1987]. Еще одним метаболическим изменением, входящим в специфический ответ растительных тканей на понижение температуры сред, является значительное повышение содержания общих мембранных липидов и фосфолипидов [Trunova, 1982].

Начиная с 1970-х годов [De la Roche et al., 1972] проведено большое количество исследований, в которых показано, что при низкотемпературной адаптации повышается общее содержание мембранных липидов (фосфолипидов), особенно фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина, участвующих в образовании ламеллярной структуры мембран. Выявлено также, что в тканях низко- и высокохолодостойких сортов люцерны [Kuiper, 1984] и озимой пшеницы [De la Roche et al., 1972; Grenier, Willemot, 1974] возрастало содержание ФЛ при холодовом закаливании. Сходные результаты получены и при изучении проростков многих других травянистых растений. У проростков озимой пшеницы, выращенных при 2 °С, обнаружено значительно более высокое содержание фосфолипидов, чем у проростков, выращенных при оптимальных температурах [De la Roche et al., 1972]. У злаковых растений наблюдались также генотипические особенности содержания фосфолипидов в узлах кущения.

Содержание как суммарных фосфолипидов, так и их отдельных фракций, таких как ФХ и ФЭ, было выше у морозостойких сортов [Оканенко и др., 1977].

В дальнейшем многочисленными исследованиями было подтверждено, что низкие положительные температуры индуцируют в растениях разных видов накопление фосфолипидов.

Исследовав жиры и смолы у хвойных в связи с зимостойкостью Н.А. Хлебникова [1963] с сотрудниками [Евстигнеева, 1983], установили увеличение суммарных липидов в зимние месяцы в хвое и древесине пяти видов хвойных, произрастающих в Сибири.

Ю.Е. Новицкая [Новицкая, 1978], изучая сезонную динамику растворимых в эфире веществ в хвое *Pinus sylvestris*, произрастающей в условиях Карелии, выявила низкий уровень содержания липидов в летний период по сравнению с осенним и зимним как в однолетней, так и двухлетней хвое. Содержание суммарных фосфолипидов изменялась от 1,5 до 4,5% в течение года от общего количества липидов. В летний период их содержание снижалось до минимума, в осенне-зимнее время происходило постепенное накопление до максимальных значений в декабре.

В ряде работ показано, что адаптация растений к холоду сопровождается увеличением содержания полярных липидов, степени ненасыщенности входящих в них остатков жирных кислот и, по-видимому, связанным с этим повышением устойчивости к морозу [Yoshida, 1973; Wilson, 1974; Norby, 1982; Фуксман, 1986; Новицкая, 1986; Ketchie, 1987; Miren et al., 1990; Сопин, 1991]. Так, авторы [Miren et al., 1990], изучавшие изменения в составе липидных фракций из листьев *N. dombeyi*, закаленных на холоде, показали, что в холодный период наблюдается увеличение содержания общих полярных липидов от 1,3 до 8,6%, фосфолипидов - от 1,3 до 4,3%, гликолипидов - от 0,6 до 4,3%. Кроме того, отмечено увеличение ненасыщенности жирных кислот и содержания линоленовой кислоты.

Таким образом, в процессе закаливания древесных растений к морозу наиболее сильно увеличивается содержание фосфолипидов. В результате проведенных исследований установлено, что наибольшее содержание

фосфолипидов в древесной зелени хвойных пород наблюдается в осенне-зимний период, летом оно гораздо ниже [Зингель, 1988]. Осенью, когда растение готовится к зиме, содержание фосфолипидов увеличивается и сохраняется до ранней весны. Перед началом вегетации происходит отток фосфолипидов из хвои, коры, побегов в почки в связи с распадом субклеточных структур и перемещением веществ к эмбриональным тканям. На аналогичную динамику содержания фосфолипидов указывали А.А. Оканенко [Оканенко, 1974] в коре побегов морозоустойчивых сортов яблонь, К.А. Сергеева, Ф.А. Дусеева и В. В. Габукова [Сергеева, 1974; Габукова, 1978] в коре и хвое сосны обыкновенной. Н.С. Полежаева [Полежаева, 1987] отмечала колебательный характер изменения содержания мембранных липидов в однолетних побегах сосны. Л.П. Рубчевская с группой соавторов [Рубчевская, 1998] установили, что для камбиальной зоны лиственницы сибирской в осенне-зимний период характерно повышение (примерно вдвое) содержания фосфолипидов по сравнению с летним периодом. Минимальное содержание фосфолипидов наблюдалось в июне - 0,39%, максимальное в ноябре - 0,79% от абсолютно сухой массы ткани. Считают, что накопление фосфолипидов в процессе закаливания связано с увеличением числа фосфолипидных мембран, что помогает растению переносить неблагоприятные условия [Бергельсон, 1982].

1.3.2. Роль жирных кислот в регуляции адаптации растений к холоду

Известно, что количественный и качественный состав жирных кислот как основных структурных компонентов растительных мембран играет важную роль в адаптивном ответе растительного организма на стрессовое воздействие любой природы. Сравнительный анализ таких данных мог бы оказаться полезным для понимания путей адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды и особенностей биосинтеза жирных кислот.

Растения, лишённые способности избегать воздействия различных факторов окружающей среды, приобрели способность к акклиматизации и выживанию, в том числе при неблагоприятных температурах. Накоплен большой

экспериментальный материал по «взаимоотношениям» липидов растений с окружающей средой [Kuiper, 1985; Harwood, 1994]. Известно, что низкие температуры приводят к таким явлениям, как изменение состава и содержания глицеролипидов [Lyons, 1973], степени насыщенности жирных кислот [Лось, 2007].

В самих клеточных мембранах в основном молекула жирной кислоты в составе липидов регулирует адаптацию клетки к неблагоприятным факторам. Эти изменения касаются синтеза и распада жирных кислот [Новицкая и др., 1994; Smolenska, 1977; Ranus, 1995]. Важную роль в поддержании текучести мембран играют полиненасыщенные жирные кислоты, содержание и состав которых обеспечиваются активностью десатураз [Harwood, 1988]. Мембранные липиды высших растений характеризуются высокой степенью ненасыщенности. Так, например, триеновые жирные кислоты, такие как C18:3(9,12,15) и C16:3(7,10,13), составляют до 70% общего жирнокислотного состава фотосинтезирующих тканей. При переносе растений в условия низких температур наблюдается преимущественный переход C18:2(9:12) в 18:3(9,12,15).

В работе [Шаяхметова и др., 1990] было показано, что адаптация озимой пшеницы к 10-дневному закаливанию при 2 °С, сопровождалась накоплением остатков C20:2, C22:0 и C20:1 ЖК, а также резким повышением содержания линоленовой кислоты.

По мере снижения среднесуточной температуры происходит закономерное снижение содержания насыщенных и увеличение содержания ненасыщенных ЖК C18:2 и C18:3, установленное при анализе сезонных изменений в составе ЖК у трех видов лекарственных растений [Живетьев и др, 2010]. При изучении ЖК проростков и корней злаков: кукурузы, пшеницы и пырейника сибирского контрастных по холодоустойчивости растений при двух температурах роста: 24 и 4 °С было показано, что при низкой температуре содержание линолевой и α -линоленовой кислот увеличивалось [Макаренко и др., 2010]. Увеличение содержания ненасыщенных ЖК в процессе закаливания к холоду наблюдалось в суммарных липидах корней люцерны [Grenier et al., 1974a, 1974b] и проростках

озимой и яровой пшеницы [Redshaw et al., 1968; De la Roche et al., 1972, 1973]. Увеличивалась ненасыщенность ЖК в ФЛ листьев хлопчатника, фасоли и ячменя, а также в проростках риса [Wilson et al., 1974]. Количество ненасыщенных кислот увеличивается в основном за счет роста процентного содержания кислоты C18:2 при снижении содержания кислот C16:0, C16:1, C18:0 [Новицкая и др., 1999]. Общее количество индивидуальных жирных кислот, особенно линоленовой, возрастало в процессе закаливания озимой пшеницы [Willemot, 1975]. В результате закаливания листья табака, в отличие от корней, были способны значительно повышать свою холодоустойчивость. При этом в липидах листьев происходило повышение относительного содержания полиненасыщенных ЖК (C18:2(n-6) и C18:3(n-3)), сопровождавшееся снижением доли насыщенных и мононенасыщенных ЖК [Попов и др., 2012]. Следует подчеркнуть, что достоверные данные при изучении динамики ЖК- состава при криозакаливании, можно было получить только путем определения абсолютного содержания жирных кислот в расчете на грамм массы, но никак не их концентрации в процентах [Верещагин, 2007].

1.4. Рост и развитие растений в условиях криолитозоны

1.4.1. Многолетняя мерзлота

Большая часть растений на Земле в течение года подвергается действию похолодания (низких положительных температур), мороза (температура ниже 0 °С) и других неблагоприятных сопутствующих факторов [Трунова, 2007]. В субтропиках температура часто опускается ниже 0 °С, в умеренных широтах – до минус 20–40 °С. Севернее этих районов лежит зона многолетней мерзлоты (криолитозоны), где температура воздуха опускается до минус 50–60 °С и ниже (рис. 6) [Sakai, Larher, 1987].

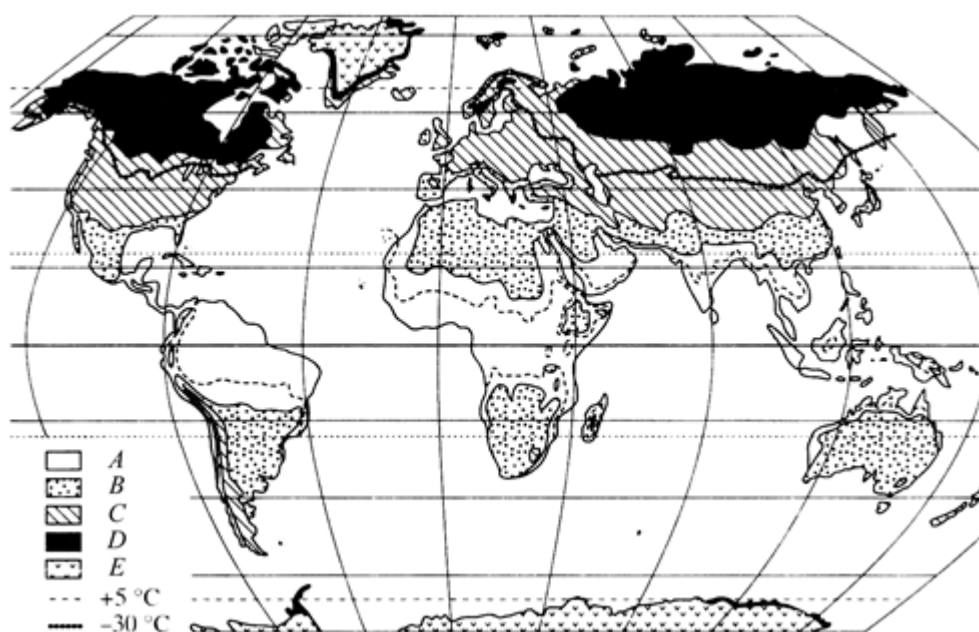


Рис. 6. Глобальное распределение низкой положительной и отрицательной температур

[Sakai, Larher, 1987]

A – отсутствие морозов; B – эпизодические морозы; средняя минимальная температура от 10 °C до минус 40 °C; C -; D - средняя минимальная температура ниже минус 40 °C; E – полярный лед.

Действию низких температур подвергаются как травянистые, древесные и кустарниковые растения, так и травоядные животные, и птицы, зимующие в условиях криолитозоны. Поэтому, адаптация растений к низкотемпературному стрессу, весьма актуальна, особенно в связи с формированием высокой питательной ценности замороженной естественным холодом осенневегетирующей растительности, обеспечивающей энергией жизнедеятельность питающихся этим высокопитательным кормом не впадающих в спячку и зимнезвующих травоядных животных в условиях экстремально холодного в течение длительного времени зимнего периода мерзлотных экосистем [Петров, 2016].

1.4.2. Мерзлота: рост и развитие растений

Исследование вскрытых корневых систем дикорастущей растительности позволило В.П. Дадыкину [1952] сделать заключение, что в зоне распространения мерзлотных почв разные виды растений в процессе филогенеза использовали различные пути для приспособления к своеобразным условиям почвенной среды.

Наряду с растениями, образующими исключительно поверхностную корневую систему, обнаружен ряд видов зерновых культур, у которых корневые системы распространяются вглубь и систематически встречаются в постоянно мерзлых горизонтах с температурой 0,5-0,8 °С.

Анализ литературы показал, что низкая температура почвы уменьшает ветвление и вызывает утолщение корней, происходящее вследствие разрастания клеток всех тканей корня и, главным образом, паренхимы. Исходя из этих наблюдений и результатов термовегетационных опытов, он пришел к выводу о полной несостоятельности теории физиологической сухости холодных почв транспирации [Дадыкин, 1952]. Однако согласиться с этим выводом трудно, хотя бы в отношении растений, произрастающих в районах, где отсутствует мерзлота [Коровин, 1961; Крамер, Козловский, 1963; Новицкая, 1971; Штраусберг и др., 1958]. Вместе с тем нельзя не согласиться с утверждением В.П. Дадыкина о том, что у растений местной флоры в длинном ряду поколений филогенеза выработалась исторически обусловленная приспособленность к условиям криолитозоны Якутии. Главной причиной неудовлетворительного роста и развития растений на мерзлотных почвах в начале вегетационного периода он считал затруднение в поглощении и преобразовании корневой системой питательных веществ, особенно азота. Последнее автор в соответствии с представлениями Д.А. Сабина [1949] впервые объяснил нарушением синтеза органических соединений, впоследствии идентифицированных как отдельный класс фитогормонов, названных цитокининами.

В дальнейшем в результате исследований [Мусич, 1954] по минеральному питанию, [Дохунаев, 1962, 1988] по экологии корневой системы, [Никитин, 1964] по агрофизиологии зерновых культур, [Иванов и др., 1979, 1980, 1985, 1994, 2012] по мерзлотному растениеводству, [Попов, 1984], [Угаров, 1988] по заморозко- и холодоустойчивости растений, соответственно, [Денисов, 1979; Денисов, 1991] по биологии и агротехнике луговых растений, [Данилова, 2011] по интродукции травянистых растений выявлены основные закономерности роста и развития травянистых растений в условиях криолитозоны на фоне засушливого короткого,

но теплого лета. В силу короткого вегетационного периода основная масса одно- и многолетних растений интенсивно развивается в первой половине лета, чтобы успеть пройти полный цикл развития побегов, дать зрелые полноценные семена, т.е. большинству растений свойственно раннее и быстрое фенологическое развитие.

Близкое залегание многолетней мерзлоты предполагает насыщенность влагой прилегающих к мерзлоте горизонтов. В таких условиях растения с глубокопроникающей корневой системой спасаются от засухи использованием влаги этих горизонтов. Это явление многие авторы связывают с тем, что местные дикорастущие и культурные растения, прошедшие длительную эволюцию, не могли не выработать устойчивость к почвенной засухе, становясь наиболее скороспелыми и засухоустойчивыми популяциями.

Первые интродукционные опыты, связанные с изучением особенностей роста и развития местных и инорайонных древесных и кустарниковых растений в криолитозоне, были заложены на полях Чочур-Муранской экспериментально-биологической станции в 1949 г., преобразованной в 1962 г. в Ботанический сад. Всего интродукционным испытанием было охвачено около пяти тысяч видообразцов, сортов и форм деревьев и кустарников, относящихся к 389 видам, 80 родам и 35 семействам, из них успешно прошли интродукционное испытание 222 вида, относящиеся к 70 родам и 29 семействам [Кротова, 1987].

В настоящее время Ботанический сад ИБПК СО РАН – центр интродукции Республики Саха (Якутия), где проводится широкий спектр научных исследований, разрабатываются новые садоводческие технологии, много внимания уделяется проблемам озеленения, просветительской работе с широкими слоями населения и экологическому образованию школьников и студентов [Каталог растений..., 2012]. Естественная флора и растительность территории Ботанического сада изучалась С.Ф. Нахабцевой, Е.И. Бурцевой, Н.С. Даниловой [Данилова, 2011]. По данным Н.С. Даниловой, флора сосудистых растений Ботанического сада включает 262 вида из 172 родов и 54 семейств.

У местных деревьев и кустарников, произрастающих в Центральной Якутии, ростовые процессы, начинаются при сравнительно низких температурах. Так, по результатам наблюдений А.Е. Петровой (1987), почки у местных растений начинают распускаться с 14-27 мая, когда температура почвы на открытых местах, на глубине распространения основной массы корней не превышает +3 °С, а под пологом леса колеблется в пределах минус 3-5 °С. Иначе ведут себя инорайонные деревья и кустарники. Начало вегетационного периода у них запаздывает на 10-15 дней по сравнению с местными видами.

Многолетние наблюдения за ростовыми процессами древесных и кустарниковых растений в Центральной Якутии показали, что начало роста побега у местных видов отмечается в первых числах июня, когда средняя температура воздуха достигает 10-15 °С, а у инорайонных пород – в конце второй декады данного месяца при 13-16 °С. Известно также, что местным растениям свойственно завершение роста побегов в более ранние сроки (вторая декада июля), по сравнению с интродуцентами (вторая декада августа). Например, кривые, отражающие динамику прироста побегов черной смородины, носят одновершинный характер, максимальные пики которых у хорошо адаптированных к местным условиям форм больше сдвинуты влево, чем у менее приспособленных инорайонных сортов [Перк и др., 1984]. Вследствие этого, на одревеснение клеток побега у первых остается больше времени, чем у последних, являющихся по этой причине менее устойчивыми к зимним холодам.

Графическое изображение периода роста побега независимо от его длины с момента прорастания почек до образования на побеге верхушечной почки приближается к сигмоидной кривой, основные элементы которой принято делить на три фазы: начального, усиленного и затухающего роста. Срок наступления первой фазы – начального роста побегов в пределах каждого вида зависит в основном от температурных условий внешней среды. Темпы роста побегов в эту фазу определяются количеством запасных веществ, накопленных растением в предыдущем году. В следующей фазе (интенсивный рост побегов), во время которой рост выражается прямой линией по отношению ко времени, изменяется

характер питания растений: от роста за счет запасов питательных веществ они переходят к росту за счет веществ, образуемых новыми листьями и корнями. Суточный прирост побегов непрерывно возрастает и достигает максимума. В фазу затухания роста суточный прирост побегов замедляется, но образование новых листьев еще продолжается. Окончание этой фазы сопровождается замыканием верхушечной почки на побеге и характеризуется полным развитием листовой поверхности.

Таким образом, из рассмотренной выше зависимости ростовых процессов древесных и кустарниковых пород от факторов внешней среды, следует вывод о том, что приспособление местных видов растений к метеорологическим условиям вегетационного периода Центральной Якутии в процессе длительной эволюции способствовало сокращению календарных сроков прохождения весенне-летних фенофаз и периода роста побегов. Рано заканчивая свой рост, такие растения имеют больше времени для подготовки к зиме.

1.5. Выводы из обзора литературы

Растения, лишенные способности избегать воздействия различных факторов окружающей среды, приобрели способность к акклиматизации и выживанию, в том числе при неблагоприятных температурах. В холодное время года липиды биологически выгодны организму в качестве запасных веществ, поскольку на единицу объема они содержат вдвое большее количество энергии, чем углеводы.

Начиная с 1970-х годов в многочисленных лабораториях многих стран, в том числе и нашей страны, проведено большое количество исследований, в которых изучена роль липидов в адаптации растений к низкотемпературному воздействию. Согласно этим работам, в мембранах устойчивых к холоду видов растений содержится много ненасыщенных жирных кислот, что позволяет им поддерживать мембраны в жидком состоянии при действии низких положительных температур. Наиболее важным фактором в этом случае было повышение содержания суммарных фосфолипидов и их отдельных фракций, таких как фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина. При этом установлено,

что в клетках высших растений происходит переход насыщенных жирных кислот в ненасыщенную форму с помощью специальных десатурирующих ферментов (десатураз). Они катализируют образование двойных связей, и их синтез зависит от температуры. При понижении температуры десатуразы превращают насыщенные жирные кислоты в ненасыщенные. Появление двойной связи в жирной кислоте увеличивает текучесть мембран.

Однако, несмотря на столь подробное изучение роли липидов в низкотемпературной адаптации разных растений, главным образом, при их экспериментальном холодовом закаливании в лабораторных условиях, адаптивные изменения в составе и содержании жирных кислот и липидов растений Севера при гипотермии до сих пор остается не изученным.

Глава II. Природные условия Центральной и Северо-Восточной Якутии, объекты и методы исследования

2.1. Природные условия Центральной Якутии

2.1.1. Климат и многолетняя мерзлота

Климат. Центральная Якутия – территория Республики Саха (Якутия), расположенной в северо-восточной части Евразии и занимающей площадь 3103,2 тыс. км², что составляет примерно пятую часть всей Российской Федерации. Климат данной территории резко континентальный, очень суровый и засушливый (250-300 мм), что определяется географическим положением (с востока влияние океана ограничено крупными горными системами Восточной Сибири, с севера Центральная Якутия, наоборот, открыта для холодных арктических масс) [Конспект...,2012]. Зимой преобладает безветренная штилевая погода, при которой происходит сильное выхолаживание земной поверхности. Средняя температура воздуха в январе ниже -40 °С; в июле 18-19 °С. Абсолютная минимальная температура составляет -64 °С, а максимальная 38 °С. Высота снежного покрова 20-30 см. Годовое количество осадков в Центральной Якутской низменности равно 200 мм, а на Приленском плато – 300-400 мм. Безморозный период длится 90-110 дней. Во все сезоны года наиболее засушливым является район г. Якутска [Гаврилова, 1973]. В первой половине лета относительная влажность воздуха низкая. Во многих районах Центральной Якутии она составляет днем 30-40%, а в отдельные дни доходит до 10-15%, что способствует интенсивному испарению, иссушению почв, усилению концентрации почвенных растворов и выпадению солей в осадок в верхних горизонтах почвы [Еловская и др., 1966].

Осень начинается при устойчивом переходе среднесуточной температуры воздуха ниже +10 °С, при температуре в 13 часов дня еще выше 0 °С. Осенний период в Центральной Якутии длится более месяца: с конца августа – первых чисел сентября до второй декады октября. Она характеризуется усиленным вторжением арктических масс воздуха в «тыл» циклонов и вхождением

антициклонов. Усиление этих природных условий вызывает установление ясной солнечной и сухой погоды, с низкими положительными температурами. При ясном небе днем и ночью температура в пределах суток сильно колеблется. Падение температуры воздуха в этот сезон происходит также стремительно, как и рост их весной. Во второй половине октября в целом устанавливается зима.

Многолетняя мерзлота. Центральная Якутия расположена в области сплошного распространения криолитозоны, мощность которой составляет 500-600 м. Возраст многолетней мерзлоты, длительность пребывания мерзлой толщи непрерывно в мерзлом состоянии в Центральной Якутии оценивается от 300 тыс. лет до 1 млн. лет. И только в районах островной мерзлоты он снижается до 10 тыс. лет и менее.

Низкие зимние температуры при малой мощности снежного покрова способствуют промерзанию почвы, а короткий теплый период года исключает оттаивание почвы на большую глубину [Еловская и др., 1966].

2.1.2. Почвы и растительность

Почвы. Центральная Якутия располагает большим разнообразием почв, образующихся в суровых условиях резко континентального засушливого климата и развития сплошной многолетнемерзлой толщи, залегающей на небольшой глубине. Описываемая территория в почвенном отношении отличается большой пестротой, по почвенно-мелиоративному районированию в нее входит три провинции: Якутская Восточно-Сибирская таежно-мелкодолинная провинция мерзлотных палевых типичных и дерново-карбонатных почв; Центрально-Якутская таежно-аласная провинция мерзлотных палевых карбонатных почв в сочетании с луговыми и засоленными почвами аласов; Якутская долинно-степная провинция мерзлотных черноземов [Еловская и др., 1966]. Почвы аласов более гумусированы и обеспечены подвижными формами элементов питания, они отличаются более высоким накоплением физиологически важных элементов, чем почвы долин и водоразделов [Десяткин, 2008].

Растительность. По геоботаническому районированию Якутии Центрально-Якутский флористический и Яно-Индигирский флористический районы относятся к Центральной и Северо-Восточной Якутии, соответственно (рис. 7).

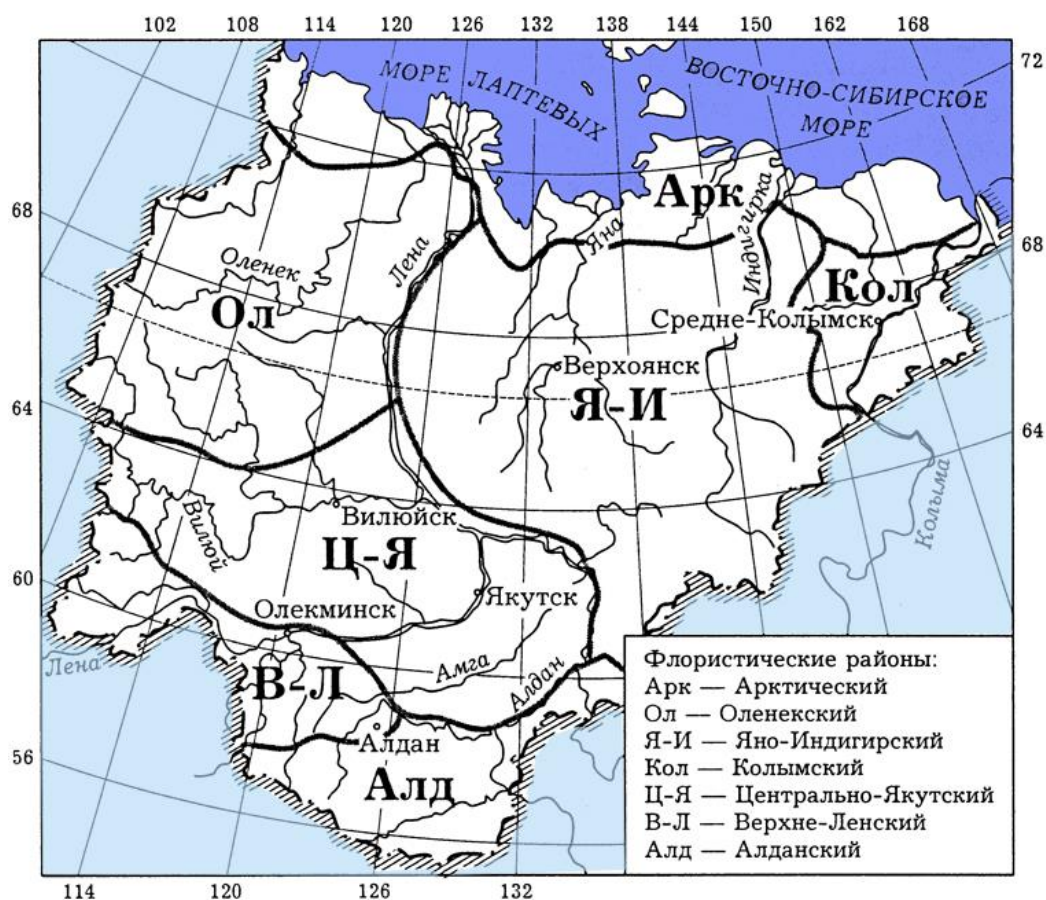


Рис. 7. Флористическое районирование Якутии

Особенностью растительности Центральной Якутии является широкое распространение среди тайги аласов, сочетание которых с лесами образует особый тип ландшафта. Аласы — это луга на месте высохших озер, образовавшихся в результате термокарста, т.е. вытаивания погребенных льдов. Размеры аласов колеблются от нескольких квадратных метров до десятков квадратных километров. У любого аласа периферийная часть значительно выше, чем дно. Поэтому влага имеет сток к центру аласа. В большинстве случаев они бессточные, заняты луговыми пространствами и небольшими, обычно усыхающими и засоленными озерами. Эти луга считаются наиболее благополучными по содержанию белков, углеводов и других физиологически активных веществ, в сравнении с лугами других фитоценозов. В их растительном

покрове преобладают злаковые и осоково-злаковые ассоциации, образующие своеобразный экологический ряд, располагающийся концентрическими поясами от периферии аласа к остаточному озеру.

В зависимости от степени увлажненности, засоления и рельефа местности на аласах, распространенных на суглинистых древнеаллювиальных отложениях с галофитным характером растительного покрова, формируются различные типы лугов. Например, на сильно засоленных аласах развиты бескильницевые луга (*Puccinellia Hauptiana*), а на слабо засоленных – осоковые и злаково-осоковые (*Carex lithophila*, *Alopecurus arundinaceus*, *Calamagrostis neglecta*). Затем следует средневлажный пояс разнотравно-злакового мелкопочковатого луга с доминированием в травостое *Calamagrostis langsdorffii* при незначительном участии осок и значительном – разнотравья: *Vicia cracca*, *Veronica longifolia*, *Ranunculus borealis*, *Iris setosa*, *Mulgedium sibiricum* и др. В следующем поясе тянется сухая полоса разнотравно-злаковых лугов, в травостое которых постоянно присутствуют *Festuca jacutica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Elymus jacutensis*, *Poa pratensis*, *Vicia cracca*, *Anemone sylvestris*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Lathyrus palustris* и др.

Пойменные луга в Центральной Якутии в балансе природных лугов занимают второе место после аласных. Преобладающими видами кормовой растительности крупных притоков Лены (Вилюя, Алдана, Амги и Татты) являются ячменево-лисохвостные и бескильницево-злаковые луга с разнотравьем. Эти луга из года в год дают устойчивую продуктивность, весной, осенью и зимой.

В Центральной Якутии доминируют равнинные лиственничные леса (брусничные, бруснично-зеленомошные с участием ели, разнотравно-брусничные, ольхово-брусничные и толокнянковые с сосной, голубичные с березой и сосной) на водоразделах с примесью *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb., *Alnus fruticosa* Rupr. Сосновые леса занимают хорошо прогреваемые и сухие участки южных склонов и вершин водоразделов среди лиственничной тайги. Еловые леса приурочены к долинам рек, распространены небольшими ленточными массивами,

образуют хвощево-кустарниково-зеленомошные, бруснично-зеленомошные с листовницей типы [Тимофеев, 2003].

Как отмечалось выше, благоприятные условия для прохождения I фазы холодого закаливания растений складываются при солнечной и прохладной (днем около 10 °С, ночью около 2 °С) погоде, способствующей накоплению в их клетках защитных биологически активных веществ. За дату прекращения вегетации растений осенью принимают переход среднесуточной температуры через 5 °С, а переход через 0 °С, в сторону отрицательных температур – за начало зимы. Переходы среднесуточной температуры воздуха через 10 °С до 0 °С и через 5 °С до 0 °С в Центральной Якутии составляют около 25 и 7 дней, соответственно (рис. 8). По-видимому, именно в это время у северных растений постепенно формируется способность переносить длительный низкотемпературный стресс.

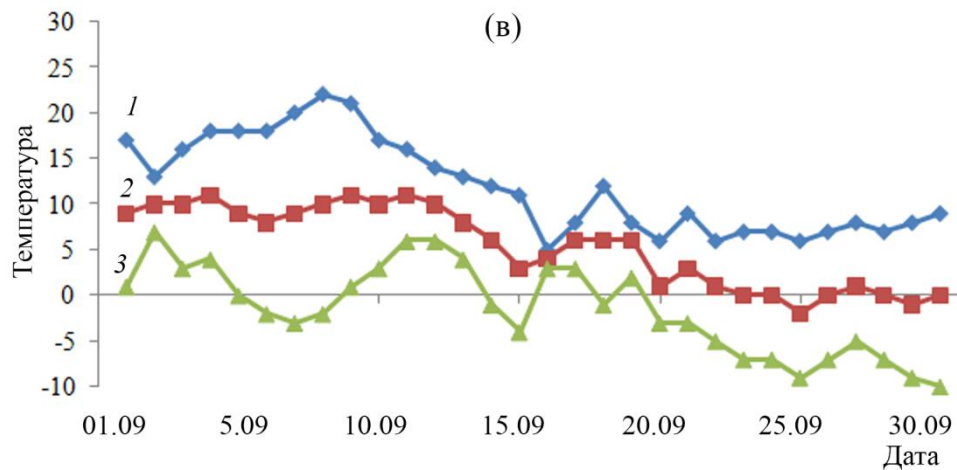
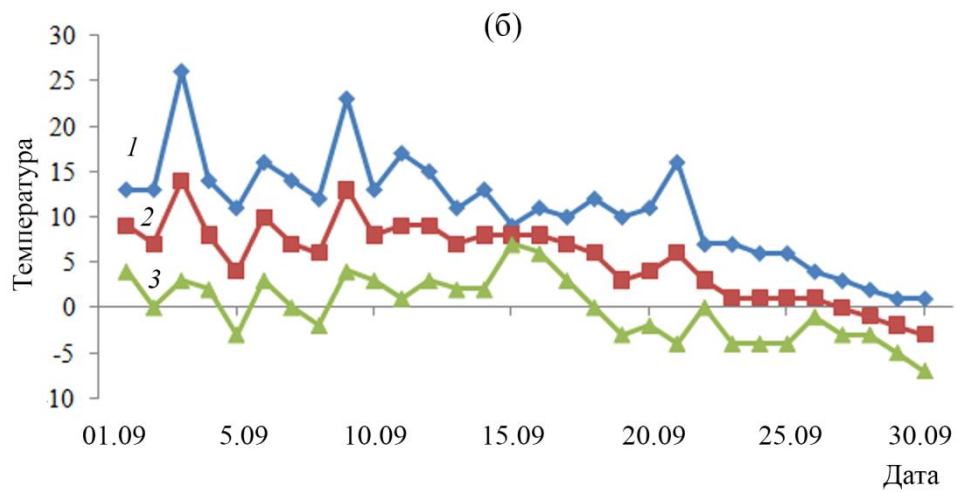
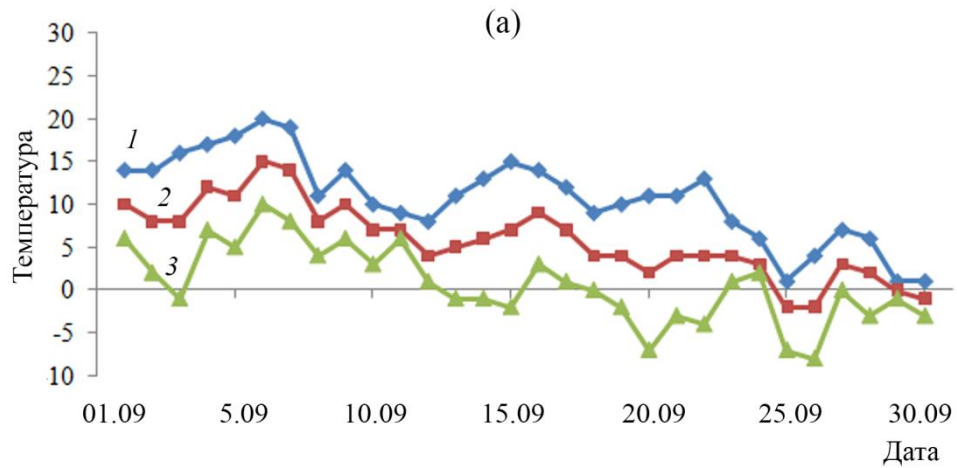


Рис.8. Изменение температуры воздуха в период холодного закаливания осенневегетирующих травянистых, древесных и кустарниковых растений Центрально-Якутского флористического района. Якутск: а – 2013 г., б – 2014 г., в – 2015 г.; 1 – максимальная, 2 – средняя, 3 – минимальная. [http://www.wunderground.com]

2.2. Природные условия Северо-Восточной Якутии

2.2.1. Климат и многолетняя мерзлота

Климат. Географическое положение Северо-Восточной Якутии и удаленность от теплых морей Верхоянской горной системы определяют климатические условия Яно-Индигирского флористического района. Его климат также как и на всей территории Якутии, резко-континентальный с экстремально низкими зимними и высокими летними температурами воздуха при малом количестве выпадающих осадков. Вместе с тем высокогорная часть района отличается более мягким климатом и большим количеством выпадающих осадков, которые приходятся в основном на летний период. На Яно-Индигирском нагорье выпадает от 150 до 350 мм, тогда как в высокогорьях (хребты Верхоянский, Момский, Черский и т.д.) – от 700 мм и более осадков в год [Разнообразие ..., 2005].

По многолетним наблюдениям [Винокуров, 2009], среднегодовая температура в районе Верхоянска составляет $-15,6$ °С. Самые низкие среднемесячные температуры наблюдаются в январе от $-47,4$ до $51,2$ °С. В районе Верхоянска началом зимы (-5 °С) считается конец сентября – начало октября и сохраняется до мая. Переходы от осени к зиме и от зимы к лету происходят быстро.

Вегетационный период начинается в третьей декаде мая. Средняя продолжительность безморозного периода составляет 69 дней. Последний заморозок весной отмечен для Верхоянска 15 июня.

Многолетняя мерзлота. Территория Северо-Восточной Якутии находится в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты, которая распределена неравномерно и имеет различную мощность. Многолетнемерзлые породы влияют на своеобразие приземного климата и почвообразовательных процессов. На большей части высоких горных систем Верхоянского хребта мощность мерзлой толщи достигает 700 м и более, а в горах, расположенных восточнее, она не превышает 700 м. Для горных условий характерны также многочисленные

крупные и мелкие наледи («тарыны»), распространенные в долинах горных рек и речек. На местах стаивания наледей образуются лишённые растительности участки долин – наледные поляны [Разнообразие ..., 2005].

2.2.2. Почвы и растительность

Почвы. По почвенно-географической классификации высокогорная часть Яно-Индибирского флористического района относится к Верхоянской горно-гольцово-тундрово-таежной провинции, характерной особенностью которой является широкое распространение в верхних поясах гор горно-гольцовых, горно-тундровых почв, торфяно-болотных в нижнем, таежном поясе. Низкогорная и равнинная части района принадлежат Центрально-Верхоянской и плоскогорной таежной провинции, в которой распространены перегнойно-глеевые, мерзлотные пойменные дерновые и мерзлотные торфяные глеевые почвы [Еловская и др., 1966; Саввинов, 1976].

Растительность. В бассейне рек Яна и Индибирка распространены заболоченные, настоящие и остепненные луга, а также фрагменты степей на южных склонах коренных берегов. Из них наибольшее распространение имеют заболоченные луга из осок и влаголюбивых злаков – вейника (*Calamagrostis neglecta*) и Лангсдорфа (*C. langsdorfii*), арктофилы рыжеватой (*Arctophila fulva*), манника водного (*Glyceria aquatica*) и бекмании восточной (*Beckmannia syzigachne*). На избыточно увлажненных участках обширные площади занимают травяные болота с пушицей узколистной (*Eriophorum angustifolium*), осоками прямоколось (*Carex atheroides*), безжилковой (*C. enervis*), пузыреватой (*C. vesicata*). В этих же местах имеются луга с осокой блестящей (*C. lugens*) и вилюйской (*C. wiluica*). Из всех вышеназванных травянистых растений наибольшую кормовую ценность представляют арктофилевые и пестрохвощевые луга, подвергающиеся длительному затоплению паводковыми водами. Они не успевают пройти полностью цикл развития и оказываются под снегом в фазе колошения, сохраняясь в зеленом состоянии.

По берегам озер и горных речек распространены разнотравно-злаковые луга, заросли хвощей пестрого и топяного, а также чозениевые рощи. В мшистых лиственничных лесах часто встречается хвощ камышковый. В общем фонде фитоценозов Северо-Восточной Якутии на долю луговых и лугово-болотных группировок приходится 90%, степных – 5, тундровых – 3, вейниковых гарей – 2%. По данным последней инвентаризации, в Яно-Индибирском флористическом районе насчитывается 982 вида высших сосудистых растений [Разнообразие..., 2005]. Многие осенневегетирующие травянистые, древесные и кустарниковые растения, начиная с третьей декады августа до третьей декады сентября, подвергаются холодовому закаливанию низкими положительными температурами (рис. 8)

Таким образом, анализ особенностей роста, развития и кормовой ценности травянистых растений Центральной и Северо-Восточной Якутии в зависимости от степени увлажненности почв, световых и температурных условий, а также рельефа местности позволили сделать следующие выводы.

Во-первых, злаково-осоковые избыточно-увлажненные и заболоченные аласные луга, арктофилево-пушицевые и хвощовые фитоценозы Центрально-Якутского, Яно-Индибирского флористического районов Якутии, подвергаются ежегодно длительному заливанию паводковыми водами. В этих условиях вегетация растений начинается поздно, они часто не успевают пройти весь цикл роста и развития, и, уходя под снег, сохраняют значительную свою часть (до 20-50%) в зеленом замороженном состоянии, при этом происходит криоконсервация питательных и биологически активных веществ (витаминов).

Во-вторых, экстремально низкие температуры зимой и весьма высокие температуры летом, приводящие к дефициту влаги в воздухе и почве обуславливают ускоренное прохождение северными травянистыми растениями этапов онтогенеза. Здесь интересно то, что многие виды злаковых и осоковых обладают высокой возобновляемостью при преждевременном отмирании их надземной части (раннее старение, стравливание травоядными животными, действие града, ветра, хозяйственное скашивание и т.д.). Поэтому, выросшие из

прикорневых почек поврежденных растений молодые побеги (отава), адаптированные к низким положительным температурам и замороженные естественным холодом при наступлении отрицательных температур воздуха, уходят под снег частично с зелеными листьями.

Многие эколого-физиологические исследования, проведенные в Центральной и Северо-Восточной Якутии [Перк, Коробкова, 1987; Петров и др., 2010, 2011, 2016] свидетельствуют о том, что преобладающими метеорологическими элементами осеннего периода является наличие большого числа ясных солнечных дней, необходимых для фотосинтеза, и прохладных ночей, задерживающих расходование углеводов на дыхание. В этот период выпадает около 10-15% годового количества осадков. Продолжительность периода с низкими положительными температурами воздуха, подходящими для прохождения I фазы холодого закаливания осенневегетирующих травянистых, древесных и кустарниковых растений в условиях Центральной и Северо-Восточной Якутии, составляет 30-40 дней соответственно (рис. 9). Многие виды осоковых, злаковых и хвощовых растений, подвергаясь длительному холодовому закаливанию, сохраняются до глубокой осени в зеленом виде и в таком состоянии уходят под снег. Это связано с тем, что в условиях криолитозоны в начале зимнего сезона сведены к минимуму такие неблагоприятные явления как вымокание, выпревание и выпираание растений, связанные с отсутствием возвратных потеплений, широко распространенных в регионах с мягким климатом.

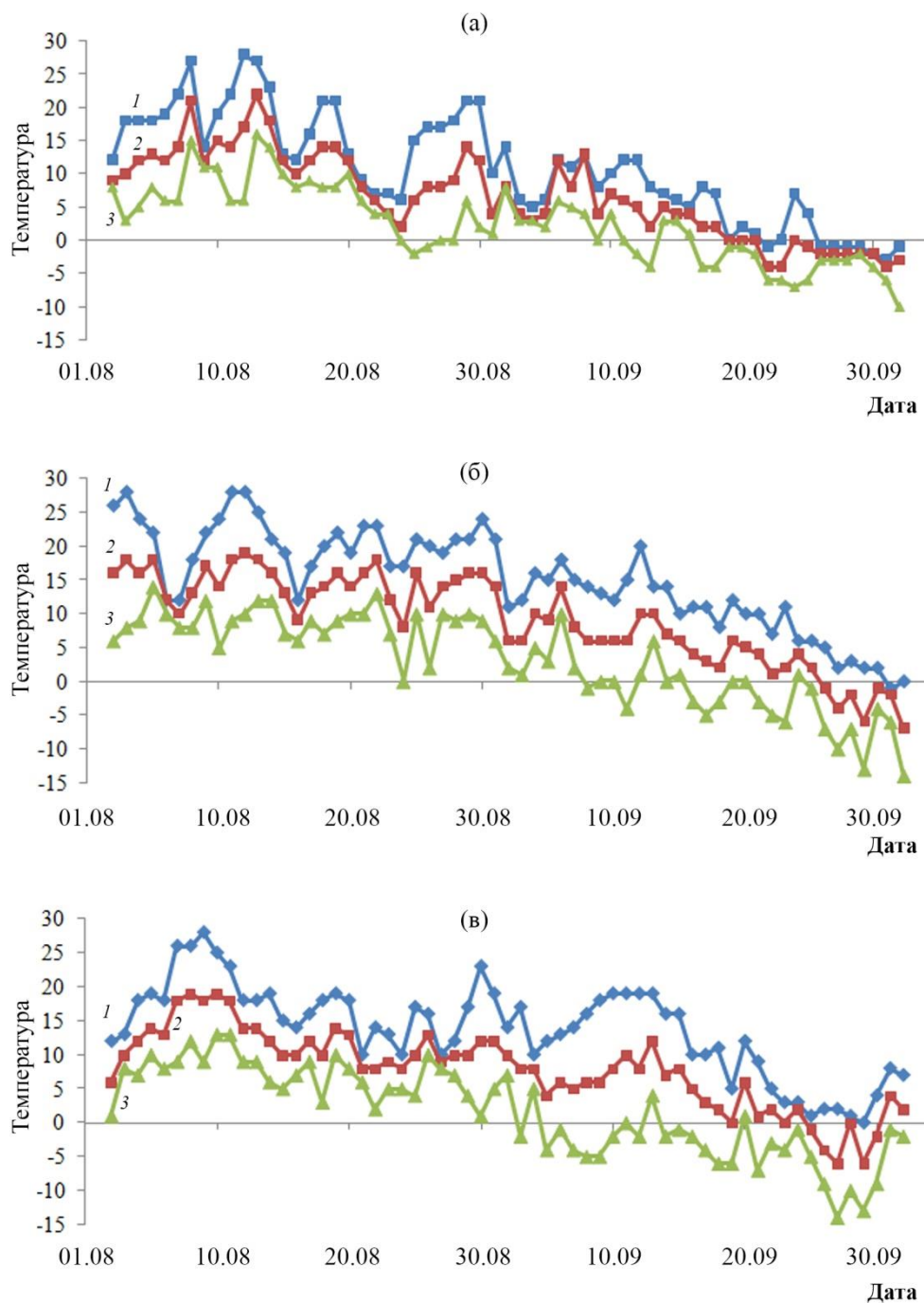


Рис. 9. Изменение температуры воздуха в период холодого закаливания осенневегетирующих травянистых, древесных и кустарниковых растений Яно-Индибирского флористического района. г. Верхоянск: а – 2013 г., б – 2014 г., в – 2015 г.; 1 – максимальная, 2 – средняя, 3 – минимальная. [<http://www.wunderground.com>]

2.3. Объекты и методы исследования

2.3.1. Объекты и условия проведения полевых опытов

Местом проведения исследования были выбраны два флористических района Якутии (рис. 7): Центрально-Якутский (Центральная Якутия, Якутск, окрестности Якутска, 62° с.ш., 129 в.д.) и Яно-Индигирский (Северо-Восточная Якутия, окрестности Верхоянска, среднее течение р. Туоустах, 67° с.ш., 137° в.д.). Как видно из предыдущего раздела эти флористические районы резко контрастны по целому ряду экологических характеристик, наиболее выраженным является температурный фактор. Сравнительно короткий вегетационный период (95 и 70 дней), низкие зимой (-60 °С и 68 °С) и высокие температуры летом (+40 °С и 38 °С) воздуха, приводящие к дефициту влаги в воздухе и почве, характеризуют экстремальные условия произрастания растений в Центральной и Северо-Восточной Якутии.

Объектами исследования служили одно-, многолетние травянистые, древесные и кустарниковые виды: флаговые листья овса посевного (*Avena sativa* L.) и костреца безостого (*Bromopsis inermis* Leys.), произрастающие в Центральной Якутии и побеги споровых видов из семейства хвощовых: хвоща пестрого (*Equisetum variegatum* Schleich. ex Web) и камышкового (*E. scirpoides* Michx), произрастающие в Северо-Восточной Якутии, а также почки березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.), ольхи кустарниковой (*Alnus fruticosa* Rupr.), хвоя второго года сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающие в Центральной Якутии.

Ниже приведена краткая характеристика использованных в работе одно-, многолетних травянистых, древесных и кустарниковых видов растений.

Овес посевной (*Avena sativa* L.) – однолетняя зерновая культура высотой 60-100 см с прямым, кустистым стеблем. Является одним из немногих видов, культивируемых в условиях криолитозоны на кормовые цели (зерно, зеленая масса).

Кострец безостый (*Bromopsis inermis* Leys.) – многолетнее травянистое луговое растение со стеблями до 60-100 см в высоту и длинным корневищем. Устойчив к воздействию низких температур и затоплению. Ценная кормовая культура, возделываемая на сенокосах и долголетних пастбищах.

Хвощ пестрый и камышковый (*Equisetum variegatum* Schleich. ex Web и *E. scirpoides* Michx) - растения из семейства Хвощевых (*Equisetaceae*), широко распространенное в долинах мелких горных речек, впадающих в Яну, Индигирку, Колыму и другие северные реки. Вечнозеленые травянистые длиннокорневищные многолетники. Высота - от 10 до 30 см. Образует небольшие кустики из приподнимающихся побегов. Данные виды произрастают в особо суровом климате Северо-Восточной Якутии – на Полюсе холода (Яно-Индигирский флористический район, окрестности Верхоянска, среднее течение р. Туостах, 67° с.ш., 137° в.д.).

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – вид относится к отделу голосеменных растений (*Pinophyta* или *Gymnospermae*). Класс – хвойные (*Pinopsida*). Подкласс – хвойные (*Pinidae*). Порядок — сосновые (*Pinales*). Семейство – сосновые (*Pinaceae*). Род – сосна (*Pinus*). В условиях Центральной Якутии сосна произрастает на хорошо прогреваемых и аэрируемых песчаных и супесчаных почвах. Ксерофит, олиготроф, светолюбива, негазоустойчива. Слабосолеустойчива. Холодо- и морозоустойчивая порода, легко выдерживает зимние отрицательные температуры Якутии до 56 – 59 °С [Встовская, 1986; Тимофеев, 2003]. Естественно произрастает на территории Якутского ботанического сада. Вегетирует с третьей декады мая, когда среднесуточная температура воздуха находится в пределах 4–15 °С. Продолжительность фазы набухания почек 13–20 дней. Среднесуточная температура воздуха в течение прохождения этой фазы 10 – 12 °С. Распускание хвои наблюдается в июне в течение 20-25 дней. Продолжительность цветения составляет 5 – 7 дней при средней температуре воздуха 18–20 °С.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) – вид относится к отделу голосеменных растений (*Pinophyta* или *Gymnospermae*). Класс – хвойные (*Pinopsida*). Подкласс – хвойные (*Pinidae*). Порядок – сосновые (*Pinales*). Семейство – сосновые (*Pinaceae*). Род – ель (*Picea*). Это бореальный евразийский вид с широким ареалом, одна из темнохвойных лесообразующих пород Якутии. В Центральной Якутии ель сибирская образует только чистые ельники в виде узких лент по береговым валам островов и высокой пойме долины реки Лена. Мезофит. Мезотроф. Несолеустойчива. Теневынослива. Газоустойчива. Рост медленный. Она – наиболее морозоустойчивая и зимостойкая из елей и переносит 60 °С мороза [Встовская, 1986; Тимофеев, 2003]. Средняя высота 7 – 9 м. Возраст деревьев 30-40 лет. Насаждения расположены на территории Ботанического сада ИБПК.

Береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukacz.). Входит в род Берёза (*Betula*) подсемейства Берёзовые (*Betuloideae*) семейства Берёзовые (*Betulaceae*) и порядка Букоцветные (*Fagales*). Дерево до 23 м высотой и 15-25 см в диаметре. Ареал: Восточная Сибирь, Дальний Восток. В Якутии распространена повсеместно, за исключением арктической зоны. Растет по сухим местам, на лесных склонах. Вегетирует с конца мая. Цветет в период до полного распускания листьев в конце мая-начале июня, но не более 10 дней. Семена созревают к 1 августа и осыпаются постепенно, большей частью в марте. Масса 1000 семян - 0,26 г. Семена отличаются сравнительно высокой лабораторной всхожестью (60%). Рост побегов - с начала июля до начала августа, у девятилетних экземпляров высотой 160 см он составил 16,8 см [Петрова и др., 2000].

Ольха кустарниковая (*Alnus fruticosa* Rupr.). Относится к растениям отдела покрытосеменные (*Angiospermae*) порядка букоцветные и семейства березовые (*Betulaceae* S.F. Gray). Представляет собой кустарник до 6 м высотой с простыми ярко-зелеными, смолистыми листьями с очень мелкими острозубчатыми краями. Соплодие не распадается и долго висит на дереве в виде темных шишек. Почки сидячие, островатые и смолистые с 3-5 покровными чешуями. Мезофит. Незасухоустойчив. Мезотроф. Теневынослива [Встовская,

1987]. Цветет до полного распускания листьев в конце мая в течение 5-7 дней. Семена созревают в конце августа. Рост побегов заканчивает в конце июня - начале июля.

Условия произрастания, холодого закаливания и зимовки растений.

В период вегетации озимых культур устойчивость к низким температурам очень низка, с наступлением зимнего сезона их морозоустойчивость значительно повышается. Это связано с тем, что периоду зимовки предшествует процесс холодого закаливания растительного организма при низких положительных температурах воздуха. Известно, что на разных этапах онтогенеза способность растений к закаливанию не одинакова: она тем меньше, чем ближе растение к репродуктивной фазе [Трунова, 1984, 2007].

Поэтому, схема полевого опыта строилась таким образом, чтобы у выращиваемых травянистых растений не происходило огрубление побегов до периода достижения среднесуточных низких положительных температур от +5 °С до 0 °С в Центральной Якутии (середина сентября - начало октября) составляет около двух недель.

С этой целью одно- и многолетние травянистые растения, например, овес посевной, кострец безостый сортов Нюрбинская и Аммачаан соответственно, выращивали на опытном участке (площадь делянок 8 м²), расположенном на средней пойме р. Лена (окрестности Якутска, 62° с.ш., 129° в.д.). Почвы участка – пойменные луговочерноземные, сформированные на легком суглинке. Овес посевной контрольного варианта (I срок сева) высевался в оптимальные для климатического региона сроки (конец мая - начало июня), опытный вариант (II срок сева) – в более поздние сроки (в середине июля). В фазе цветения летне-вегетирующие контрольные растения костреца безостого скашивали с целью стимулирования закладки новых вегетативных побегов. Отрастающие новые побеги одно- и многолетних травянистых растений опытного варианта проходили период закаливающих среднесуточных низких положительных температур воздуха от +5 ° до 0 °С, в течение не менее двух недель.

В период первой фазы закаливания (середина сентября - начало октября) в Центральной Якутии складываются самые благоприятные погодные условия для повышения криорезистентности отстающих в развитии травянистых растений. Преобладающими метеорологическими элементами является наличие большого числа ясных солнечных дней, необходимых для фотосинтеза, и прохладных ночей, задерживающих расходование углеводов на дыхание. Именно в этот период у растений постепенно формируется способность переносить первые отрицательные температуры. Осенневегетирующие травянистые растения, подвергаясь холодovому закаливанию, сохраняются до поздней осени в зеленом виде и в таком состоянии уходят под снег. Этому способствует то, что в условиях криолитозоны в начале зимнего сезона сведены к минимуму такие неблагоприятные явления как выпревание и выпирание растений, связанные с отсутствием возвратных потеплений, широко распространенных в регионах с мягким климатом [Петров, 2016].

Древесные и кустарниковые виды произрастают в лесопарковой зоне на территории Ботанического сада Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, расположенного на второй надпойменной террасе долины р. Лены в 7 км к западу от г. Якутска (62°15' с.ш., 129°37' в.д.). Температуру воздуха на участках произрастания травянистых, древесных и кустарниковых видов регистрировали с помощью термографов DS 1922 LiBitton ("Dallas Semiconductor", США). Интервал между измерениями 1 ч. Точность измерения ± 0.5 °С. Для Полюса холода (Верхоянск) использовали метеоданные, взятые из открытых источников [<http://www.wunderground.com>].

Фиксация растительного материала. Отбор проб для анализов осуществляли в первую половину дня (9:00 – 11:00). После сбора образцов растительный материал (2-4 г) измельчали в ступке в жидком азоте и высушивали на лиофилизаторе ("VirTis", США).

Ниже приводится краткое описание методов определения состава и содержания фосфолипидов и жирных кислот суммарных липидов, использованных в лабораторно-полевых опытах (2012-2015 гг.) по изучению их

роли в регуляции адаптации травянистых, древесных и кустарниковых видов растений к низкотемпературному стрессу.

2.3.2. Методы количественного анализа

Количественное определение суммарных липидов в растительных тканях. Экстракцию липидов проводили по модифицированному методу [Bligh et. al., 1959]. Для этого к лиофильно высушенному растительному материалу (20 мг) добавляли 5 мл смеси хлороформ : метанол (2:1) в присутствии антиоксиданта 0,001% ионола, далее тщательно перемешивали и оставляли на 15-30 мин до полной диффузии липидов в растворитель. Количественно переносили раствор в делительную воронку через фильтр, тщательно промывая трижды ступку и фильтр (по 2 мл) смесью растворителей. Для лучшего расслаивания фаз добавляли воду (2 мл) и экстрагировали липиды. Для удаления хлороформа из экстракта липидов использовали роторный испаритель RVO-64 (Чехия). Количество СЛ в экстрактах определяли взвешиванием высушенных под вакуумом до постоянного веса аликвот экстракта.

Количественное определение состава и содержания жирных кислот суммарных липидов в растительных тканях. Для получения метиловых эфиров жирных кислот к экстракту липидов после удаления растворителя добавляли 1% метанольный раствор H_2SO_4 и нагревали на водяной бане при $55\text{ }^{\circ}C$ в течение 30 мин [Christie, 1993]. После охлаждения метиловые эфиры жирных кислот трижды экстрагировали гексаном. Гексановый экстракт концентрировали с помощью роторного испарителя. Дополнительную очистку МЭЖК проводили методом ТСХ в камере с бензолом в качестве подвижной фазы ($R_f = 0.71-0.73$) на стеклянных пластинках с силикагелем КСК (Россия). Для визуализации зоны МЭЖК пластинки опрыскивали 10% H_2SO_4 в метаноле и нагревали в сушильном шкафу при $100\text{ }^{\circ}C$. Зону МЭЖК удаляли с пластинки шпателем и элюировали с силикагеля (*n*)- гексаном.

ГХ-МС. Анализ полученных метиловых эфиров жирных кислот проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-

спектрометра 5973/6890N MSD/DS Agilent Technology (США). Для разделения использовали капиллярную колонку HP-INNOWAX (30м × 250 мкм × 0,50 мкм). Неподвижная фаза – полиэтиленгликоль. Подвижная фаза: гелий, скорость потока газа 1 мл/мин. Температура испарителя 250 °С, источника ионов 230 °С, детектора 150 °С, температура линии, соединяющей хроматограф с масс-спектрометром, 280 °С. Диапазон сканирования 41-450 а.е.м. Объем вводимой пробы – 1 мкл, разделение потоков 5:1. Хроматографирование выполняли в изократическом режиме при 200 °С. Регистрацию проводили по полному ионному току (режим SCAN).

Идентификация и расчет интегральных показателей. Идентификацию метиловых эфиров жирных кислот проводили с помощью расчета эквивалентной длины алифатической цепи [Бочаров, Джанумов, 1978]. При необходимости использовали библиотеки масс-спектров NIST 08, Wiley 7, Christie, а также сравнение времени удерживания аналита со временами удерживания стандартных соединений. Относительное содержание жирных кислот определяли в весовых процентах от общего их содержания в исследуемом образце. Содержание метиловых эфиров жирных кислот в образцах и содержание суммарных липидов в каждой фракции определяли взвешиванием с помощью электронных весов GR-120 (A&N Company Ltd., Япония).

Для характеристики степени ненасыщенности липидов использовали коэффициент ненасыщенности (k) и индекс двойной связи (ИДС) [Lyons et al., 1964]:

$$k = \sum P_{\text{ненасыщенных}} / \sum P_{\text{насыщенных}}, \text{ где } P - \text{ содержание кислоты, \%}$$

ИДС = $\sum P_j n_j / 100$, где P_j – содержание кислоты, % и n_j – количество двойных связей в каждой кислоте.

Активность ацил-липидных мембранных $\omega 9$ -, $\omega 6$ - и $\omega 3$ - десатураз, отвечающих за введение двойных связей в углеводородные цепи олеиновой (C18:1(n-9)), линолевой (C18:2(n-6)) и α -линоленовой (C18:3(n-3)) ЖК, рассчитывали, как стеароил- (SDR), олеоил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения [Jaworski, Stumpf, 1974].

$$\text{SDR} = (\%C18:1)/(\%C18:0+\%C18:1);$$

$$\text{ODR} = (\%C18:2 + \%C18:3)/(\% C18:1+\% C18:2 + \%C18:3);$$

$$\text{LDR} = (\%C18:3)/(\% C18:2 + \%C18:3)$$

Количественное определение фосфолипидов и их разделение в растительных тканях. Разделение фракций ФЛ на индивидуальные липиды проводили методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) [Шталь, 1965; Беленький и др., 1984]. В работе использовались готовые хроматографические пластинки Sorbfil ПТСХ-АФ-В-УФ (10 x 10 см, Россия). Проявление липидов осуществляли обрызгиванием пластинок 10% -ым раствором H_2SO_4 в этаноле и последующим нагреванием при температуре 180 °С в течение 15 мин, а также проявляли ФЛ в атмосфере йода.

Для обнаружения и идентификации фосфолипидов в растительном материале использовали специфические реагенты: для фосфорсодержащих компонентов молибденовый синий [Vaskovsky, Latyshev, 1975], для холинсодержащих липидов - реактив Драгендорфа, приготовленный по методу, описанному Вагнером с соавторами [Wagner et al., 1961], для аминокислотсодержащих липидов - 0,2% -ый раствор нингидрина в ацетоне [Кейтс, 1975].

Количественное определение содержания фосфолипидов проводили по методу Васьковского [Vaskovsky et al., 1975]. Для этого, мерным капилляром на пластинку ТСХ наносили исследуемый экстракт. Для разделения полярных липидов использовали двумерную систему: первое направление - хлороформ–метанол–бензол–28% NH_4OH , 65:30:10:6, второе направление - хлороформ–метанол–уксусная кислота–ацетон–бензол–вода, 70:30:4:5:10:1. Для определения содержания фосфора в фосфолипидах, разделенных ТСХ, силикагель из зон, содержащих разделенные фосфолипиды, переносили микрошпателем в пробирки, добавляли в каждую 0,05 мл 72% хлорной кислоты и сжигали при 180-200 °С в течении 15-20 мин, помещая пробирки в нагреваемый алюминиевый блок так, чтобы верхняя часть пробирки служила воздушным холодильником для паров хлорной кислоты. После охлаждения добавляли в пробирки по 0,45 мл рабочего реагента (к 5,5 мл универсальному молибдатному реагенту добавляли 26 мл 1N

серной кислоты довели объём до 100 мл дистиллированной водой. Реагент использовали в течение недели). Смесь в пробирке тщательно перемешивали с помощью шейкера. Пробирки помещали на кипящую водяную баню на 15 мин, охлаждали и измеряли величину оптической плотности при 815 нм. В качестве холостой пробы брали аликвоту растворителя, в которой находился липидный экстракт. Поглощение холостой пробы не должно превышать 0,040-0,050 оптических единиц [Vaskovsky et al., 1975].

Статистическая обработка. Отбор образцов производили с 2012 по 2015 гг. Каждый лабораторно-полевой опыт состоял из трех-шести параллельных независимых повторностей. ($n=3-6$). Данные биохимических показателей, полученные с помощью описанных выше методов, обрабатывали методом однофакторного дисперсионного анализа с уровнем значимости 0,05 в среде Microsoft Excel 2007. В таблицах и на рисунках представлены средние арифметические величины и их стандартные отклонения. Достоверность различий сравниваемых средних значений оценивали с помощью t-критерия ($P<0,05$), гипотезу о нормальности распределения проверяли с помощью критерия Шапиро-Уилка.

Глава III. Результаты и обсуждение

3.1. Результаты

Способность тех или иных растительных форм к синтезу и накоплению химических веществ определяется специфическим типом обмена веществ, который сформировался у них в процессе эволюции и закреплен генетически.

Под действием факторов внешней среды, обеспечивающих рост, развитие и устойчивость летне- и осенневегетирующих растений происходят периодические сдвиги в обмене веществ. Так, например, как отмечалось выше, известно, что при низких положительных температурах воздуха растительная клетка обогащается большим количеством самых энергоемких веществ, таких как липиды. Для выяснения роли липидного обмена в холодовом закаливании при осенних низких положительных температурах в условиях криолитозоны Якутии был проведен сравнительный анализ различий по содержанию и составу суммарных липидов, фосфолипидов, а также жирных кислот травянистых и древесных растений в летний и осенний периоды.

3.1.1. Содержание суммарных липидов и фосфолипидов в листьях *Avena sativa* L. и *Bromopsis inermis* Leys. Центральной Якутии

Avena sativa L. Способность растений синтезировать липиды оценивали по количеству экстрагированных суммарных липидов (СЛ). Как свидетельствуют результаты анализа (табл. 2) наблюдается два типа динамики изменения содержания суммарных липидов в листьях овса в зависимости от срока посева в период вегетации. В контрольном варианте (I срок сева 31.05) у *A. sativa* в период с 07.07 по 11.07 во время активной вегетации (выход в трубку) содержание СЛ менялось от $98,9 \pm 6,9$ до $113,5 \pm 7,2$ мг/г сух. массы - с 14.07 по 25.07 во время выметывания у овса посевного наблюдалось высокое содержание уровня СЛ, которое составило $126,7 \pm 9,3$ до $129,3 \pm 8,9$ мг/г сух. массы.

В опытном варианте (II срок сева 15.07) в листьях *A. sativa* с 25.07 по 11.09 во время начала роста побегов, трубкования и выметывание (активная вегетация и остановка роста) шло постепенное увеличение содержания СЛ от $72,5 \pm 5,3$ до

128,2 ± 8,3 мг/г сух. массы. В листьях овса посевного, во время первой фазы закаливания с 25.09 по 30.09, когда среднесуточная температура воздуха снизилась с 9 до 1 и -3 °С, наблюдалось наиболее высокое количество СЛ: от 153,9 ± 10,3 до 155,1 ± 9,9 мг/г сух. массы. Второй срок сева (опытный вариант) позволял растению поддерживать на наиболее высоком и относительно постоянном уровне содержание СЛ 153,9 - 155,1 мг/г по сравнению с первым сроком сева (контрольным) – 126,7 – 129,3 мг/г сух. массы.

Таблица 2. Сезонная динамика содержания суммарных липидов в побегах однолетнего злака *Avena sativa* L. при разных сроках сева

Дата отбора проб	Т, °С*		Варианты, фазы развития (закаливания)	Содержание мг/г сухой массы
	мин.	средн.		
Контрольный вариант - I срок сева (31.05)				
07.07	14	18	выход в трубку	98,9 ± 6,9
11.07	13	21	выход в трубку	113,5 ± 7,2
14.07	17	23	выметывание	126,7 ± 9,3
25.07	16	21	Созревание	129,3 ± 8,9
Опытный вариант - II срок сева (15.07)				
25.07	16	21	Всходы	72,5 ± 5,3
11.09	1	9	выход в трубку, выметывание	128,2 ± 8,3
25.09	-4	1	первая фаза закаливания	153,9 ± 10,3
30.09	-7	-3	вторая фаза закаливания	155,1 ± 9,9

Примечание: Т, °С* - температура воздуха, n=6, во всех вариантах обработки отличия значимы (P<0,05).

***Bromopsis inermis* Leys.** Как показывают данные в таблице 3, в летнее время от 06.06 до 16.06 у многолетнего костреца безостого в вариантах без срезки надземной части отмечалось низкое содержание СЛ, оно варьировало в пределах 25,8 ± 3,4 до 30,0 ± 3,8 мг/г сух. массы. Постепенно, по мере роста и развития (фаза выметывание, созревание) многолетнего злака, шло накопление СЛ и в период от 11.07 до 25.07 содержание суммарных липидов составляло от 44,0 ± 3,2 до 56,8 ± 5,6 мг/г сух. массы.

У опытных растений костреца, вырастающих после скашивания (отава) во время начала роста, а также на фазе выхода в трубку содержание СЛ немного снижается с 93,3 ± 4,7 до 88,9 ± 4,9 мг/г сух. массы. Затем содержание фракций СЛ начиная с 11.09 (выметывание) и во время первой фазы закаливания с 25.09 до

30.09 заметно повышается по сравнению с контрольным вариантом и варьирует в пределах от $124,4 \pm 8,9$ до $136,8 \pm 7,4$ мг/г сух. массы. Как видно из таблицы 3, в вариантах после срезки надземной части (отава), во всех осенневегетирующих побегах костреца безостого, наблюдается относительно высокое содержание СЛ по сравнению с контрольными растениями.

Таблица 3. Сезонная динамика содержания суммарных липидов в побегах многолетнего злака *Bromopsis inermis* Leys до и после скашивания

Дата отбора проб	Т, °С*		Варианты, фазы развития (закаливания)	Содержание мг/г сухой массы
	мин.	средн.		
Контрольный вариант - растения без скашивания				
06.06	3	12	Кущение	$25,8 \pm 3,4$
16.06	12	16	выход в трубку	$30,0 \pm 3,8$
11.07	13	21	Выметывание	$44,0 \pm 3,2$
25.07	16	21	Созревание	$56,8 \pm 5,6$
Опытный вариант - растение после скашивания (15.07)				
25.07	16	21	начало отрастания побегов (отава)	$93,3 \pm 4,7$
18.08	7	16	выход в трубку	$88,9 \pm 4,9$
11.09	1	9	выметывание	$124,4 \pm 8,9$
25.09	-4	1	первая фаза закаливания	$133,8 \pm 6,2$
30.09	-7	-3	вторая фаза закаливания	$136,8 \pm 7,4$

Примечание: Т, °С* - температура воздуха, n=6, во всех вариантах обработки отличия значимы ($P < 0,05$).

В результате исследования индивидуального состава ФЛ овса посевного (рис. 10, А) и костреца безостого (рис 10, Б) были выявлены следующие ФЛ: фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилинозит (ФИ), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), фосфатидилглицерин (ФГ), фосфатидная кислота (ФК) и дифосфатидилглицерин (ДФГ). Все обнаруженные ФЛ характеризовались индивидуальной динамикой содержания в течении исследуемого периода (рис. 11 и 11). Результаты анализа показали, что основным фосфолипидом в листьях злаковых являлся ФХ, причем его содержание в листьях многолетнего костреца безостого было выше, чем у овса посевного на $5,6$ мг/г сух. массы. Содержание ФХ изменялось: у овса посевного от $4,1$ до $16,3$, у костреца безостого от $6,0$ до $21,9$ мг/г сух. массы. Динамика содержания ФХ совпадала с динамикой содержания суммарных фосфолипидов.

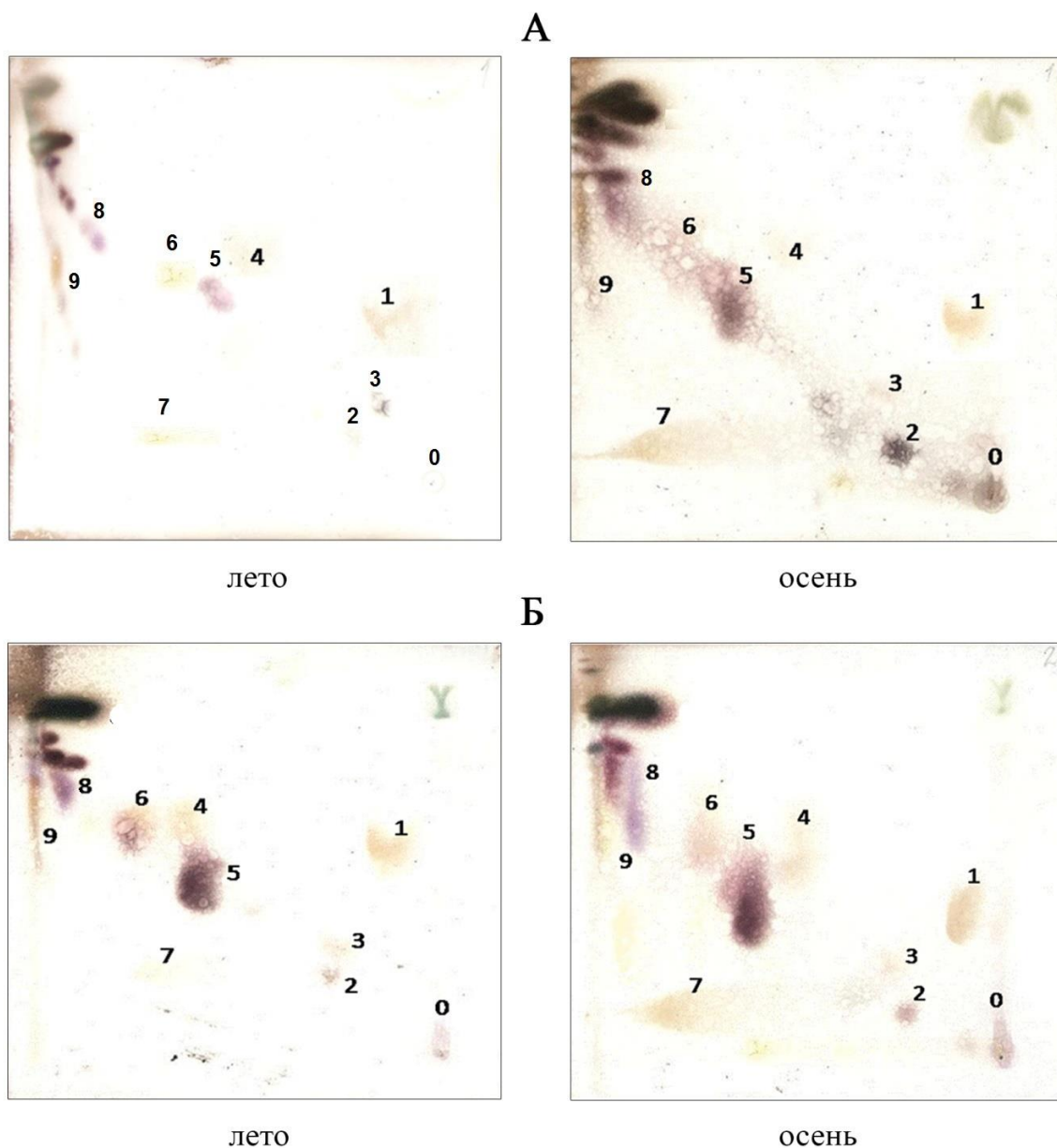


Рис. 10. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в листьях

Avena sativa L. (А) и *Bromopsis inermis* Leys. (Б)

Сроки взятия проб: лето- 05.08, осень- 15.10; 0- стартовая точка; 1- ФХ; 2- не идентифицированный липид; 3- ФИ; 4- ФЭ; 5- ГЛ; 6- ФГ; 7- ФК; 8-ДФГ; 9- НЛ.

Осенью, в период наступления низких положительных температур, содержание ФИ в листьях овса посевного оставалось без изменения по сравнению с летними показателями.

Абсолютное содержание ФЭ в флаговых листьях овса посевного I срока сева - летом и позднелетнего посева – осенью статистически не различались.

В летне-осенний период уровень содержания ФГ изменялось у овса посевного от $6,3 \pm 2,2$ до $10,4 \pm 3,2$, у костреца безостого от $8,4 \pm 2,6$ до $12,5 \pm 2,7$ мг/г сух. массы.

Высокое относительное содержание ФК у злаковых наблюдалось в летний период и составляло у овса посевного 24,3%, у костреца безостого 9,5% от суммы ФЛ, но уже в период наступления низких положительных температур (осенью) содержание ФК начало снижаться до 13,1% у овса посевного, до 6,1% у костреца безостого, а абсолютное содержание ФК в летне-осенний период статистически не отличались.

В течение исследуемого периода в составе фосфолипидов присутствовалДФГ. Количество его изменялось у овса посевного с 5,4 до 6,4% от суммы ФЛ, а у костреца безостого с 4,3 до 5,7% от суммы ФЛ.

На основании полученных результатов можно сделать вывод, что осеннее похолодание сопровождается активным биосинтезом различных ФЛ в листьях одно- и многолетних травянистых растений Якутии.

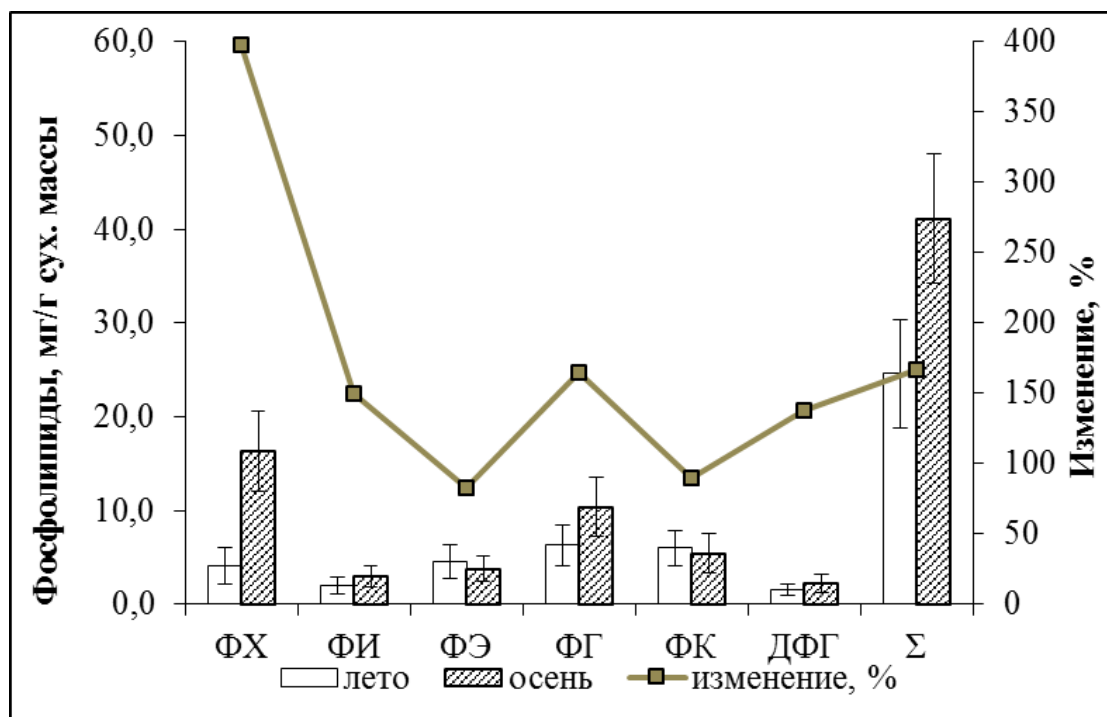


Рис. 11. Сезонные изменения содержания индивидуальных классов ФЛ в листьях у летне- и осенневегетирующих растениях *Avena sativa* L. (мг/г сух.массы)

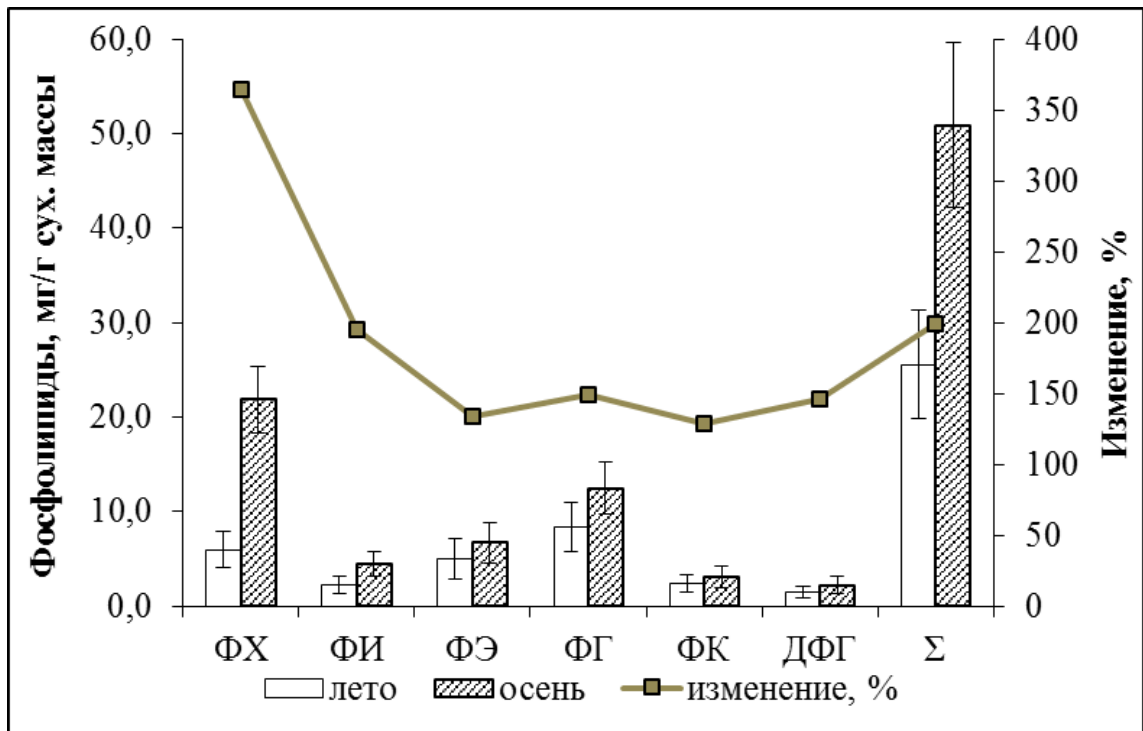


Рис. 12. Сезонная динамика содержания индивидуальных классов ФЛ в листьях у летне- и осенневегетирующих растениях *Bromopsis inermis* Leys. (мг/г сух. массы)

3.1.2. Состав и содержание ЖК в листьях

Avena sativa L. и *Bromopsis inermis* Leys Центральной Якутии

С применением метода количественного определения жирных кислот проведен сравнительный анализ ЖК-состава тканей у летневегетирующего овса посевного I срока сева (контрольный вариант) и осенневегетирующего II срока сева (позднелетний посев - опытный вариант).

Avena sativa L. На типичной хроматограмме метиловых эфиров жирных кислот листьев овса посевного в летний период (контроль) обнаружено довольно большое разнообразие жирных кислот (рис. 13).

О преобладании кислот с длиной углеродной цепи C16-C18 свидетельствуют результаты, представленные в табл. 4. Каждая из таких кислот, как C12:0, C14:0, C15:0, C16:1(n-9), C17:0, C18:1(n-7), C20:0, C22:0 составляет менее 1%, а все остальные C16:0, C16:1(n-7), C18:0, C18:1(n-9), C18:2(n-6), C18:3(n-3) - составляют менее 97% в суммарной фракции, причем ненасыщенных среди них составляют 81%, а насыщенных – 16% от суммы кислот. Отношение содержания ненасыщенных кислот к насыщенным у C16-C22 составляло 4,7. Это же отношение в суммарной фракции жирных кислот было равно 4,4, а среди C12-C15 – 0,01. Следовательно, основные ненасыщенные жирные кислоты в листьях овса посевного (20.07) – это C18:2 и C18:3.

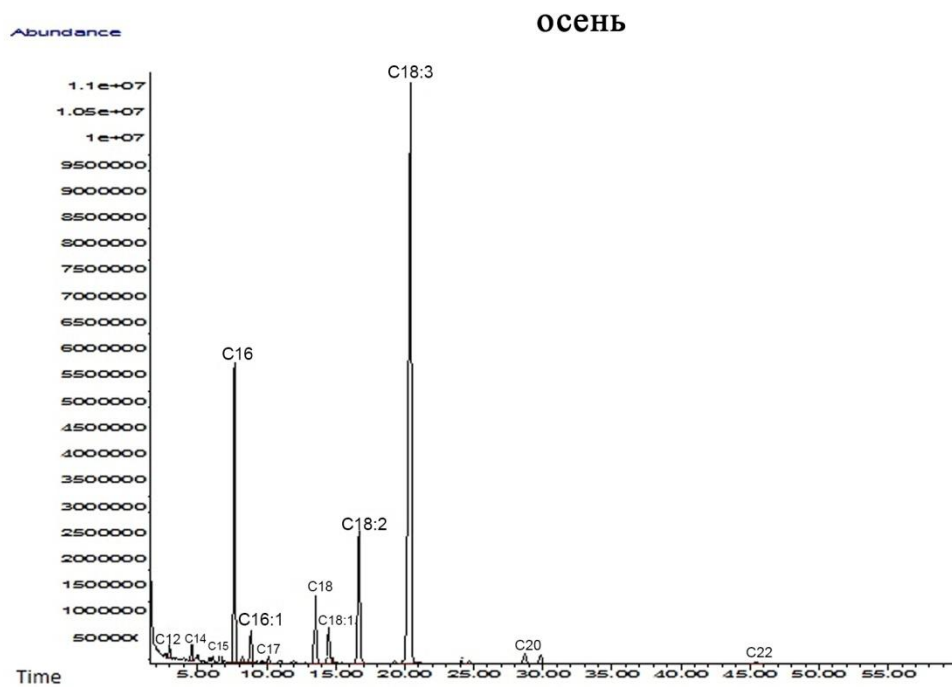
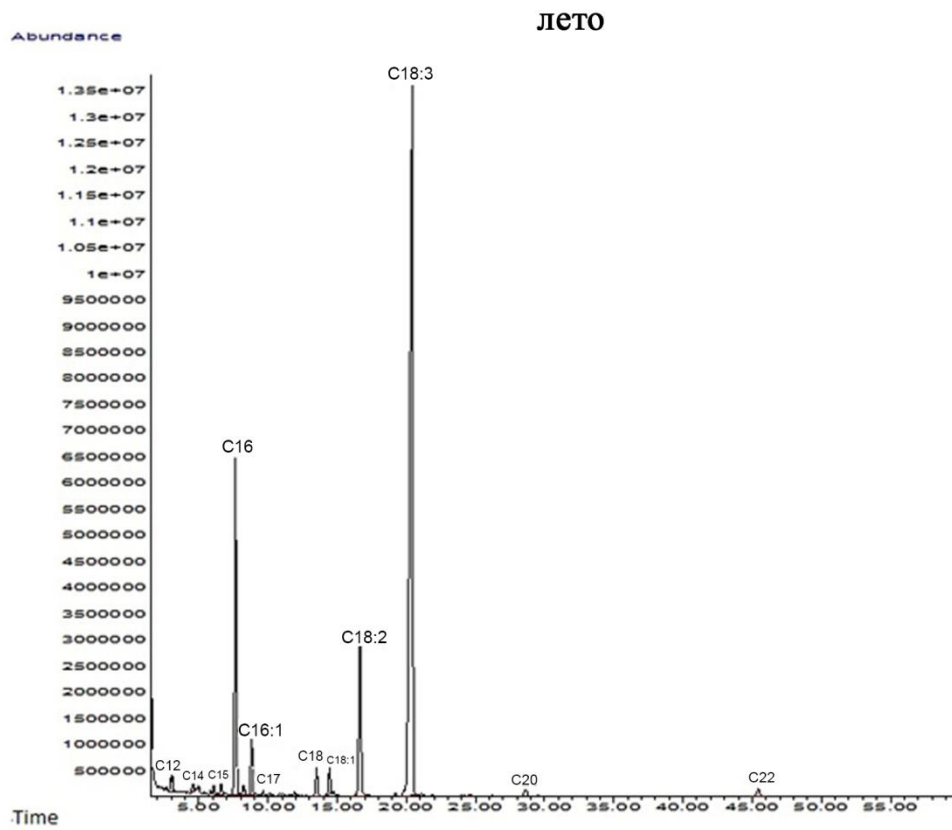


Рис. 13. Типичная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот в летне- и осенневегетирующих листьях *Avena sativa* L.

При сравнении хроматограмм метиловых эфиров жирных кислот контрольных (I срок сева) летом и опытных растений овса осенью (II срок сева-позднелетний), можно отметить у последних увеличение относительного содержания некоторых кислот, таких как C12:0, C18:0, C18:1(n-7) и C18:1(n-9) (рис. 13).

Как видно из полученных данных (табл. 4), в зависимости от срока сева, а также от вегетационного периода в листьях *Avena sativa* L. состав ЖК липидов был различным. Вне зависимости от срока сева, а также вегетации в составе насыщенных ЖК, всегда преобладала C16:0 - пальмитиновая кислота, относительное содержание которой варьировало от 15,3% (летом) до 17,6% (осенью). Одновременно с увеличением содержания пальмитиновой кислоты C16:0 отмечалось повышение уровня стеариновой кислоты C18:0 от 1,4% до 3,2% у летне- и осенневегетирующих растений, соответственно. Относительное содержание суммы насыщенных ЖК в летний период у контрольных (летний период) растений составило 18,4% и увеличилось до 23,7% в осенний период (II срок сева). Среди ненасыщенных моноеновых ЖК была идентифицирована *цис*-вакценовая кислота C18:1(n-7), содержание которой составляло 0,3%. Высокая степень ненасыщенности ЖК у овса, обусловлено, в основном, двумя кислотами – линолевой C18:2(n-6) и α -линоленовой C18:3(n-3). Так, высокое содержание линоленовой кислоты 100,5 мг/г наблюдалось в осенний период у опытных растений, которое на 44,7 мг/г превышало таковое, в летний период. Второй срок сева (опытные растения овса) позволял растениям поддерживать абсолютное содержание линолевой кислоты на более высоком уровне. Оно составило осенью 18,1 мг/г, что на 9,5 мг/г выше, чем летом. Индекс двойных связей ЖК (ИДС), интегральная величина, характеризующая степень ненасыщенности жирных кислот, был максимальным в летний период – 2,25. Коэффициент ненасыщенности (k) составил летом- 4,42, осенью- 3,21. Несмотря на то, что значение ряда показателей, особенно k и SDR, в осенний период уменьшилось, в целом произошел существенный рост абсолютного содержания как суммарных ЖК (в 2 раза), так и ненасыщенных ЖК (в 1,8 раза) в листьях.

Таблица 4. Летне-осеннее изменение содержания жирных кислот липидов
в листьях *Avena sativa* L.

Жирные кислоты	Сроки взятия проб			
	I срок сева (контроль) летний период		II срок сева (опыт) осенний период	
	мг/г сух. массы	вес. сод. %	мг/г сух. массы	вес. сод. %
C12:0	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	1,3 ± 0,5	0,8 ± 0,3
C14:0	0,6 ± 0,4	0,7 ± 0,1	1,6 ± 0,3	0,9 ± 0,2
C15:0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,4 ± 0,0	0,3 ± 0,0
C16:0	12,9 ± 0,6	15,3 ± 0,9	29,2 ± 4,8	17,6 ± 2,5
C16:1(n-9)	0,5 ± 0,1	0,6 ± 0,1	0,9 ± 0,2	0,6 ± 0,1
C16:1(n-7)	2,2 ± 0,1	2,6 ± 0,1	3,0 ± 0,2	1,8 ± 0,1
C17:0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,5 ± 0,2	0,3 ± 0,1
C18:0	1,2 ± 0,1	1,4 ± 0,2	5,4 ± 2,4	3,2 ± 1,2
C18:1(n-9)	1,5 ± 0,1	1,7 ± 0,1	3,7 ± 0,7	2,2 ± 0,5
C18:1(n-7)	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,5 ± 0,1	0,3 ± 0,1
C18:2(n-6)	8,6 ± 0,5	10,2 ± 0,1	18,1 ± 1,1	10,9 ± 0,7
C18:3(n-3)	55,8 ± 4,8	66,2 ± 1,2	100,5 ± 4,0	60,5 ± 1,5
C20:0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,0
C22:0	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,5 ± 0,1	0,3 ± 0,0
Σ	84,3 ± 5,7	100,0	166,0 ± 6,1	100,0
Σнасыщенных	15,5 ± 0,2	18,4 ± 1,0	39,3 ± 3,4	23,7 ± 1,9
Σненасыщенных	68,8 ± 5,5	81,6 ± 1,0	126,7 ± 4,3	76,3 ± 1,9
k	-	4,43	-	3,21
ИДС	-	2,25	-	2,10
SDR	-	0,56	-	0,41
ODR	-	0,98	-	0,97
LDR	-	0,87	-	0,85

Действие низких температур на растительные ткани приводит к значительным изменениям не только относительного содержания, но и абсолютного количества ЖК в листьях овса посевного. Так, абсолютное содержание ЖК у опытных растений составило 166,0 мг/г сух. массы, тогда, как этот показатель у контрольных растений 2 раза меньше (84,3 мг/г сух. массы).

Таблица 5. Летне-осеннее изменение содержания основных групп ЖК суммарных липидов в листьях *Avena sativa* L.

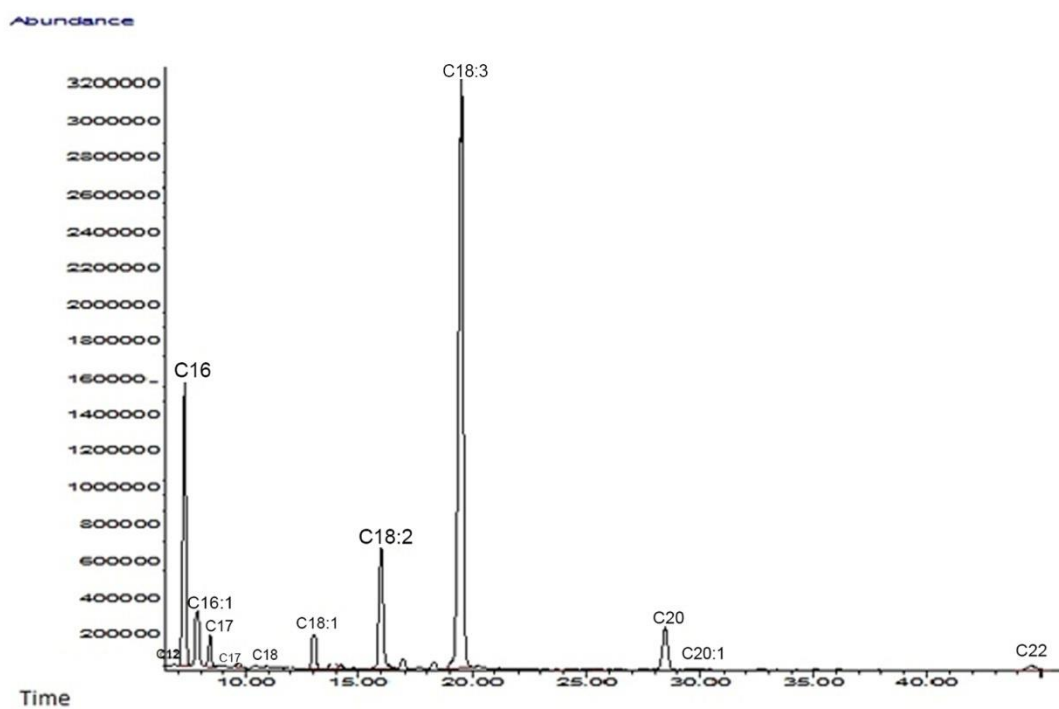
Группы ЖК	Сроки взятия проб			
	I срок сева (контроль) летний период		II срок сева (опыт) осенний период	
	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК
Σ Насыщенных ЖК	15,5 ± 0,2	18,4 ± 1,0	39,3 ± 3,4	23,7 ± 1,9
Σ Моноеновых ЖК	4,4 ± 0,8	5,2 ± 1,0	8,1 ± 1,4	4,9 ± 0,9
Σ Диеновых ЖК	8,6 ± 0,5	10,2 ± 0,1	18,1 ± 1,1	10,9 ± 0,7
Σ Триеновых ЖК	55,8 ± 4,8	66,2 ± 1,2	100,5 ± 4,0	60,5 ± 1,5
Σ Ненасыщенных ЖК	68,8 ± 5,5	81,6 ± 1,0	126,7 ± 4,3	76,3 ± 1,9

В структуре суммарных липидов в летне-осенний период в листьях овса посевного присутствовали моноеновые, диеновые, триеновые жирные кислоты (табл. 5), составляющие биосинтетические семейства жирных кислот с нормальной структурой и *цис*- конфигурацией двойных связей.

Сравнительный анализ содержания основных классов ЖК у листьев овса в летне-осенний период, показал, что в осенний период происходит повышение уровня ненасыщенных ЖК по сравнению с летними показателями. Из ненасыщенных ЖК вне зависимости от срока сева, а также вегетации всегда преобладали триеновые ЖК 55,8 мг/г сух. массы- летом, 100,5 мг/г сух. массы- осенью. Доминирование полиненасыщенных ЖК (с несколькими двойными связями) меняет конформацию мембранных липидов и позволяет, таким образом, сохранять текучесть мембран в условиях низких положительных температур на физиологически необходимом уровне [Алаудинова и др., 2009]. Из диеновых жирных кислот идентифицирована линолевая кислота C18:2(n-6), ее содержание у осенневегетирующих растений (II срок сева) было выше в 2,1 раза по сравнению с контрольными растениями. С началом осенних похолоданий сумма ненасыщенных в 3 раза превысила сумму насыщенных.

Bromopsis inermis Leys. При исследовании хроматограмм метиловых эфиров ЖК костреца безостого в вариантах без срезки надземной части (контрольных растений) обнаружено 16 ЖК. У костреца безостого после срезки надземной части, у отрастающих новых побегов опытных растений на хроматограмме обнаружено 14 индивидуальных ЖК (рис. 14). О преобладании кислот C16, C16:1(n-5), C18, C18:1(n-9), C18:2(n-6), C18:3(n-3) свидетельствуют результаты анализа ЖК-состава, представленные в табл. 6. Каждая из таких кислот, как C12, C14, C15, C16:1(n-7), C16:1(n-9), C17, C17-а, C18:1(n-7), C20, C20:1(n-7), C22 составляет менее 1%, а все C16, C16:1(n-5), C18, C18:1(n-9), C18:2(n-6), C18:3(n-3) - 96,1% в суммарной фракции. При анализе ЖК состава общих липидов листьев костреца безостого обнаружено влияние сентябрьских положительных температур Центральной Якутии на суммарное содержание ЖК, которое выросло на 36,0 мг/г сух. массы в осенний период. Реакция осенневегетирующих растений на низкотемпературное воздействие проявилась в количественных показателях суммы насыщенных и ненасыщенных ЖК. Так, осенние внешние факторы, вызвали увеличение доли абсолютного и относительного содержания ненасыщенных ЖК (табл. 6) на 32,4 мг/г сух. массы и 5,5% от суммы ЖК, соответственно. Относительное содержание суммы насыщенных ЖК снизилось с 26,1% до 21,3% за счет снижения количества миристиновой C14:0, пентадекановой C15:0, пальмитиновой C16:0, маргариновой C17:0, стеариновой C18:0, арахидиновой C20:0 и докозановой C22:0 жирных кислот. Одновременно с этим, выросло содержание линолевой C18:2 и α -линоленовой C18:3 кислот на 5,2 и 26,3 мг/г сух. массы, соответственно, по сравнению с летним периодом.

лето



осень

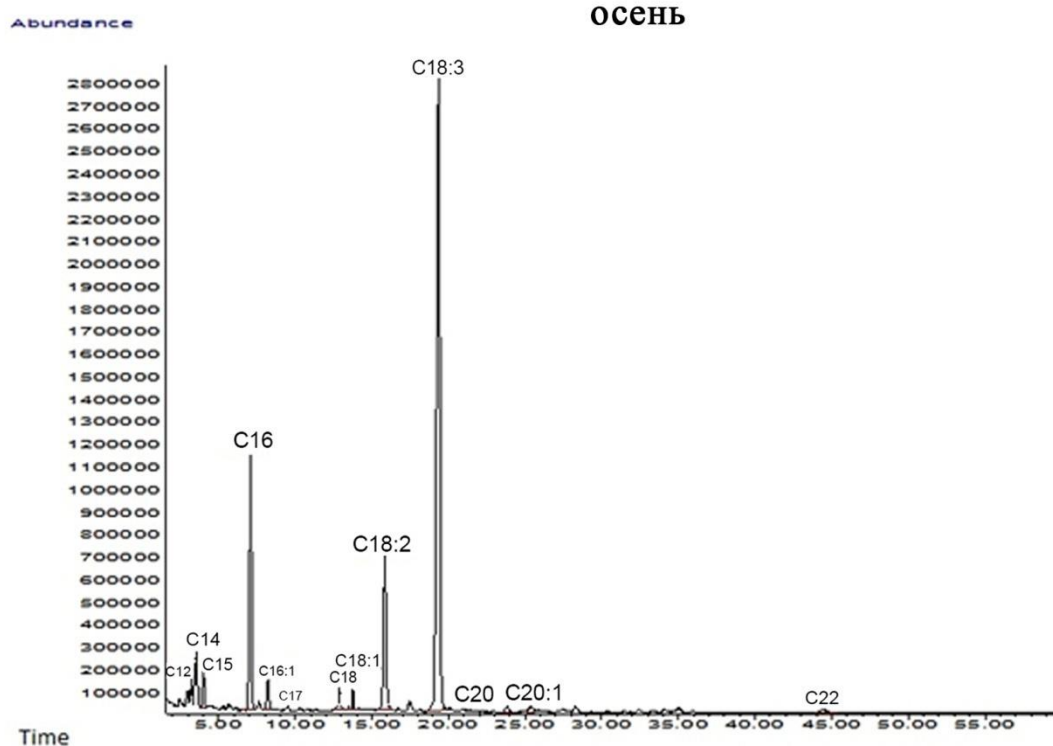


Рис. 14. Типичная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот в летне- и осенневегетирующих листьях *Bromopsis inermis* Leys.

Во всех осенневегетирующих побегах, отрастающих после срезки растений костреца, начиная с осеннего снижения температуры, наблюдали увеличение абсолютного содержания ЖК (в 1,5 раза) по сравнению с летневегетирующими.

Таблица 6. Летне-осеннее изменение содержание жирных кислот липидов в листьях *Bromopsis inermis* Leys.

Жирные кислоты	Сроки взятия проб			
	Летний период (07.07)		Осенний период (25.09)	
	мг/г сух. массы	вес. сод. %	мг/г сух. массы	вес. сод. %
C12:0	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0
C14:0	0,6 ± 0,4	0,9 ± 0,2	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,0
C15:0	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0
C16:0	12,6 ± 0,7	18,5 ± 2,5	16,4 ± 2,5	15,8 ± 1,2
C16:1(n-9)	0,7 ± 0,4	1,0 ± 0,0	-	-
C16:1(n-7)	-	-	0,9 ± 0,4	0,9 ± 0,2
C16:1(n-5)	1,4 ± 0,2	2,1 ± 0,1	2,1 ± 0,3	2,0 ± 0,1
C17:0-a	0,3 ± 0,2	0,5 ± 0,1	-	-
C17:0	0,3 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,0
C18:0	1,8 ± 0,3	2,7 ± 0,6	1,9 ± 0,2	1,8 ± 0,1
C18:1(n-9)	2,5 ± 1,6	3,6 ± 2,8	1,9 ± 0,2	1,8 ± 0,1
C18:1(n-7)	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0
C18:2(n-6)	7,8 ± 0,4	11,5 ± 0,6	13,0 ± 1,5	12,5 ± 0,7
C18:3(n-3)	37,4 ± 7,8	55,0 ± 3,1	63,7 ± 10,2	61,3 ± 2,2
C20:0	0,7 ± 0,1	1,1 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,1
C20:1(n-11)	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,2	0,8 ± 0,4	0,8 ± 0,1
C22:0	0,9 ± 0,1	1,3 ± 0,2	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,1
Σ	68,0 ± 6,1	100,0	104,0 ± 15,2	100,0
Σнасыщенных	17,7 ± 1,5	26,1 ± 3,7	21,3 ± 3,0	20,5 ± 0,8
Σненасыщенных	50,3 ± 6,5	74,0 ± 3,7	82,7 ± 12,3	79,5 ± 0,8
k	-	2,88	-	3,99
ИДС	-	1,96	-	2,15
SDR	-	0,57	-	0,50
ODR	-	0,95	-	0,98
LDR	-	0,83	-	0,83

Таблица 7. Летне-осеннее изменение содержания основных групп ЖК суммарных липидов в листьях *Bromopsis inermis* Leys.

Группы ЖК	Сроки взятия проб			
	Летний период		Осенний период	
	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК
Σ Насыщенных ЖК	17,7 ± 1,5	26,1 ± 3,7	21,3 ± 3,0	20,5 ± 0,8
Σ Моноеновых ЖК	5,0 ± 1,1	8,3 ± 1,8	6,0 ± 0,9	5,7 ± 0,7
Σ Диеновых ЖК	7,8 ± 0,4	11,5 ± 0,6	13 ± 1,5	12,5 ± 0,7
Σ Триеновых ЖК	37,4 ± 7,8	55 ± 7,1	63,7 ± 10,2	61,3 ± 3,2
Σ Ненасыщенных ЖК	50,3 ± 6,5	74 ± 3,8	82,7 ± 12,3	79,5 ± 0,8

В таблице 7, представлены данные о летне-осеннем изменении основных групп ЖК суммарных липидов в листьях *Bromopsis inermis* Leys. Среди ненасыщенных ЖК закономерно преобладали триеновые ЖК. Холодовое закаливание осенневегетирующих растений низкими положительными температурами костреца безостого приводит к значительным изменениям как в относительном, так и в абсолютном количестве диеновых и триеновых ЖК. Содержание триеновых ЖК увеличивается от летнего периода к осеннему на 26,3 мг/г сух. массы, диеновых на 5,2 мг/г сух. У осенневегетирующих растений, отрастающих после срезки надземной части содержание суммы насыщенных и ненасыщенных ЖК было выше, чем у контрольных, летневегетирующих растений, при этом содержание насыщенных увеличивалось на 3,6 мг/г, ненасыщенных на 32,4 мг/г сух. массы.

3.1.3. Содержание суммарных липидов и фосфолипидов в хвое *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb. и в почках *Betula platyphylla* Sukacz., *Alnus fruticose* Rupr. Центральной Якутии

Pinus sylvestris L. и *Picea obovata* Ledeb. Одним из возможных механизмов выживания древесных растений, произрастающих при экстремально низких температурах криолитозоны Якутии, является накопление ими в предзимний период энергетически емких веществ, первую роль среди которых играют

липиды. Высокий уровень содержания липидов у местных растений позволяет им не только сохранять высокую морозоустойчивость в зимний период за счет поддержания оптимального состояния клеточных мембран, но и при выходе из вынужденного покоя за счет быстрого метаболизма запасных липидов ускоренно переходить в фазу роста и развития, переводя эти вещества в жизненно необходимые соединения до того, как фотосинтетическая активность достигнет оптимальных значений. В этой связи нами были изучены сезонные изменения количественного содержания суммарных липидов (СЛ) в органах некоторых видов древесных и кустарниковых растений Якутии: в хвое сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) и ели сибирской (*P. obovata*) – основных вечнозеленых хвойных пород Якутии, относящихся к семейству Сосновых (*Pinaceae*) а, также, почках березы плосколистной (*B. platyphylla*) и ольхи кустарниковой (*A. fruticosa*) – представителей семейства Березовых (*Betulaceae*).

В таблице 8, представлены результаты сезонных изменений содержания СЛ в хвое *P. sylvestris* и *P. obovata*. Во все сезоны содержание СЛ в хвое сосны обыкновенной было выше, чем в хвое ели сибирской (в среднем в 1,5 раза), причем наибольшая разница между растениями наблюдалась в августовских пробах во время прекращения роста побегов (в 1,6 раза). Общий тренд содержания СЛ в хвое у обоих видов хвойных пород имел тенденцию к возрастанию от лета к осени и зиме. С увеличением возраста хвои *P. sylvestris* в ней отмечалось накопление СЛ от $211,7 \pm 9,5$ (июль) до $314,5 \pm 18,6$ (декабрь) мг/г сух. массы, т.е. в 1,5 раза. Относительное накопление СЛ в хвое *P. obovata* было несколько меньшее (в 1,4 раза), изменяясь от $145,8 \pm 8,4$ (июль) до $204,9 \pm 12,3$ (декабрь) мг/г сух. массы. В сентябре, когда хвойные древесные растения находились в первой фазе закаливания при пониженных и низких положительных температур воздуха ($2\text{ }^{\circ}\text{C}$), при сокращении долготы светового дня и когда у сосны обыкновенной и ели сибирской наступил физиологический покой, уровень содержания СЛ в фотосинтезирующих органах увеличился по сравнению с летними месяцами в среднем в 1,3 раза.

Таблица 8. Сезонные изменения содержания СЛ в побегах
Pinus sylvestris L. и *Picea obovata* Ledeb.

Сроки взятия проб	Этапы развития; фаза закаливания	Содержание СЛ	
		мг/г сухой массы	%
<i>Pinus sylvestris</i> L.			
29.07	Завершение роста побегов	211,7 ± 9,5	21,2
05.08	Переход в состояние физиологического покоя	225,6 ± 8,7	22,5
20.09	Глубокий физиологический покой	273,1 ± 10,7	27,3
09.12	Вынужденный покой	314,5 ± 18,6	31,4
<i>Picea obovata</i> Ledeb.			
29.07	Замедление роста побегов	145,8 ± 8,4	14,6
05.08	Завершение роста побегов	139,2 ± 8,9	13,9
20.09	Глубокий физиологический покой	189,1 ± 11,2	18,9
09.12	Вынужденный покой	204,9 ± 12,3	20,5

Betula platyphylla Sukacz. и *Alnus fruticose* Rupr. В почках изученных лиственных видов содержание СЛ (табл. 9) было близко к его величинам в хвое сосны обыкновенной и ели сибирской. При этом почки ольхи кустарниковой характеризовались в целом большим уровнем СЛ, чем почки березы плосколистной. Разница между этими видами по содержанию СЛ, в зависимости от месяца, достигала 1,1-1,3 раза, при этом она несколько сглаживалась к осени. Динамика содержания СЛ у лиственных растений была в целом сходной с динамикой хвойных видов. Несмотря на то, что в начале августа (05.08) в почках этих растений отмечалось некоторое падение уровня СЛ по сравнению с концом июля (от 180,3 ± 6,6 и 233,3 ± 11,2 мг/г сух. массы до 165,4 ± 7,9 и 204,5 ± 10,1 мг/г сух. массы для березы плосколистной и ольхи кустарниковой, соответственно) к осени (20.09) содержание СЛ достигало максимальных 266,4 ± 10,9 и 281,2 ± 12,9 мг/г сух. массы, соответственно величин.

Таблица 9. Сезонные изменения содержания СЛ в побегах

Betula platyphylla Sukacz. и *Alnus fruticose* Rupr.

Сроки взятия проб	Этапы развития; фаза закаливания	Содержание СЛ	
		мг/г сухой массы	%
<i>Betula platyphylla</i> Sukacz.			
29.07	Закладка почек, завершение роста побегов	180,3 ± 6,6	18,0
05.08	Переход в состояние физиологического покоя	165,4 ± 7,9	16,5
20.09	Глубокий физиологический покой, первая фаза закаливания	266,4 ± 10,9	26,6
<i>Alnus fruticose</i> Rupr.			
29.07	Закладка почек, завершение роста побегов	233,3 ± 11,2	23,3
05.08	Переход в состояние физиологического покоя	204,5 ± 10,1	20,4
20.09	Глубокий физиологический покой, первая фаза закаливания	281,2 ± 12,9	28,1

Таким образом, по мере подготовки растений к зимнему покою, прохождению ими первой и второй фаз закаливания, в хвое и почках изученных растений Якутии происходит значительное увеличение содержания СЛ. Это можно связать с необходимостью формирования высокой степени морозоустойчивости растений криолитозоны, зимующих в условиях экстремально низких температур, а также для их последующего быстрого перехода от вынужденного покоя к летней вегетации.

Pinus sylvestris L. и *Picea obovata* Ledeb. В результате определения индивидуального состава ФЛ в хвое сосны обыкновенной (рис. 15) и ели сибирской (рис. 17) были идентифицированы: фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилинозит (ФИ), фосфатидилэтанолламин (ФЭ), фосфатидилглицерин (ФГ), фосфатидная кислота (ФК) и дифосфатидилглицерин (ДФГ). Все обнаруженные ФЛ характеризовались индивидуальной динамикой содержания в течение исследуемого периода (рис. 16, 18).

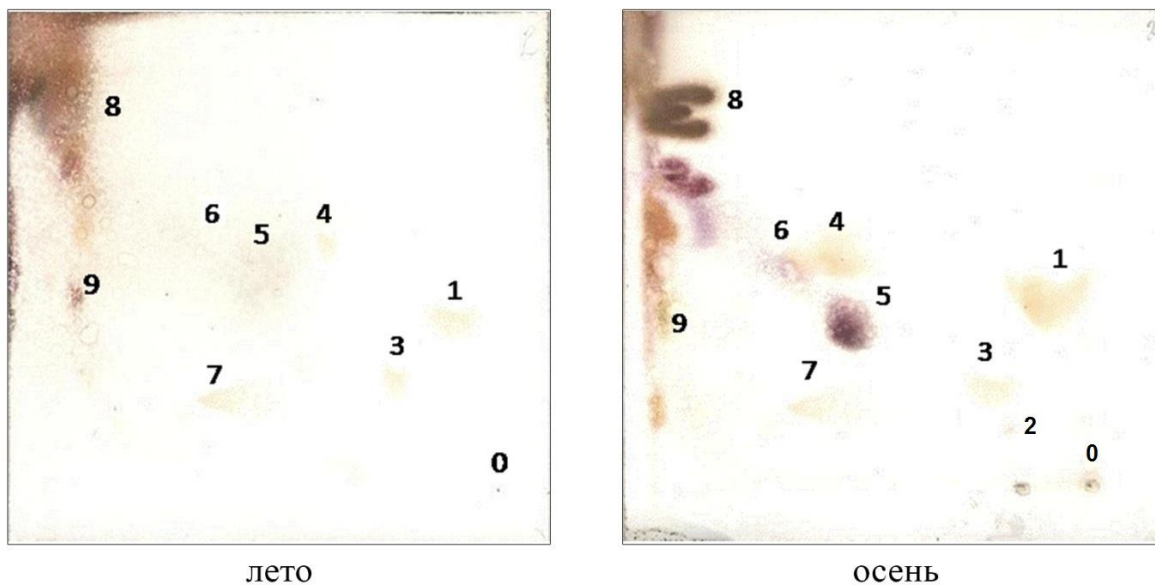


Рис. 15. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в хвое *Pinus sylvestris* L.

Сроки взятия проб: лето- 16.07.14; осень- 20.09.14.0- стартовая точка; 1- ФХ; 2- не идентифицированный липид; 3- ФИ; 4- ФЭ; 5- ГЛ; 6- ФГ; 7- ФК; 8- ДФГ; 9- НЛ.

Результаты исследований показали (рис 16, 18), что основной группой ФЛ в хвое растений в течение исследуемого периода являлся ФХ, причем его содержание в хвое сосны обыкновенной было выше, чем у ели сибирской. Осенью, когда ростовые процессы завершаются и при этом интенсивность метаболизма снижается, количество ФХ увеличивалось в хвое сосны обыкновенной в 2,2 раза, у ели сибирской – увеличивалось на 1,4 раза по сравнению с летними показателями.

Динамика содержания ФИ имела аналогичный характер, при этом в хвое ели сибирской изменения были намного более выражены, чем в хвое сосны обыкновенной. Обнаружено увеличение содержания ФИ в осенний период в 1,4 раза у ели сибирской, у сосны обыкновенной в 1,2 раза по сравнению с летними образцами. Показатели содержания ФЭ в летний и осенний периоды у сосны обыкновенной достоверно не различались и составляли около от 10,6 до 11,5 мг/г сух. массы, что соответствовало 14 и 10% от суммы ФЛ, аналогичный характер имел ФЭ в хвое ели сибирской.

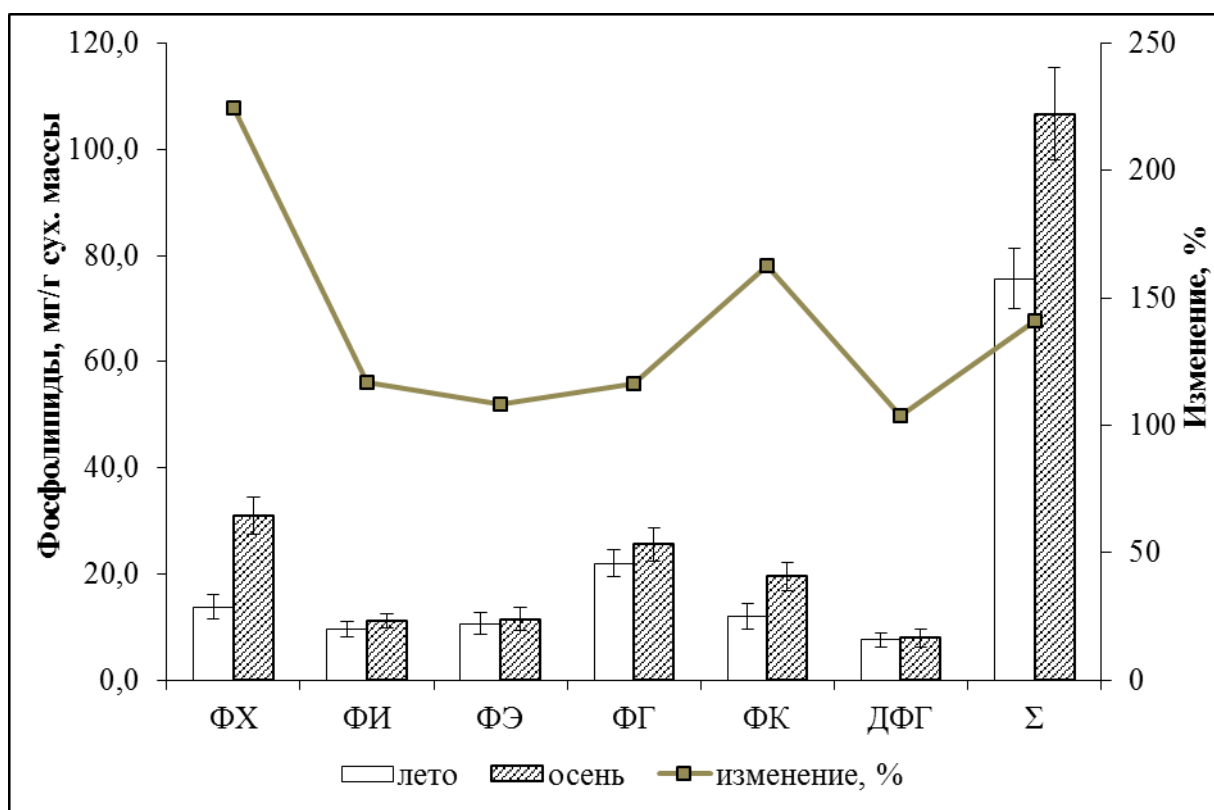


Рис. 16. Сезонная динамика содержания индивидуальных классов ФЛ в хвое у *Pinus sylvestris* L. (мг/г сух. массы)

У сосны обыкновенной осенью наблюдалось повышенное содержание ФК. У ели сибирской при снижении температуры окружающей среды количество ФК оставалось на одном уровне и составляло около 5,3 мг/г сух. массы (около 8-9% от суммы ФЛ).

Содержание ДФГ у сосны обыкновенной было выше, чем у ели сибирской и составило в летне-осенний период около 7-8 мг/г сух. массы. У ели сибирской в период осеннего холодого закаливания содержание ДФГ заметно повышалось (в 1,7 раза) по сравнению с летним уровнем.

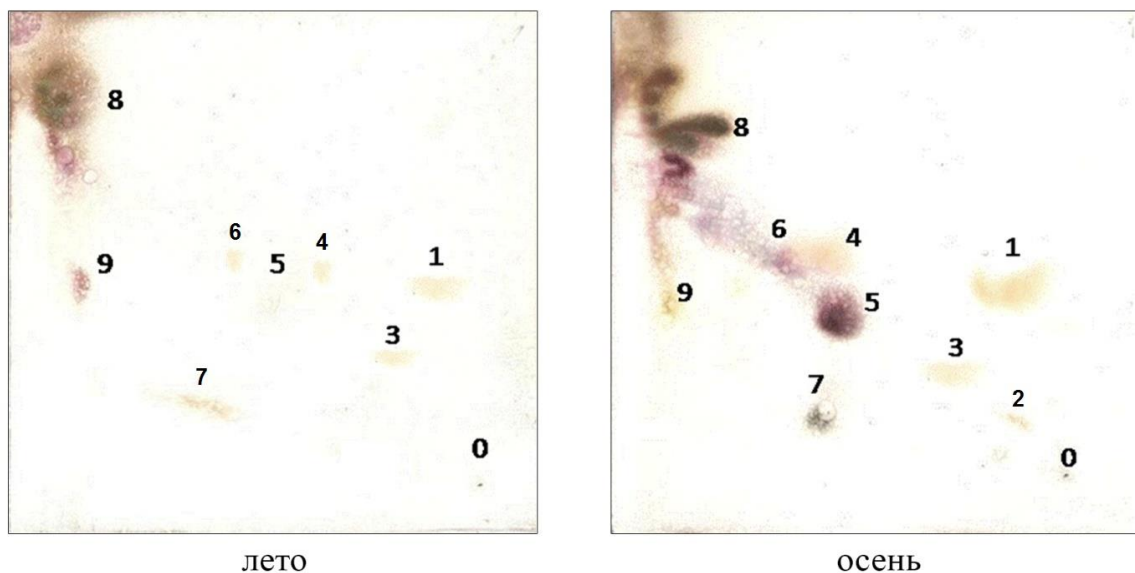


Рис. 17. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в хвое *Picea obovata* Ledeb.
Сроки взятия проб: лето-16.07; осень-20.09. 0- стартовая точка; 1- ФХ; 2- не идентифицированный липид; 3- ФИ; 4- ФЭ; 5- ГЛ; 6- ФГ; 7- ФК; 8-ДФГ; 9- НЛ.

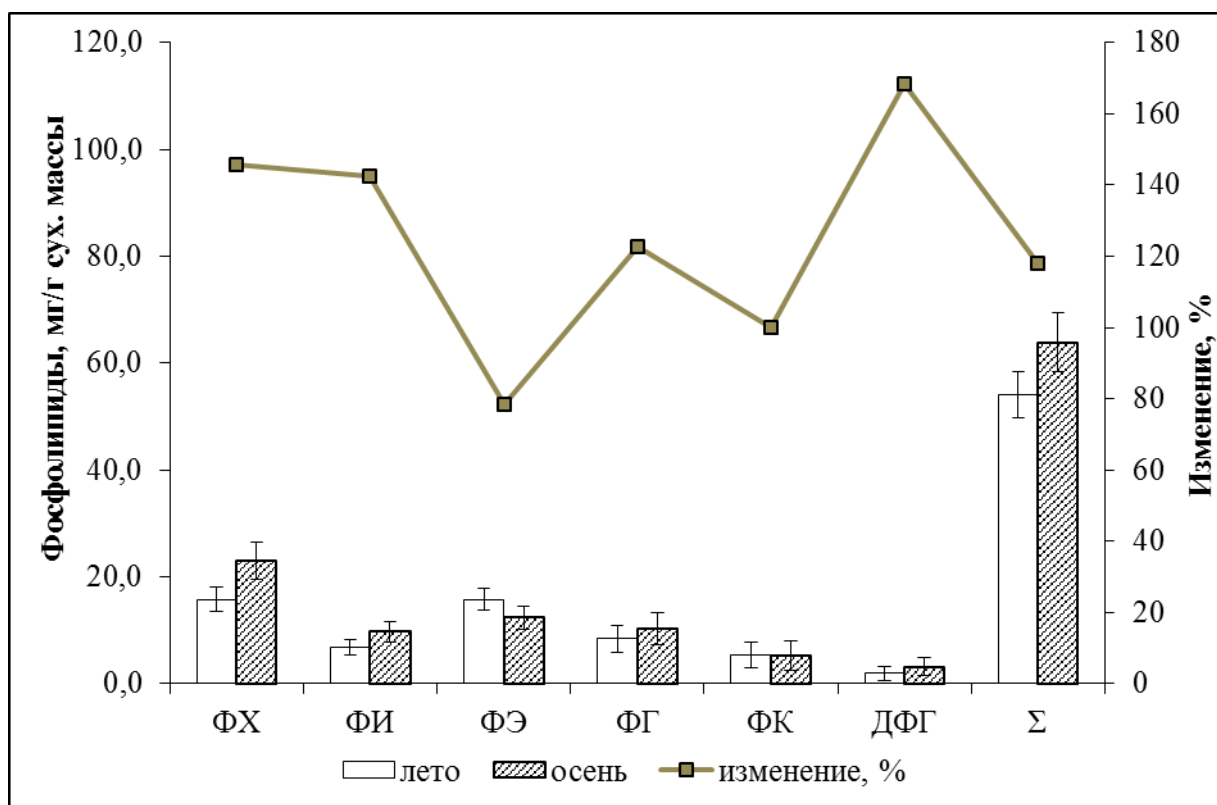


Рис 18. Сезонная динамика содержания индивидуальных классов ФЛ в хвое у *Picea obovata* Ledeb.
(мг/г сух. массы)

В целом, осеннее повышение суммы ФЛ было особенно заметно в хвое сосны обыкновенной. Если летом содержание суммы ФЛ было 75,6 мг/г, то уже к осени оно достигало 106,7 мг/г сух. массы, - соответствующий показатель изменения содержания ФЛ у ели сибирской был выражен слабо.

Таким образом, формирование устойчивости древесных растений к низким осенне-зимним температурам сопровождается активным образованием фосфолипидов в их побегах.

Betula platyphylla Sukacz. и *Alnus fruticose* Rupr. Фосфолипиды в почках листовенных древесных и кустарниковых видов растений Центральной Якутии были представлены следующими группами: ФХ, ФИ, ФЭ, ФГ, ФК иДФГ (рис 19, 20, 21, 22). Среди фосфолипидов основным является фосфатидилхолин (ФХ), содержание которого от лета к осени варьирует у березы плосколистной от 26,5 до 36,2%, у ольхи кустарниковой от 31,9 до 45,6% от суммы ФЛ, соответственно.

Аналогичный характер динамики содержания среди других фосфолипидов имел ФЭ. Осенью, в период I фазы закаливания содержание ФЭ увеличивается в почках березы плосколистной на 1,1 раза, в почках ольхи кустарниковой в 2,3 раза по сравнению с летними показателями.

Уровень содержания ФГ у ольхи кустарниковой в летне-осенний период статистически не отличался, около 2-3 мг/г сух. массы, что составляет 4,6% от суммы ФЛ. У другого представителя березовых – березы плосколистной, уровень содержания ФГ от лета к осени не много снижался и составляло 5,1 мг/г сух. массы.

После завершения ростовых процессов с наступлением периода покоя содержание ФК в почках березы плосколистной увеличивалось 2,9 раза по сравнению с летними данными. У ольхи кустарниковой содержание ФК наоборот с наступлением I фазы закаливания снижалось и составляло 8,6 мг/г сух. массы, что соответствовало 15% от суммы ФЛ.

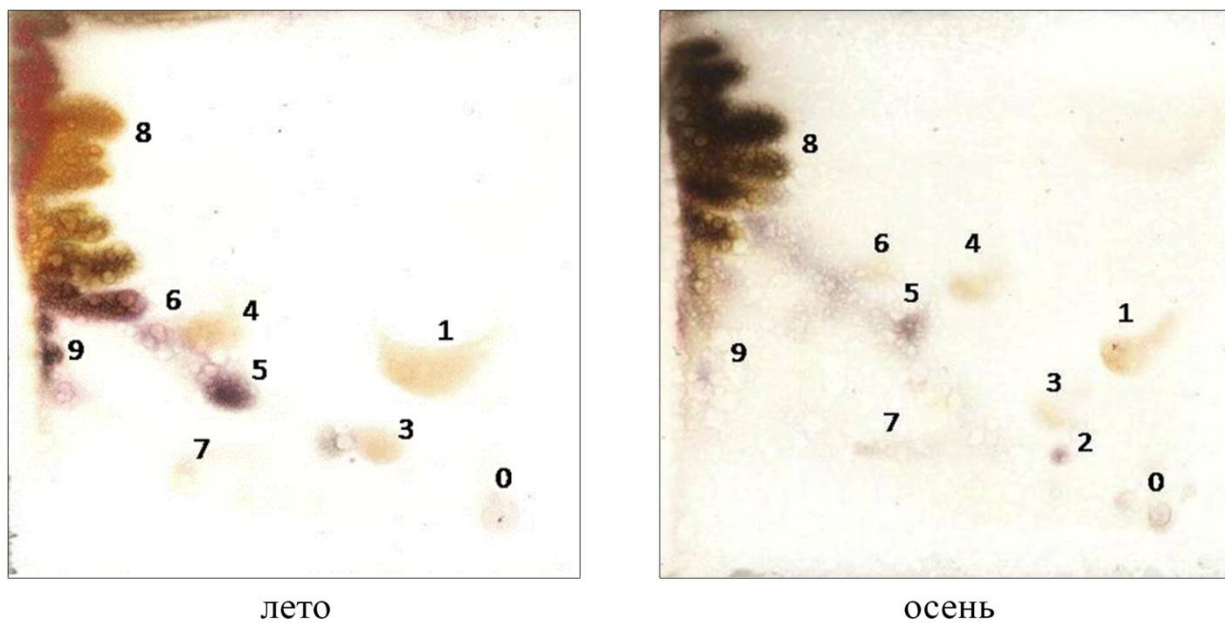


Рис. 19. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в почках *Betula platyphylla* Sukacz.

Сроки взятия проб: лето- 16.07; осень-20.09. 0- стартовая точка; 1- ФХ; 2- не идентифицированный липид; 3- ФИ; 4- ФЭ; 5- ГЛ; 6- ФГ; 7- ФК; 8- ДФГ; 9- НЛ.

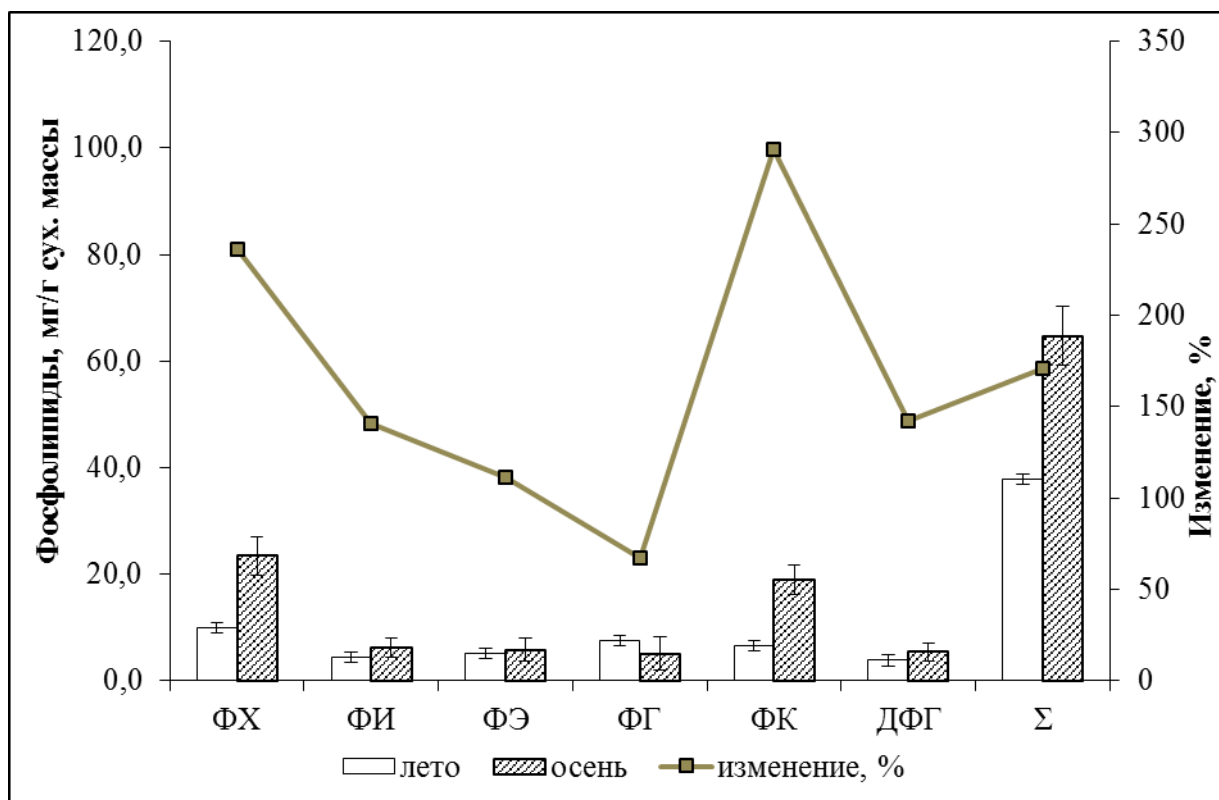


Рис. 20. Сезонная динамика содержания индивидуальных классов ФЛ в почках у *Betula platyphylla* Sukacz. (мг/г сух. массы)

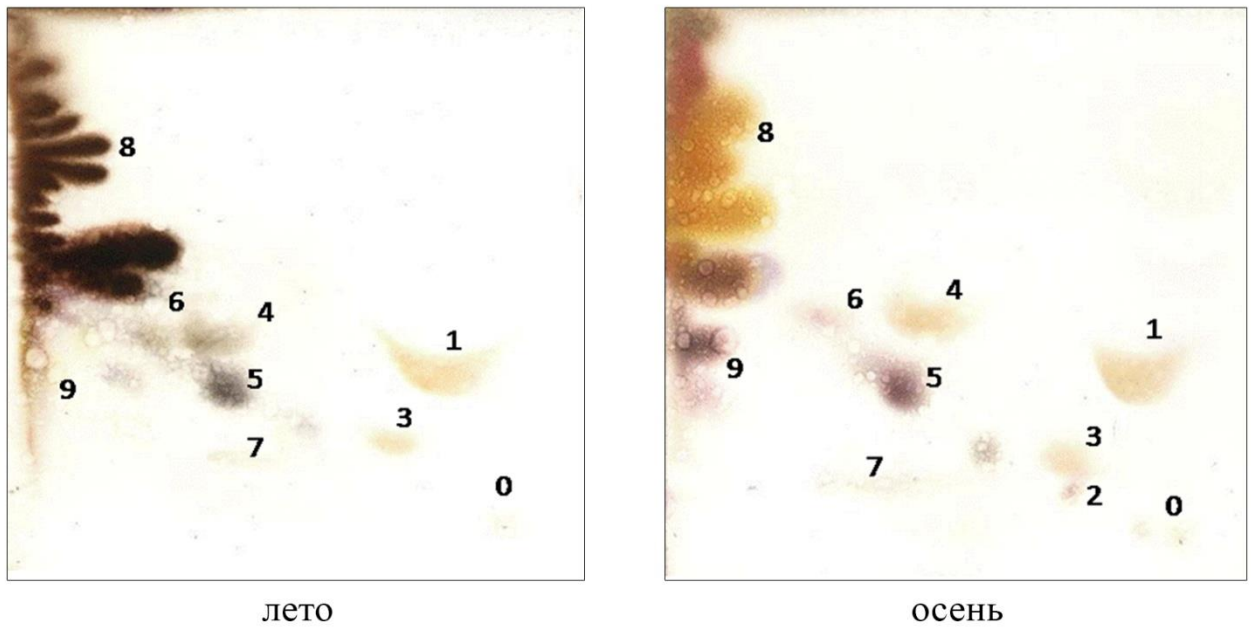


Рис. 21. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в почках *Alnus fruticosa* Rupr.
Сроки взятия проб: лето- 16.07; осень- 20.09. 0- стартовая точка; 1- ФХ; 2- не идентифицированный липид; 3- ФИ; 4- ФЭ; 5- ГЛ; 6- ФГ; 7- ФК; 8- ДФГ; 9- НЛ.

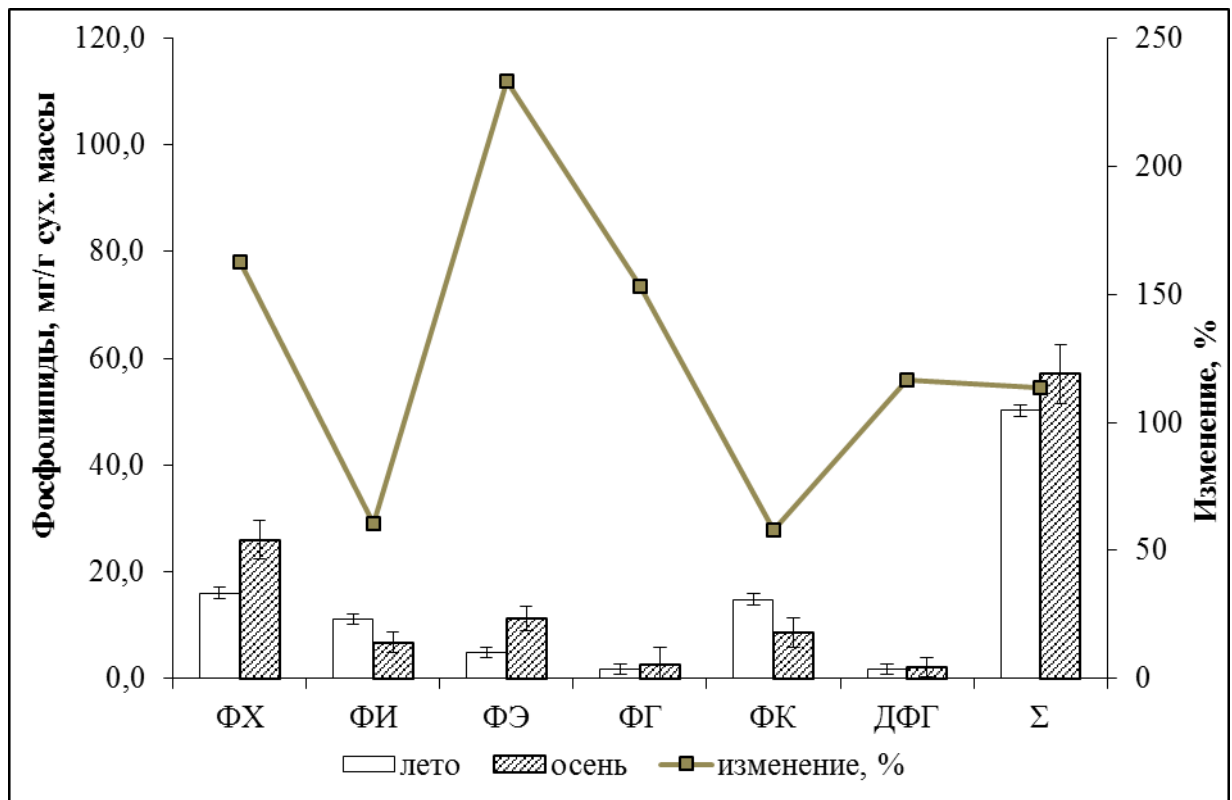


Рис. 22. Сезонная динамика содержания индивидуальных классов ФЛ в почках у *Alnus fruticosa* Rupr.
(мг/г сух. массы)

В течение исследуемого периода в почках лиственных деревьев присутствовалДФГ, абсолютное содержание которого в почках березы плосколистной в осенний период увеличивалось в 1,4 раза по сравнению с летним сезоном. У ольхи кустарниковой количествоДФГ в летне-осенний период составляло от 1,8 до 2,1 мг/г сух. массы, что соответствовало 3,5-3,7% от суммыФЛ.

В целом, суммарное содержаниеФЛ изменялось от лета к осени и увеличивалась у березы плосколистной (в 1,7 раза),- этот показатель для ольхи кустарниковой не имел заметных сезонных различий, что, вероятно, связано с видовыми особенностями липидного обмена.

3.1.4. Состав и содержание ЖК в хвое *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb. и в почках *Betula platyphylla* Sukacz., *Alnus fruticose* Rupr. Центральной Якутии

Pinus sylvestris L. и *Picea obovata* Ledeb. Всего в изученных образцах сосны было выявлено 25 ЖК, ели – 26 ЖК (табл. 10, 12; рис. 23, 24). Во все сезоны основными насыщенными ЖК являлись С12:0 (лауриновая); С16:0 (пальмитиновая) кислоты, ненасыщенными ЖК – С18:2 (линолевая) и С18:3 (линоленовая) кислоты, а также ЖК Δ-5 серии, характерные для хвойных и некоторых других древних таксонов. Из полученных данных следует, что в составе насыщенных ЖК в хвое сосны обыкновенной и ели сибирской, преобладала пальмитиновая (С16:0) кислота, относительное содержание которой варьировало в летне-осенние периоды от 16,32% до 20,02%. Одновременно с увеличением абсолютного содержания пальмитиновой кислоты (С16:0) в осенний период отмечалось повышение уровня арахидиновой (С20:0) и бегеновой (С22:0) кислот от 0,9% до 4,5%. Следует отметить, что С20:0 и С22:0 присутствуют в фотосинтезирующих тканях практически всех голосеменных в отличие от покрытосеменных растений [Макаренко и др., 2014]. Сезонная динамика содержания ЖК суммарных липидов хвои показывает выраженную тенденцию увеличения их абсолютного содержания от летнего к осеннему периоду. Так, в сентябре в хвое ели сибирской, по сравнению с июлем ($145,8 \pm 8,4$ мг/г сух. массы), сумма ЖК было выше на 43 мг/г, а в хвое сосны обыкновенной ($211,7 \pm 9,5$ мг/г сух. массы) – в 1,3 раза. Причем, максимальное количество ненасыщенных ЖК также отмечалось в осенний период. Относительное содержание суммы основных насыщенных ЖК у сосны обыкновенной значительно варьировала по сезонам от 60,4% до 78,9%. У ели сибирской эти изменения были не столь сильно выражены. Особенностью жирнокислотного состава осенних растений также являлось исчезновение С14:0 и С16:1(n-7).

Одним из важных признаков, характеризующих липиды хвои хвойных, является также присутствие в них «реликтовых» Δ-5 метилен разделенных ЖК, концентрация которых для сосны обыкновенной составляла 18,6%, для ели сибирской 13,9% в осенний период.

Рассчитанные значения десатуразных SDR, ODR, LDR соотношений, характеризующих активность ацил-липидных ω 9-, ω 6- и ω 3- хлоропластных десатураз, показали, что для *P. sylvestris* и *P. obovata* уровень ODR составил от 0,87 до 1,47, тогда как для SDR и LDR оно было от 0,44 до 0,74, что показывает большую активность олеатной десатуразы, которая может быть обусловлена более высоким уровнем экспрессии гена *fad2*, кодирующую хлоропластную ω 6-десатуразу у вечнозеленых хвойных [Макаренко и др., 2014].

Предполагается, что выявленные выше закономерности, присущи зимующим органам в хвое вечнозеленых растений Якутии: высокое абсолютное содержание суммарных ЖК, особенно их ненасыщенных форм, влияющих на стабилизацию клеточных мембран, а также многообразие уникальных Δ -5 метилен разделенных ЖК, могут играть существенную роль в формировании уникальной криорезистентности данных видов.

Таблица 10. Сезонные изменения жирнокислотного состава суммарных липидов
в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Центральной Якутии

Жирные кислоты	Сроки взятия проб			
	Летний период (29.07)		Осенний период (20.09)	
	мг/г сух. массы	вес. сод. %	мг/г сух. массы	вес. сод. %
C14:0	5,3 ± 0,9	2,5 ± 0,5	-	-
C15:0	0,5 ± 0,1	0,2 ± 0,0	0,7 ± 0,1	0,3 ± 0,0
C16:0	41,9 ± 4,9	19,8 ± 1,7	54,7 ± 3,6	20,0 ± 0,2
C16:1(n-9)	0,6 ± 0,1	0,3 ± 0,1	1,0 ± 0,5	0,4 ± 0,1
C16:1(n-7)	0,5 ± 0,0	0,3 ± 0,0	-	-
C16:1(n-5)	2,7 ± 0,4	1,3 ± 0,1	1,1 ± 0,1	0,4 ± 0,0
C17:0-a	2,5 ± 0,2	1,2 ± 0,1	5,2 ± 0,3	1,9 ± 0,0
C17:0	1,1 ± 0,1	0,5 ± 0,0	1,2 ± 0,1	0,4 ± 0,0
C16:3(n-3)	1,0 ± 0,2	0,5 ± 0,1	2,5 ± 0,8	0,9 ± 0,2
C18:0	6,0 ± 0,7	2,8 ± 0,2	5,8 ± 0,1	2,1 ± 0,1
C18:1(n-9)	14,8 ± 1,1	7,0 ± 0,6	17,0 ± 0,7	6,2 ± 0,1
C18:1(n-7)	1,8 ± 0,2	0,8 ± 0,1	2,9 ± 0,2	1,1 ± 0,1
C18:2(Δ5,9)	0,9 ± 0,2	0,4 ± 0,1	1,1 ± 0,0	0,4 ± 0,0
C18:2(n-6)	47,6 ± 1,9	22,5 ± 0,7	61,6 ± 3,1	22,6 ± 0,1
C18:3(Δ5,9,12)	9,7 ± 1,9	4,6 ± 1,0	24,3 ± 1,2	8,9 ± 0,9
C18:3(n-3)	55,1 ± 4,2	26,0 ± 1,1	47,5 ± 2,2	17,4 ± 0,8
C18:4(Δ5,9,12,15)	2,9 ± 0,4	1,3 ± 0,2	6,8 ± 0,4	2,5 ± 0,3
C20:0	1,4 ± 0,2	0,7 ± 0,1	4,5 ± 0,3	1,6 ± 0,2
C20:1(n-11)	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,9 ± 0,1	0,3 ± 0,0
C20:2(n-9)	0,9 ± 0,1	0,4 ± 0,0	4,1 ± 0,2	1,5 ± 0,2
C20:3(Δ5,11,14)	9,8 ± 0,6	4,6 ± 0,3	16,3 ± 0,8	6,0 ± 0,8
C20:3(Δ7,11,14)	0,9 ± 0,0	0,4 ± 0,0	3,1 ± 0,0	1,1 ± 0,4
C20:3(Δ11,14,17)	0,4 ± 0,1	0,2 ± 0,0	1,6 ± 0,0	0,6 ± 0,1
C20:4(Δ5,11,14,17)	1,4 ± 0,1	0,6 ± 0,0	2,4 ± 0,0	0,9 ± 0,1
C22:0	1,7 ± 0,1	0,8 ± 0,0	6,8 ± 0,7	2,5 ± 0,3
Σ	211,7 ± 9,5	100,0	273,1 ± 10,7	100,0
Σнасыщенных	60,4 ± 5,5	28,5 ± 1,7	78,9 ± 5,1	28,9 ± 1,1
Σненасыщенных	151,3 ± 5,8	71,5 ± 1,7	194,3 ± 10,0	71,1 ± 0,9
k		2,51 ± 0,21		2,46 ± 0,02
ИДС		1,73		1,75
SDR		0,71 ± 0,04		0,74 ± 0,01
ODR		1,47 ± 0,01		0,87 ± 0,02
LDR		0,54 ± 0,02		0,44 ± 0,02

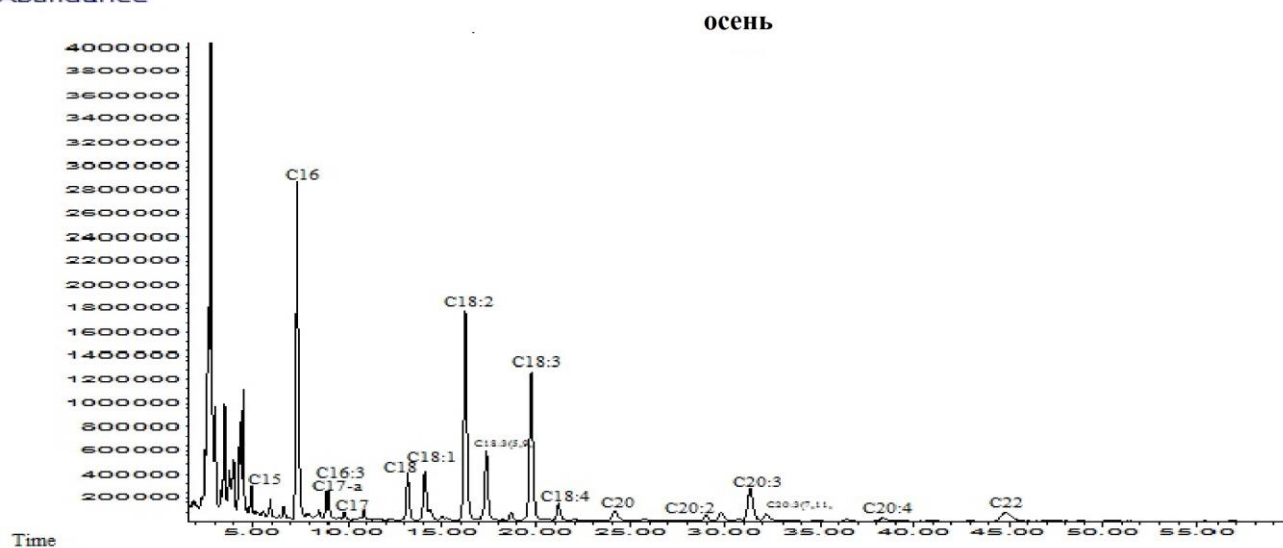
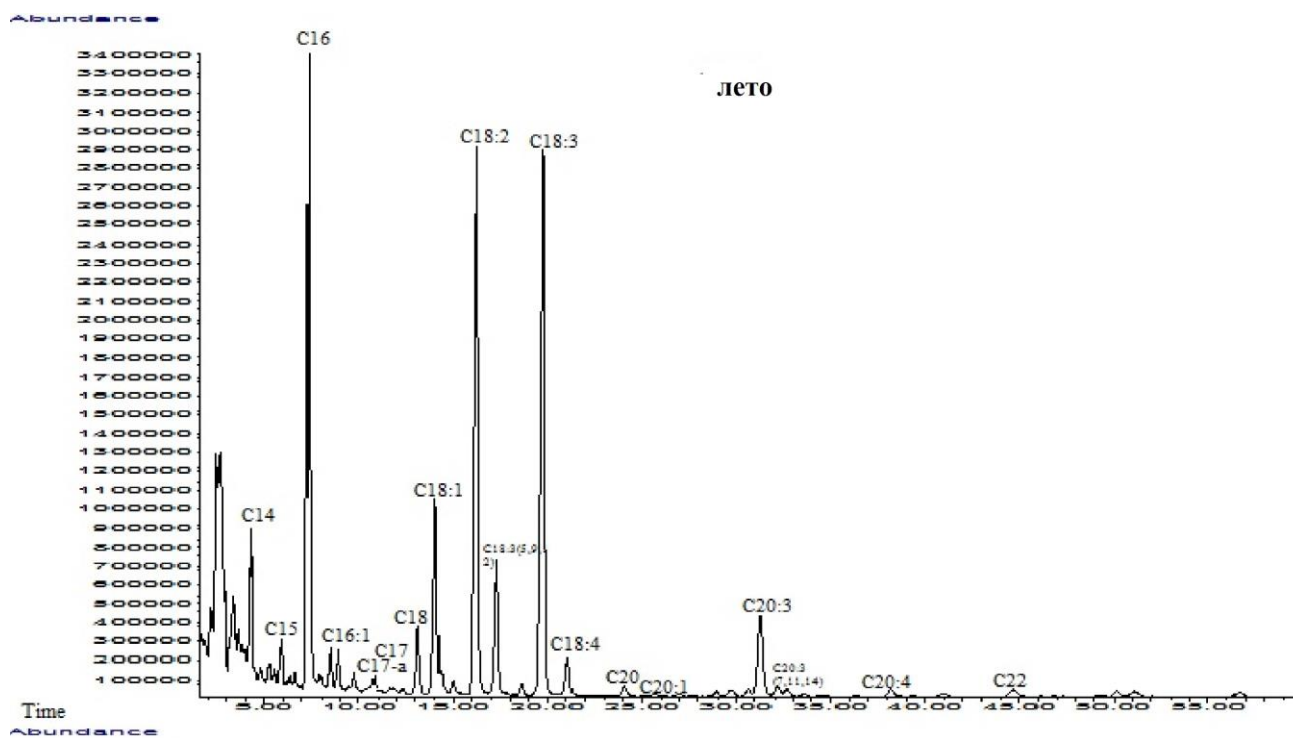


Рис. 23. Типичная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот хвои *Pinus sylvestris* L.

Таблица 11. Сезонные изменения содержания основных групп ЖК суммарных липидов в хвое *Pinus sylvestris* L.

Группы ЖК	Сроки взятия проб			
	Летний период (29.07)		Осенний период (20.09)	
	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК
Σ Насыщенных ЖК	60,4 ± 5,5	28,5 ± 1,7	78,9 ± 5,1	28,9 ± 1,1
Σ Моноеновых ЖК	20,8 ± 1,9	9,8 ± 0,9	22,9 ± 1,5	8,4 ± 0,3
Σ Диеновых ЖК	49,4 ± 2,2	23,3 ± 0,8	66,9 ± 3,4	24,5 ± 0,1
Σ Триеновых ЖК	76,9 ± 7,0	36,3 ± 2,5	95,2 ± 5,0	34,9 ± 0,4
Σ Тетраеновых ЖК	4,2 ± 0,4	2,0 ± 0,2	9,2 ± 2,4	3,4 ± 0,1
Σ Ненасыщенных ЖК	151,3 ± 5,8	71,5 ± 1,7	194,2 ± 10,0	71,1 ± 0,9

Анализ хроматограмм хвои сосны обыкновенной, произрастающей в условиях Центральной Якутии, показал, что ЖК состав суммарных липидов хвои сосны обыкновенной представлен 5 группами ЖК, в зависимости от степени ненасыщенности: насыщенные, моноеновые, диеновые, триеновые, тетраеновые (табл. 11). Содержание диеновых ЖК возрастало до максимума в осенний период (66,9 мг/г и 24,5% от суммы ЖК). Наиболее резкие изменения содержания в летне-осенний период наблюдалось в группе тетраеновых ЖК (от 4,2 до 9,2 мг/г и 2,0 до 3,4% от суммы ЖК). Осенью абсолютное содержание триеновых ЖК, также имело тенденцию к возрастанию. По мере снижения среднесуточной температуры осенью наблюдали увеличение абсолютного содержания суммы ненасыщенных ЖК на 43 мг/г сух. массы.

Таблица 12. Сезонные изменения жирнокислотного состава суммарных липидов в хвое *Picea obovata*

Ledeb., произрастающей в Центральной Якутии

Жирные кислоты	Сроки взятия проб			
	Летний период (29.07)		Осенний период (20.09)	
	мг/г сух. массы	вес. сод. %	мг/г сух. массы	вес. сод. %
C12:0	1,5 ± 0,2	1,0 ± 0,1	2,7 ± 0,6	1,4 ± 0,4
C14:0	4,4 ± 0,9	3,0 ± 1,1	4,8 ± 0,3	2,5 ± 0,1
C15:0	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,4 ± 0,1	0,2 ± 0,0
C16:0	23,8 ± 2,9	16,3 ± 1,5	33,0 ± 3,7	17,4 ± 0,5
C16:1(n-9)	0,4 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,7 ± 0,1	0,4 ± 0,0
C16:1(n-7)	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,0	-	-
C16:1(n-5)	1,2 ± 0,1	0,8 ± 0,1	1,5 ± 0,3	0,8 ± 0,1
C17:0-a	4,9 ± 0,1	3,4 ± 0,3	6,2 ± 0,4	3,3 ± 0,0
C17:0	1,4 ± 0,2	1,0 ± 0,3	1,4 ± 0,1	0,7 ± 0,1
C16:3(n-3)	0,7 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,9 ± 0,1	0,5 ± 0,0
C18:0	3,1 ± 0,0	2,1 ± 0,2	7,4 ± 1,1	3,9 ± 0,2
C18:1(n-9)	12,1 ± 2,7	8,3 ± 2,0	19,1 ± 1,7	10,1 ± 1,9
C18:1(n-7)	1,3 ± 0,1	0,9 ± 0,0	1,4 ± 0,2	0,7 ± 0,1
C18:2(Δ5,9)	2,7 ± 0,6	1,9 ± 0,8	2,4 ± 0,6	1,3 ± 0,4
C18:2(n-6)	23,3 ± 2,7	16,0 ± 1,4	31,4 ± 2,9	16,6 ± 1,3
C18:3(Δ5,9,12)	7,1 ± 1,4	4,9 ± 1,0	10,2 ± 1,9	5,4 ± 1,1
C18:3(n-3)	40,3 ± 1,3	27,6 ± 3,5	44,6 ± 4,1	23,6 ± 2,1
C18:4(Δ5,9,12,15)	5,0 ± 0,3	3,4 ± 0,6	5,0 ± 0,8	2,6 ± 0,5
C20:0	1,0 ± 0,6	0,7 ± 0,5	2,0 ± 0,3	1,1 ± 0,6
C20:1(n-11)	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,0	0,4 ± 0,0	0,2 ± 0,0
C20:2(n-9)	0,9 ± 0,0	0,6 ± 0,1	1,1 ± 0,1	0,6 ± 0,1
C20:3(Δ5,11,14)	5,7 ± 0,4	3,9 ± 0,3	7,1 ± 0,4	3,7 ± 0,7
C20:3(Δ7,11,14)	0,8 ± 0,2	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0,4 ± 0,0
C20:3(Δ11,14,17)	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,4 ± 0,0	0,2 ± 0,0
C20:4(Δ5,11,14,17)	1,7 ± 0,2	1,1 ± 0,3	1,7 ± 0,1	0,9 ± 0,1
C22:0	1,3 ± 0,8	0,9 ± 0,3	2,5 ± 0,8	1,3 ± 0,2
Σ	145,8 ± 8,4	100,0	189,1 ± 11,2	100,0
Σ _{насыщенных}	41,8 ± 3,4	28,6 ± 1,6	60,5 ± 5,5	32,0 ± 1,8
Σ _{ненасыщенных}	104,0 ± 5,0	71,4 ± 1,9	128,6 ± 10,3	68,0 ± 2,1
k		2,49		2,13
ИДС		1,79		1,65
SDR		0,79		0,72
ODR		0,84		0,80
LDR		0,63		0,59

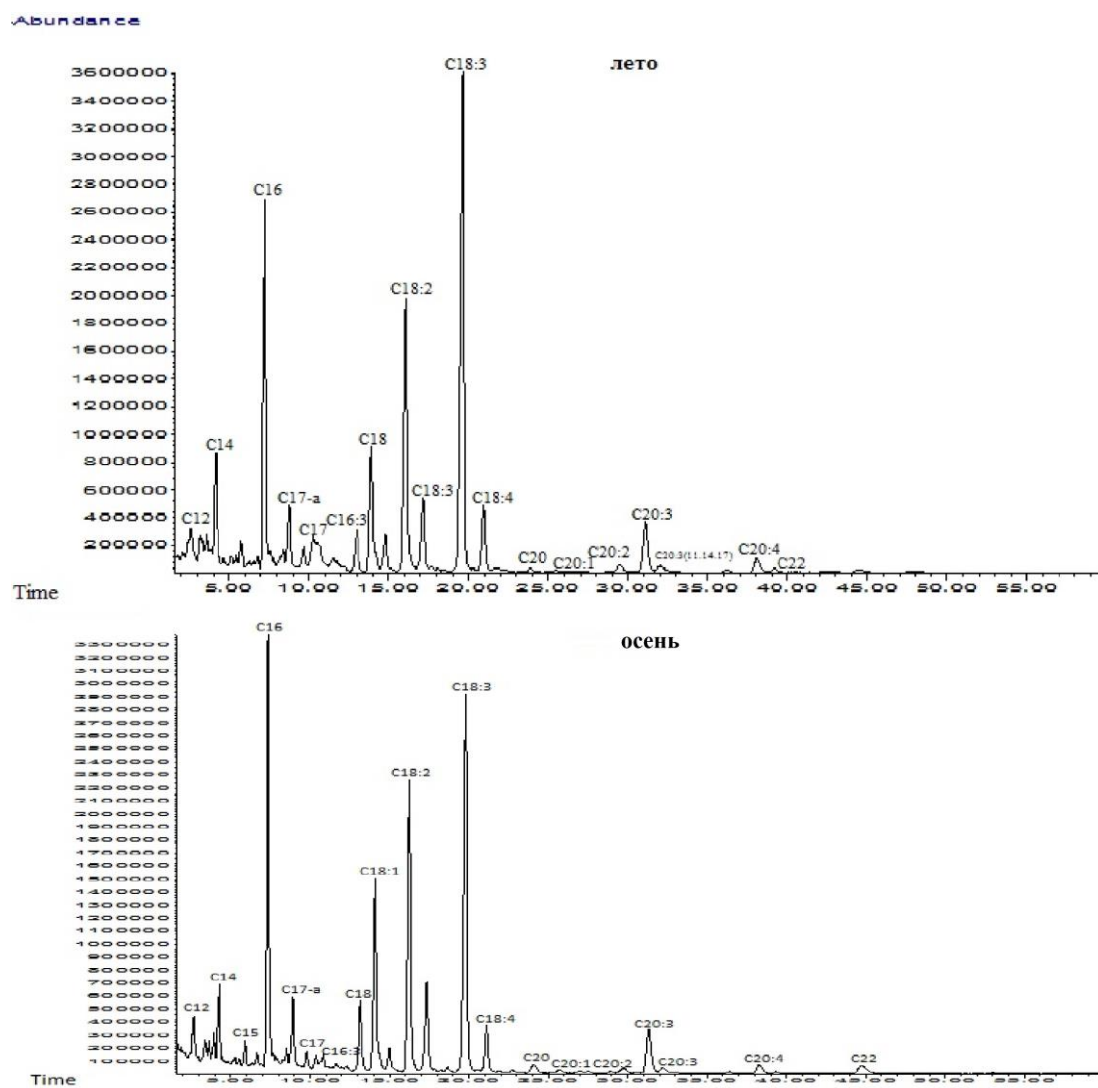


Рис. 24. Типичная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот хвои *Picea obovata* Ledeb.

Таблица 13. Сезонные изменения содержания основных групп ЖК суммарных липидов в хвое *Picea obovata* Ledeb.

Группы ЖК	Сроки взятия проб			
	Летний период (29.07)		Осенний период (20.09)	
	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК
Σ Насыщенных ЖК	41,8 ± 3,4	28,6 ± 1,0	60,6 ± 3,5	32,0 ± 0,2
Σ Моноеновых ЖК	15,5 ± 3,0	10,7 ± 2,1	23,2 ± 2,1	12,3 ± 0,2
Σ Диеновых ЖК	26,9 ± 3,4	18,4 ± 2,2	35,0 ± 3,4	18,5 ± 0,6
Σ Триеновых ЖК	54,9 ± 3,4	37,7 ± 4,8	63,9 ± 5,7	33,7 ± 0,4
Σ Тетраеновых ЖК	6,7 ± 0,5	4,6 ± 0,9	6,7 ± 0,3	3,6 ± 0,1
Σ Ненасыщенных ЖК	104,0 ± 5,0	71,4 ± 1,0	128,9 ± 10,3	68,0 ± 0,2

В хвое ели сибирской летом было идентифицировано 5 групп ЖК: насыщенные, моноеновые, диеновые, триеновые и тетраеновые (табл. 13). С наступлением осенних холодов в хвое ели сибирской, повышается абсолютное содержание моноеновых, диеновых, триеновых ЖК, а также суммы ненасыщенных ЖК суммарных липидов.

Betula platyphylla Sukacz. и *Alnus fruticosa* Rupr. В Якутии морфо- и органогенез листового аппарата березы плосколистной и ольхи кустарниковой начинается с заложения почек более чем за 10 месяцев до их распускания. В течение этого периода почки испытывают действия различных абиотических факторов. Осень, суровую якутскую зиму и большую часть весны меристематические ткани почек переносят во внутри-почечном состоянии, успешно сохраняют жизнеспособность и создают потенциал для роста молодых листьев следующего года. В таких условиях одновременно со снижением интенсивности аэробного дыхания у покоящихся почек все большее место занимает гликолитический путь обмена веществ, при котором в организме появляются специфические метаболиты и морозозащитные вещества. Поэтому при изучении влияния абиотических факторов на процессы жизнедеятельности

древесных и кустарниковых видов важным направлением является изучение влияния осенних положительных температур на состав и содержание ЖК суммарных липидов из меристем почек.

Таблица 14. Сезонные изменения жирнокислотного состава суммарных липидов в почках у *Betula platyphylla* Sukacz., произрастающей в Центральной Якутии

Жирные кислоты	Сроки взятия проб			
	Летний период (29.07)		Осенний период (20.09)	
	мг/г сух. массы	вес. сод. %	мг/г сух. массы	вес. сод. %
C14:0	2,9 ± 0,5	1,6 ± 0,2	-	-
C16:0	41,2 ± 2,5	22,8 ± 1,9	45,1 ± 3,5	16,9 ± 2,2
C16:1(n-5)	2,4 ± 0,3	1,3 ± 0,3	4,0 ± 1,8	1,5 ± 0,2
C18:0	5,6 ± 0,2	3,1 ± 0,2	8,6 ± 2,6	3,2 ± 1,2
C18:1(n-9)	7,8 ± 0,3	4,4 ± 0,2	8,3 ± 1,9	3,1 ± 0,6
C18:2(n-6)	42,3 ± 2,7	23,5 ± 2,0	74,6 ± 6,5	28,0 ± 3,8
C18:3(n-3)	34,3 ± 2,6	19,0 ± 2,0	114,0 ± 8,9	42,8 ± 4,9
C19:0	5,0 ± 1,9	2,8 ± 1,6	3,7 ± 1,0	1,4 ± 0,9
C20:0	8,8 ± 0,9	1,8 ± 0,7	-	-
C20:2(Δ11,13)	-	-	4,3 ± 1,2	1,6 ± 0,8
C21:0	-	-	3,7 ± 1,3	1,4 ± 0,3
C22:0	18,3 ± 4,2	10,1 ± 2,0	-	-
C22:1(Δ13)	1,5 ± 0,4	0,9 ± 0,3	-	-
C24:0	7,0 ± 1,9	3,9 ± 0,9	-	-
Σ	180,3 ± 6,6	100	266,4 ± 10,9	100
Σ _{насыщенных}	92,0 ± 10,7	51,0 ± 4,3	61,2 ± 7,9	23,0 ± 4,6
Σ _{ненасыщенных}	88,3 ± 5,4	49,0 ± 4,3	205,2 ± 10,3	77,0 ± 4,9
k	-	0,96	-	3,34
ИДС	-	1,10	-	1,11
SDR	-	0,58	-	0,49
ODR	-	0,91	-	0,93
LDR	-	0,45	-	0,36

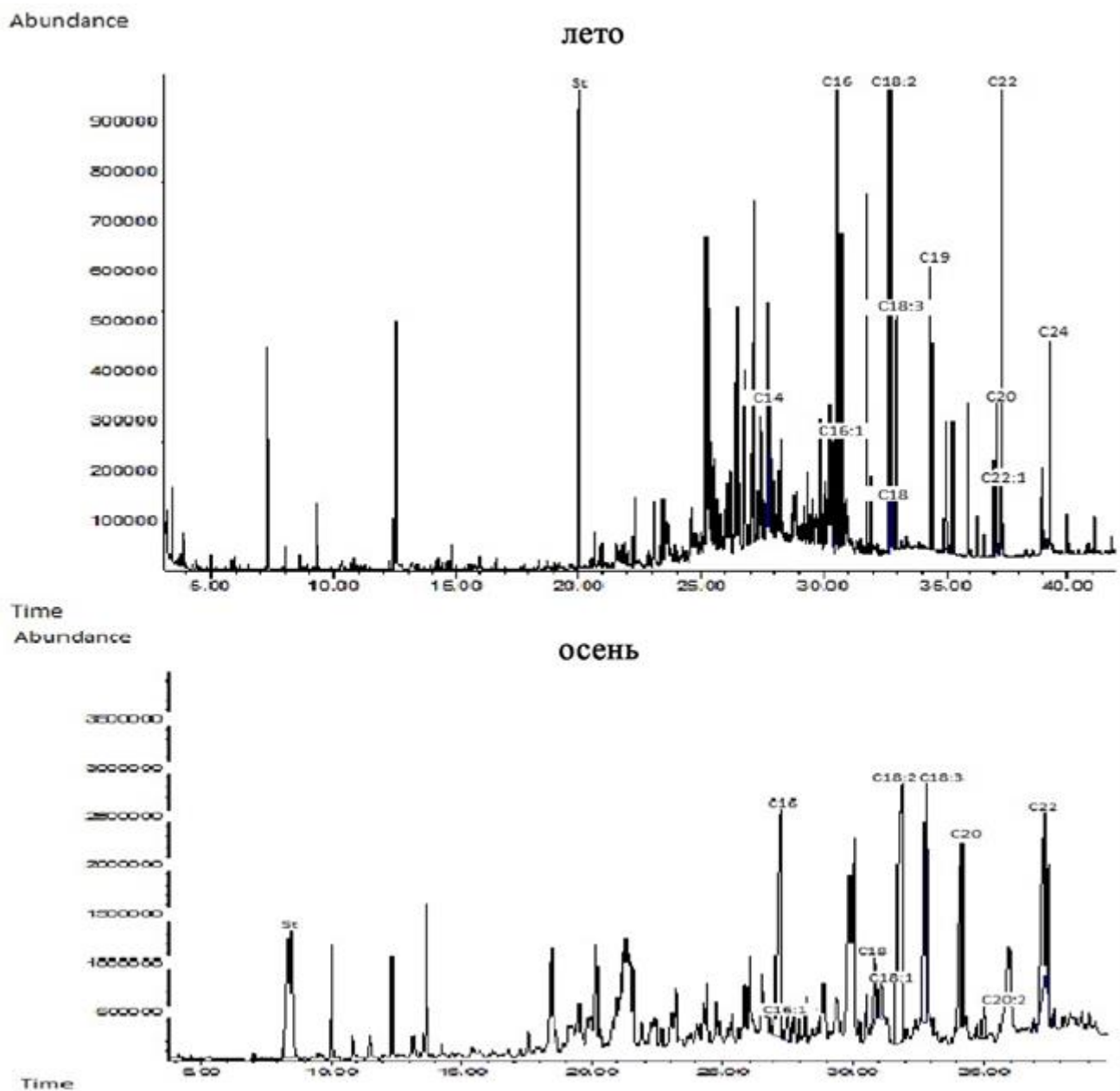


Рис. 25. Типичная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот в почках *Betula platyphylla* Sukacz.

При анализе хроматограмм метиловых эфиров жирных кислот почек березы плосколистной, обнаружено довольно большое разнообразие ЖК, как насыщенных, так и с ненасыщенных с одной или несколькими двойными связями (рис. 25). В почках березы летом и осенью идентифицировано 13 и 9 ЖК, соответственно (табл. 14). Во все сезоны найдены следующие ЖК: из насыщенных- пальмитиновая, стеариновая, арахидовая и бегеновая кислоты; из ненасыщенных- олеиновая, линолевая, α - линоленовая. Среди насыщенных ЖК во все сезоны преобладала пальмитиновая кислота, содержание которой в осенний

период было выше на 3,9 мг/г чем в летний период. Среди ненасыщенных ЖК у березы плосколистной отчетливой динамикой отличались две - линолевая С18:2 и линоленовая С18:3. Так, абсолютное и относительное содержание С18:2 выросло осенью на 32,3 мг/г и 4,5%. Абсолютное и относительное содержание α -линоленовой кислоты С18:3 также имело тенденцию увеличения к осени, так уровень этой кислоты было выше на 79,7 мг/г сух. массы и на 23,8% от суммы ЖК, соответственно. По сравнению с хвоей сосны обыкновенной и ели сибирской ЖК состав почек березы плосколистной во все изученные сезоны характеризовался большим уровнем насыщенности, что, возможно, связано не только с видовой спецификой, но и спецификой изучаемых органов.

Таблица 15. Сезонные изменения содержания основных групп ЖК суммарных липидов в почках у *Betula platyphylla* Sukacz.

Группы ЖК	Сроки взятия проб			
	Летний период (29.07)		Осенний период (20.09)	
	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК
Σ Насыщенных ЖК	92,0 ± 10,7	51,0 ± 4,3	61,2 ± 7,9	23,0 ± 4,6
Σ Моноеновых ЖК	11,7 ± 1,0	6,5 ± 0,7	12,3 ± 2,2	4,6 ± 0,8
Σ Двеновых ЖК	42,3 ± 2,7	23,5 ± 2,0	78,9 ± 2,0	29,6 ± 2,0
Σ Триеновых ЖК	34,3 ± 2,6	19 ± 1,9	114,0 ± 1,8	42,8 ± 1,1
Σ Ненасыщенных ЖК	88,3 ± 5,4	49,0 ± 4,3	205,2 ± 10,3	77,0 ± 4,9

Динамика содержания основных групп ЖК суммарных липидов в почках березы плосколистной представлена в таблице 15. Понижение температуры в осенний период вызывает повышение содержания суммы ненасыщенных ЖК на 116,9 мг/г сух. массы или на 28% от суммы ЖК. Для моноеновых ЖК при наступлении осенних закалывающих температур уменьшалось их относительное содержание. В летний период липиды почек березы плосколистной характеризовались высоким содержанием насыщенных ЖК на 28% больше, чем в осенний период. Все это в совокупности формирует повышение уровня k в осенний период на 2,4%, что, вероятно, достаточно для формирования

морозоустойчивого состояния побегов березы плосколистной. Сезонные изменения абсолютного и относительного содержания ЖК суммарных липидов и активности соответствующих десатураз отражены в изменениях соответствующих коэффициентов десатурации (SDR, ODR, LDR).

Таким образом, полученные нами данные по сезонным изменениям качественного состава и количественного содержания ЖК липидов почек *B. platyphylla* свидетельствуют о значительном возрастании уровня полиненасыщенных ЖК, которые играют важную роль в поддержании текучести мембран во время осенней адаптации растений к низкотемпературному стрессу.

Таблица 16. Сезонные изменения жирнокислотного состава суммарных липидов
в почках у *Alnus fruticosa* Rupr., произрастающей в Центральной Якутии

Жирные кислоты	Сроки взятия проб			
	Летний период (29.07)		Осенний период (20.09)	
	мг/г сух. массы	вес. сод. %	мг/г сух. массы	вес. сод. %
C14:0	2,8 ± 1,1	1,2 ± 0,8	2,5 ± 1,0	0,9 ± 0,1
C15:0	-	-	1,8 ± 0,8	0,6 ± 0,3
C16:0	67,9 ± 3,4	29,1 ± 3,6	54,1 ± 7,6	19,3 ± 1,6
C16:1(n-9)	21,3 ± 4,7	9,1 ± 1,6	8,6 ± 1,9	3,0 ± 0,6
C16:1(n-7)	-	-	3,0 ± 1,2	1,1 ± 0,1
C17:0	-	-	0,6 ± 0,0	0,2 ± 0,0
C18:0	6,4 ± 1,5	2,8 ± 0,8	3,6 ± 1,7	1,3 ± 0,2
C18:1(n-9)	4,8 ± 1,1	2,0 ± 0,9	5,0 ± 2,0	1,8 ± 0,3
i-C18:1	-	-	3,7 ± 1,0	1,3 ± 0,7
C18:2(n-6)	69,9 ± 7,6	30,0 ± 3,6	74,2 ± 6,3	26,4 ± 3,5
C18:3(n-3)	41,5 ± 3,6	17,8 ± 2,9	107,7 ± 7,3	38,3 ± 3,4
C20:0	5,3 ± 1,0	2,3 ± 0,9	5,4 ± 1,9	1,9 ± 0,4
C22:0	8,0 ± 1,2	3,4 ± 1,2	7,6 ± 1,5	2,7 ± 3,3
C24:0	5,5 ± 2,1	2,4 ± 1,5	2,8 ± 0,6	1,0 ± 0,1
C24:1(Δ15)	-	-	0,6 ± 0,1	0,2 ± 0,0
Σ	233,3 ± 11,2	100	281,2 ± 12,9	100
Σ _{насыщенных}	95,9 ± 5,8	41,1 ± 4,6	78,4 ± 11,3	27,9 ± 5,4
Σ _{ненасыщенных}	137,4 ± 6,5	58,9 ± 7,4	202,8 ± 4,7	72,1 ± 7,8
k	-	1,43	-	2,58
ИДС	-	1,24	-	1,19
SDR	-	0,43	-	0,58
ODR	-	0,96	-	0,97
LDR	-	0,37	-	0,20

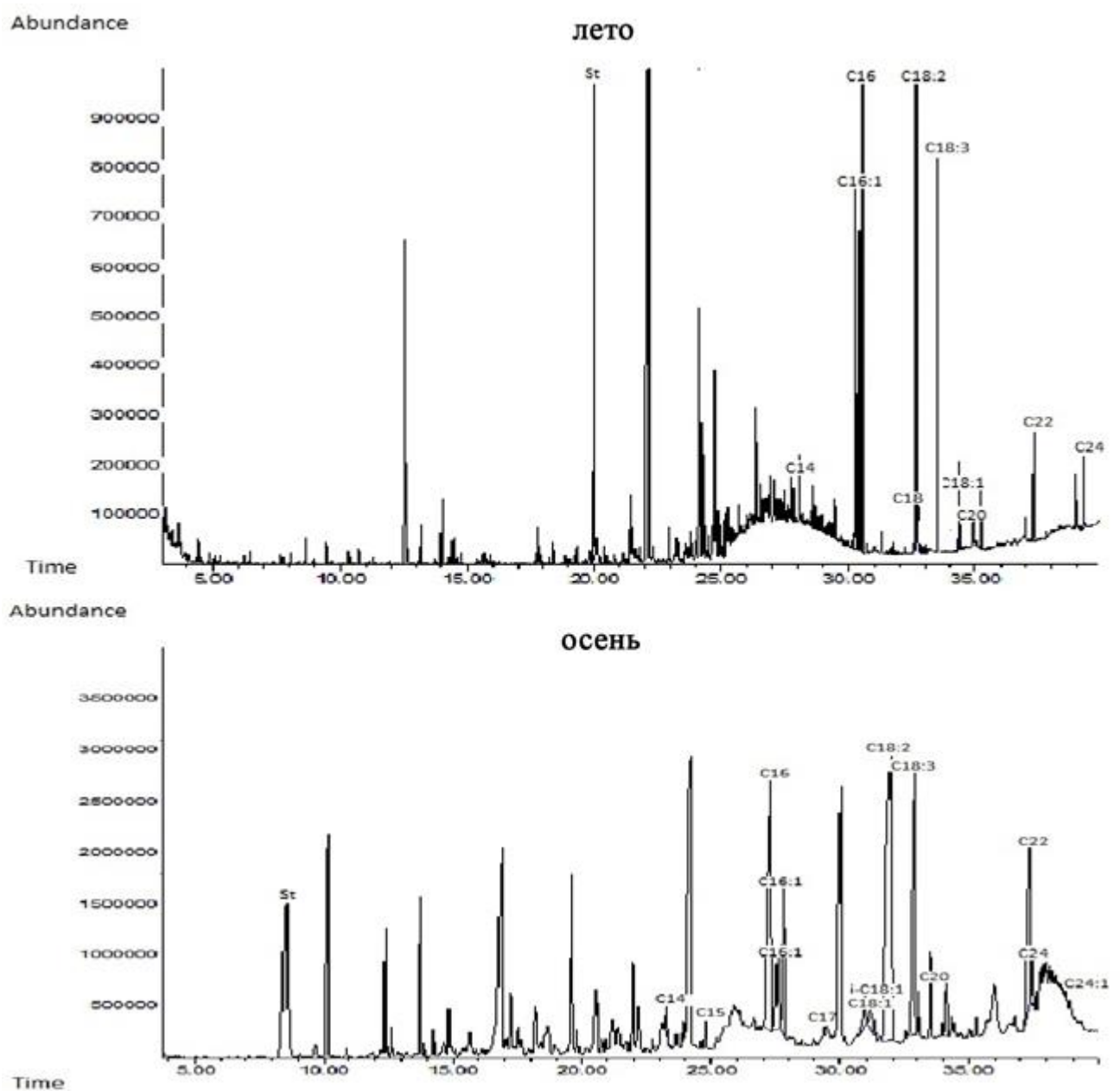


Рис. 26. Типичная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот в почках *Alnus fruticosa* Rupr.

В почках *A. fruticosa* в условиях Центральной Якутии на протяжении вегетации было идентифицировано 15 ЖК (табл. 16), с их более богатым качественным составом осенью (15 ЖК), по сравнению с летом (10 ЖК). Анализ типичных хроматограмм метиловых эфиров ЖК в почках ольхи кустарниковой, показал появление новых ЖК, C15, C16:1, C17, i-C18:1 и C24:1(15) в осенний период (рис. 26). Среди насыщенных ЖК во все сезоны обнаружены: C14:0, C16:0, C18:0, C20:0, C22:0, C24:0; из ненасыщенных – C18:1, C18:2 и C18:3.

Среди насыщенных ЖК суммарных липидов преобладала пальмитиновая кислота С16:0. Ее относительное содержание изменялось от 29,1 до 19,3% от суммы ЖК. Среди моноеновых преобладала пальмитолеиновая С16:1, содержание которой достигало максимума в летний период (9,11%). Относительное содержание линолевой кислоты С18:2 увеличилось осенью на 10,2% от суммы ЖК. В почках ольхи кустарниковой уровень содержания α -линоленовой кислоты С18:3 в осенний период повысился по сравнению с летними показателями. В целом, суммарное содержание ЖК от летнего к осеннему периоду увеличилось на 47,9 мг/г сух. массы. Интересным представляется тот факт, что по мере снижения температуры в составе ЖК суммарных появляются ряд новых минорных ненасыщенных ЖК, в том числе изо-кислот: С16:1(n-7), i-С18:1 и С24:1(Δ 15).

Анализ основных групп ЖК у другого представителя семейства – *Betulaceae*– *A. fruticosa*, выявил 4 основные группы ЖК в зависимости от степени ненасыщенности: насыщенные, моноеновые, диеновые, триеновые ЖК (табл. 17). При действии низких положительных температур содержание триеновых ЖК повышалось на 20,5% от суммы ЖК. Абсолютное содержание ненасыщенных ЖК от летнего к осеннему периоду возрастало (на 65,4 мг/г сух. массы).

Таблица 17. Сезонные изменения содержания основных групп ЖК суммарных липидов в почках *Alnus fruticosa* Rupr.

Группы ЖК	Сроки взятия проб			
	Летний период (29.07)		Осенний период (20.09)	
	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК
Σ Насыщенных ЖК	95,9 \pm 5,8	41,1 \pm 5,4	78,4 \pm 11,3	27,9 \pm 5,4
Σ Моноеновых ЖК	25,9 \pm 0,9	11,1 \pm 0,9	20,8 \pm 7,2	7,4 \pm 1,2
Σ Диеновых ЖК	70,0 \pm 5,6	30,0 \pm 1,1	74,2 \pm 4,6	26,4 \pm 1,1
Σ Триеновых ЖК	41,5 \pm 4,8	17,8 \pm 1,4	107,7 \pm 2,1	38,3 \pm 4,3
Σ Ненасыщенных ЖК	137,4 \pm 6,5	58,9 \pm 7,4	202,8 \pm 4,7	72,1 \pm 7,8

3.1.5. Состав и содержание фосфолипидов и ЖК в побегах *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. и *Equisetum scirpoides* Michx.

Северо-Восточной Якутии

На территории Северо-Восточной Якутии в особенно суровых условиях Полюса холода, произрастают реликтовые споровые растения семейства Хвощевых – хвощ камышковый (*E. scirpoides* Michx.) и хвощ пестрый *Equisetum variegatum*. Короткий вегетационный период, экстремально низкие зимой (55-60 °С) и весьма высокие летом (до 38 °С) температуры, приводящие к дефициту влаги в воздухе и почве, характеризуют резко континентальный климат Якутии. В связи со способностью этих растений адаптироваться к таким экстремальным климатическим условиям особый интерес представляет изучение фосфолипидного и ЖК-состава тканей хвощей. Известно, что количественный и качественный состав липидов и ЖК как основных структурных компонентов растительных мембран играет важную роль в адаптивном ответе растительного организма на стрессовое воздействие любой природы. Сравнительный анализ таких данных мог бы оказаться полезным для понимания путей адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды и особенностей биосинтеза жирных кислот у семейства хвощевых. Кроме того, *E. variegatum* и *E. scirpoides* являются зимнезелеными, нажировочными растениями, имеющими высокую кормовую ценность, в особенности это касается хвоща пестрого. Поскольку липиды и жирные кислоты являются существенной составляющей кормов сельскохозяйственных животных, сведения о липидном составе хвощей имеют также важное прикладное значение. Однако сведения о фосфолипидном и жирнокислотном составе тканей хвощей в литературе ограничены единичными работами [Gellerman et al., 1965; Розенцвет, 2006; Петров и др., 2011].

E. variegatum и *E. scirpoides*. Данные по содержанию индивидуальных групп фосфолипидов обнаруженных в летне-осенний период в побегах хвощей (*E. variegatum* и *E. scirpoides*), приведены на рис. 28 и 29.

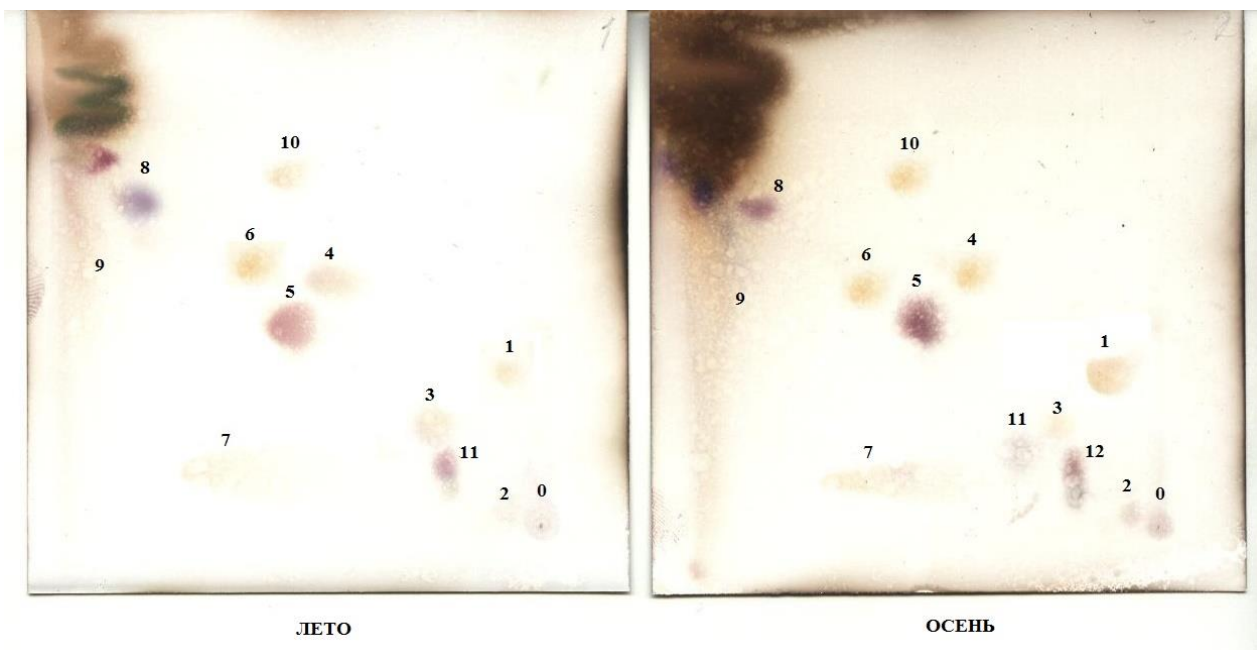


Рис. 27. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в побегах *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web.

Сроки взятия проб: лето - 24.07; осень - 10.09; 0- стартовая точка; 1- ФХ; 2- не идентифицированный липид; 3- ФИ; 4- ФЭ; 5- ГЛ; 6- ФГ; 7- ФК; 8- ДФГ; 9- НЛ; 10- БЛ; 11; 12- ГЛ.

Все фосфолипиды характеризовались индивидуальной динамикой изменения содержания фосфолипидов. В летних побегах *E. variegatum* и *E. scirpoides* было выявлено относительно низкое содержание суммарных ФЛ (14 и 21 мг/г сух. массы, соответственно), в отличие от осенних образцов (21,5 и 23,6 мг/г сух. массы, соответственно). Преобладающей фосфолипидной группой в побегах хвощей в течение исследуемого периода являлся ФХ. Содержание ФХ от летнего к осеннему периоду изменялось: у *E. variegatum* от 21,1 до 37,3%, у *E. scirpoides* от 28,3 до 29,5% от суммы ФЛ соответственно.

Среди других групп ФЛ аналогичный характер динамики прослеживался у ФЭ в побегах хвоща пестрого. Максимум содержания ФЭ у хвощей пестрого наблюдался в осенний период – 24,2% от суммы ФЛ или 5,2 мг/г сух. массы, соответственно. К этому же времени помимо ФХ в побегах хвоща камышкового, выявлено повышение содержания ДФГ - в 1,4 раза по сравнению с летними данными. К осени в побегах хвощей содержание ФГ и ФК уменьшалось по сравнению с летними побегами и составило у *E. variegatum* 7,5 и 11,6%, у *E. scirpoides* 18,1 и 14,5% от суммы ФЛ, соответственно. Интересным является

присутствие в побегах хвощей бетайнового липида (БЛ), синтез которого невозможен в цветковых растениях [Розенцвет, 2006] (рис. 27).

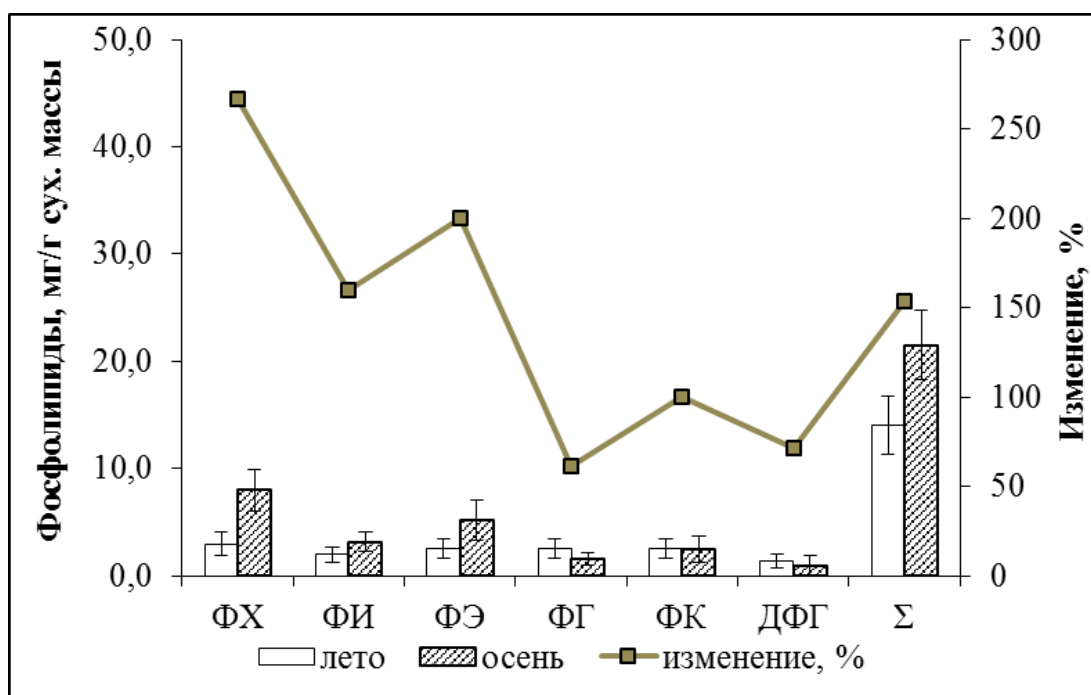


Рис. 28. Сезонная динамика содержания индивидуальных классов ФЛ в побегах у летне- и осенневегетирующих растений *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. (мг/г сух. массы)

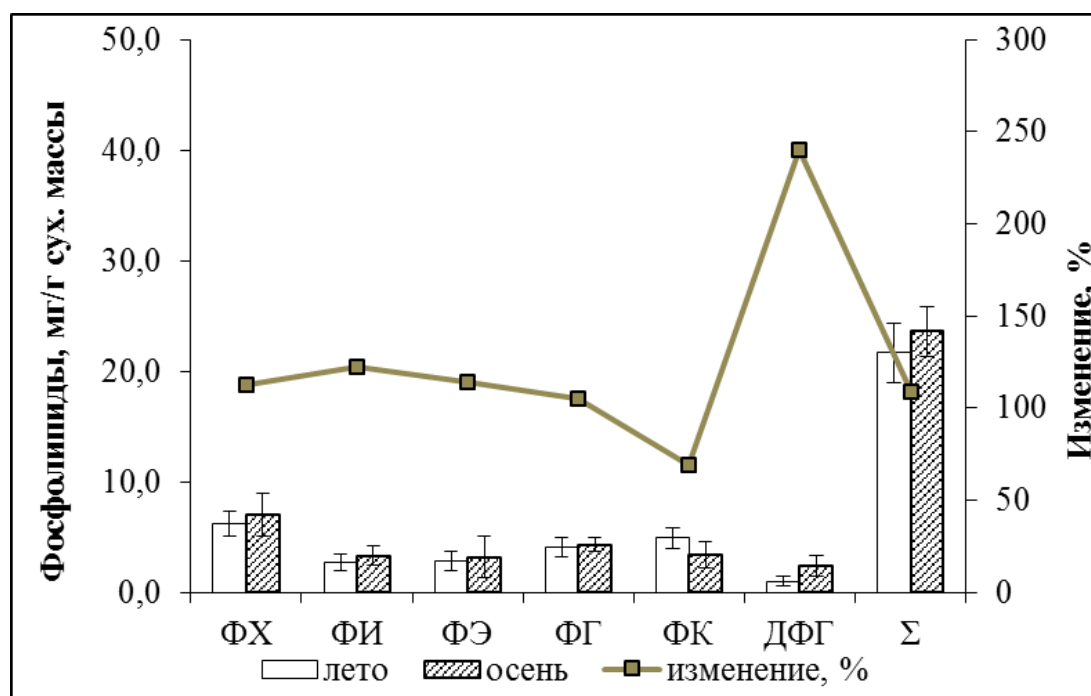


Рис. 29. Сезонная динамика содержания индивидуальных классов ФЛ в побегах у летне- и осенневегетирующих растений *Equisetum scirpoides* Michx. (мг/г сух. массы)

Таким образом, осенняя адаптационная изменчивость фосфолипидов у хвощовых растений на Полюсе холода происходит в направлении увеличения содержания группы ФХ, ФИ и ФЭ.

Equisetum variegatum Schleich. ex Web. Как видно из рис. 30, на хроматограммах метиловых эфиров жирных кислот летне-, и осенневегетирующих побегов хвоща пестрого обнаружено довольно большое разнообразие жирных кислот. У летневегетирующих побегов *E. variegatum* идентифицировали 18 хорошо выраженных пиков, соответствующих индивидуальным ЖК, а у осенневегетирующих – 15 ЖК в диапазоне C12-22. C12, C14, C15, C17, C20 –кислоты представлены небольшими пиками. О преобладании кислот C16, C18 свидетельствуют результаты, представленные в табл. 18.

Главной насыщенной кислотой была пальмитиновая (C16:0) кислота, а ненасыщенные были представлены олеиновой, линолевой и α -линоленовой. Также у исследуемого вида обнаружены моноеновые кислоты с 16, 18 и 20 атомами в углеродной цепи. В целом, содержание моноеновых кислот значительно ниже, чем содержание ПНЖК и не превышает 8,4% от общего содержания кислот. Полиеновые жирные кислоты представлены диеновыми, триеновыми и тетраеновыми кислотами Δ -12, Δ -15 и Δ -5 рядов. Из кислот с двумя двойными связями, кроме мажорной линолевой, в небольших количествах представлена гексадекадиеновая кислота C16:2(Δ 7,11), которая, является предшественником в биосинтезе гексадекатриеновой C16:3(Δ 7,11,14) кислоты. Известно, что высшие растения могут быть отнесены к C16:3 или C18:3 группе по содержанию соответствующих жирных кислот [Hildebrand, 2011]. Некоторые C16:3 растения содержат значительное количество (до 5 - 10%) цис-7,10,13 (гексадекатриеновой) кислоты в липидах листьев, в основном в составе МГДГ. Из представленных данных видно, что хвощ пестрый по содержанию триеновых кислот можно отнести к группе C16:3 растений. Главной триеновой кислотой была α -линоленовая кислота $39,5 \pm 3,9\%$ от суммы кислот. Следует отметить, что содержание этой кислоты в листьях высших растений обычно высокое - до 50% и выше от суммы кислот.

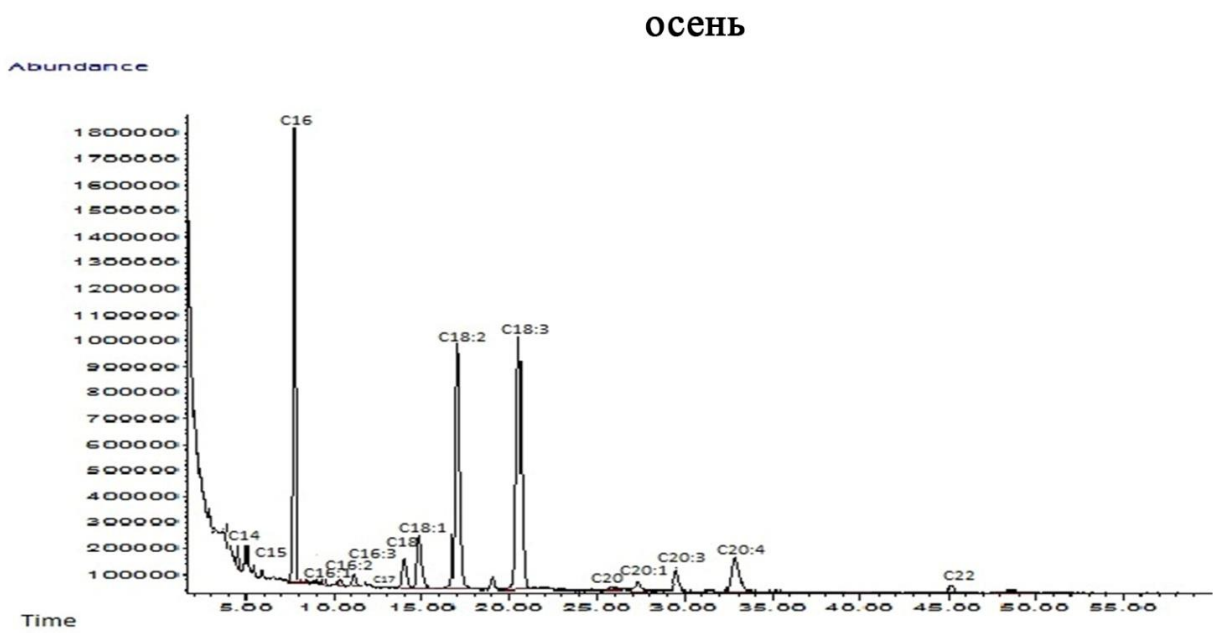
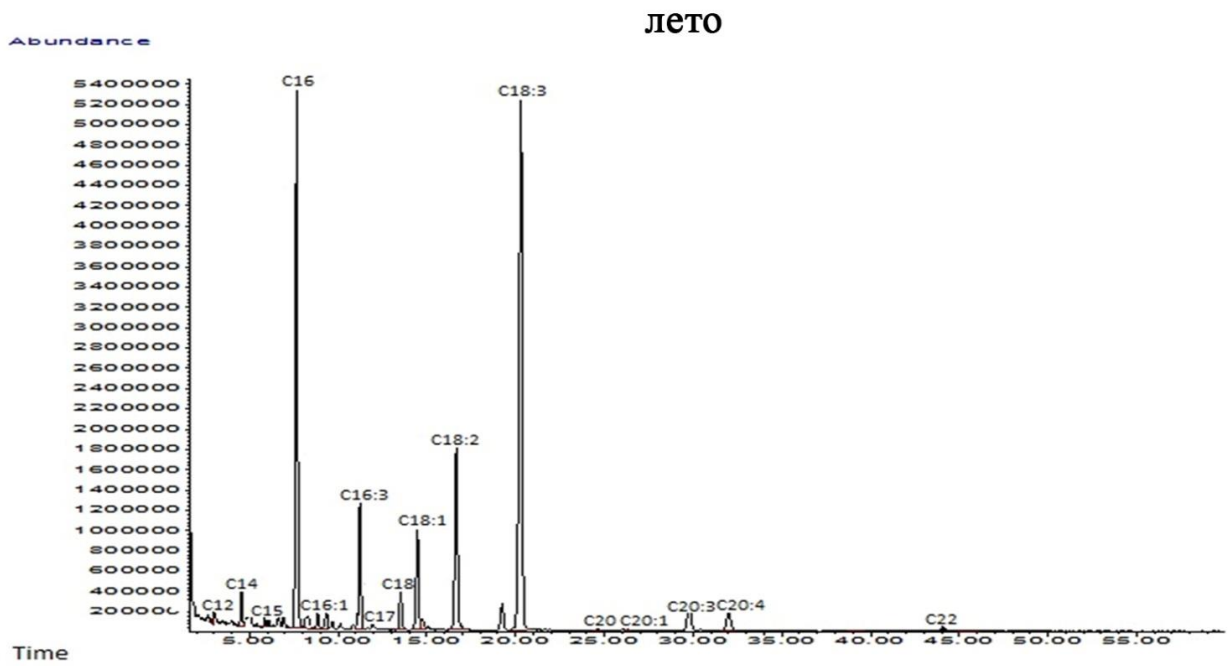


Рис. 30. Типичная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот в побегах летне- и осенневегетирующих растений *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web.

Ушедшие в замороженном состоянии под снег растения по уровню ЖК значительно отличались от летневегетирующих растений. Хотя суммарное содержание ЖК у *E. variegatum* осенью возрастает на 1,8 раза, их количество в целом не такое высокое как у мятликовых трав. У хвоща пестрого наиболее интересным является существенное увеличение в этот период относительного содержания линолевой C18:2 в 2,1 раза, эйкозеновой C20:1 в 4 раза и эйкозатриеновой C20:3(Δ 11,14,17) в 3,2 раза кислот по сравнению с летними пробами. Последняя, а также юнипероновая C20:4(Δ 5,11,14,17) кислота, в сумме составляли 8,5% от всех ЖК в осенний период.

Таблица 18. Летне-осеннее изменение содержание жирных кислот липидов побегов *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web., произрастающей в Северо-Восточной Якутии

Жирные кислоты	Сроки взятия проб			
	Летний период		Осенний период	
	мг/г сух. массы	вес. сод. %	мг/г сух. массы	вес. сод. %
C12:0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	-	-
C14:0	0,3 ± 0,1	1,2 ± 0,3	0,5 ± 0,1	0,9 ± 0,2
C15:0	0,1 ± 0,0	0,4 ± 0,1	0,2 ± 0,0	0,5 ± 0,1
C16:0	6,6 ± 0,9	24,7 ± 2,9	12,9 ± 1,2	26,7 ± 2,1
C16:1	0,6 ± 0,1	2,4 ± 0,7	0,5 ± 0,1	1,0 ± 0,2
C16:2(n-6)	0,3 ± 0,0	1,0 ± 0,3	0,3 ± 0,0	0,7 ± 0,1
C16:3(Δ7,11,14)	1,7 ± 0,3	6,2 ± 1,2	0,6 ± 0,1	1,3 ± 0,4
C17:0	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,6 ± 0,1
C18:0	0,6 ± 0,0	2,1 ± 1,0	1,6 ± 0,4	3,3 ± 1,1
C18:1(n-9)	1,4 ± 0,4	5,2 ± 1,7	2,7 ± 0,9	5,5 ± 1,4
C18:1(n-7)	0,1 ± 0,0	0,5 ± 0,1	-	-
C18:2(n-6)	3,0 ± 0,8	11,3 ± 2,1	11,3 ± 2,9	23,3 ± 3,2
C18:3(n-3)	10,5 ± 1,3	39,5 ± 3,9	12,4 ± 3,2	25,7 ± 4,2
C20:0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,4 ± 0,1	0,9 ± 0,2
C20:1(n-9)	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,1	0,6 ± 0,1	1,2 ± 0,5
C20:3(Δ11,14,17)	0,5 ± 0,2	1,9 ± 0,5	2,9 ± 0,9	6,0 ± 1,4
C20:4(Δ5,11,14,17)	0,6 ± 0,2	2,4 ± 1,0	1,2 ± 0,5	2,5 ± 1,1
C22:0	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,0	-	-
Σ	26,7 ± 4,9	100,0	48,4 ± 5,1	100,0
Σ _{насыщенных}	7,9 ± 2,8	29,3 ± 3,8	15,9 ± 3,7	32,8 ± 3,1
Σ _{ненасыщенных}	18,8 ± 3,6	70,7 ± 5,9	32,5 ± 3,6	67,2 ± 4,6
k	-	2,41	-	2,04
ИДС	-	1,86	-	1,64
SDR	-	0,71	-	0,63
ODR	-	0,91	-	0,9
LDR	-	0,78	-	0,52

Таблица 19. Летне-осеннее изменение содержания основных групп ЖК суммарных липидов побегов *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web., произрастающей в Северо-Восточной Якутии

Группы ЖК	Сроки взятия проб			
	Летний период		Осенний период	
	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК
Σ Насыщенных ЖК	7,8 ± 2,8	29,3 ± 3,8	15,9 ± 3,7	32,8 ± 3,1
Σ Моноеновых ЖК	2,2 ± 0,8	8,4 ± 2,3	3,7 ± 1,5	7,7 ± 2,1
Σ Диеновых ЖК	3,3 ± 1,6	12,3 ± 2,6	11,6 ± 2,1	24,0 ± 3,4
Σ Триеновых ЖК	12,7 ± 3,2	47,6 ± 3,8	16,0 ± 3,2	33,0 ± 3,3
Σ Тетраеновых ЖК	0,6 ± 0,2	2,4 ± 1,0	1,2 ± 0,5	2,5 ± 1,1
Σ Ненасыщенных ЖК	18,8 ± 3,6	70,7 ± 5,9	32,5 ± 3,6	67,2 ± 4,6

Динамика содержания основных групп жирных кислот в побегах хвоща пестрого представлена в таблице 19. В осенний период содержание насыщенных ЖК возрастало до максимума (15,9 мг/г; 32,8% от суммы ЖК). Среди ненасыщенных ЖК группа моноеновых в течение исследуемого периода оставалась неизменной. Наиболее резкое колебание изменения в содержании ЖК наблюдались в группе диеновых кислот (от 3,3 мг/г и 12,3% от суммы ЖК в летний период до 11,6 мг/г и 24,0% от суммы ЖК в осенний период). Тетраеновые кислоты представлены эйкозатетраеновой C₂₀:4(Δ 5,11,14,17) кислотой. В течение летне-осеннего периода ее содержание изменялось от 0,6 до 1,2 мг/г сух. массы.

У другого представителя хвощей – *E. scirpoides*, летом и осенью идентифицировали 19 индивидуальных пиков, соответствующих ЖК (табл. 20).

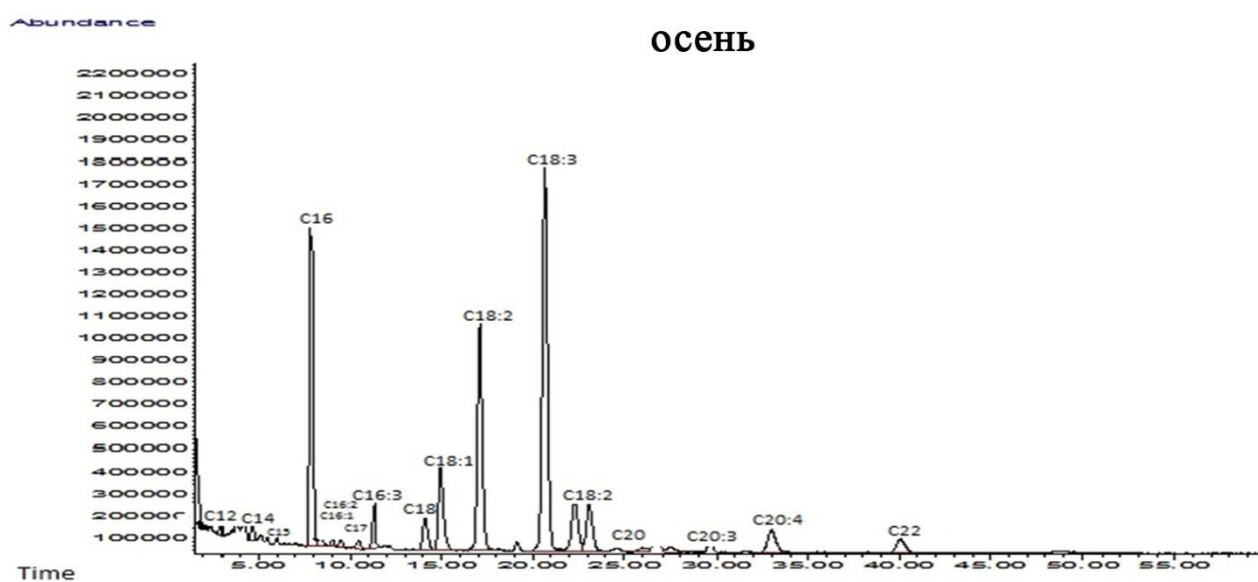
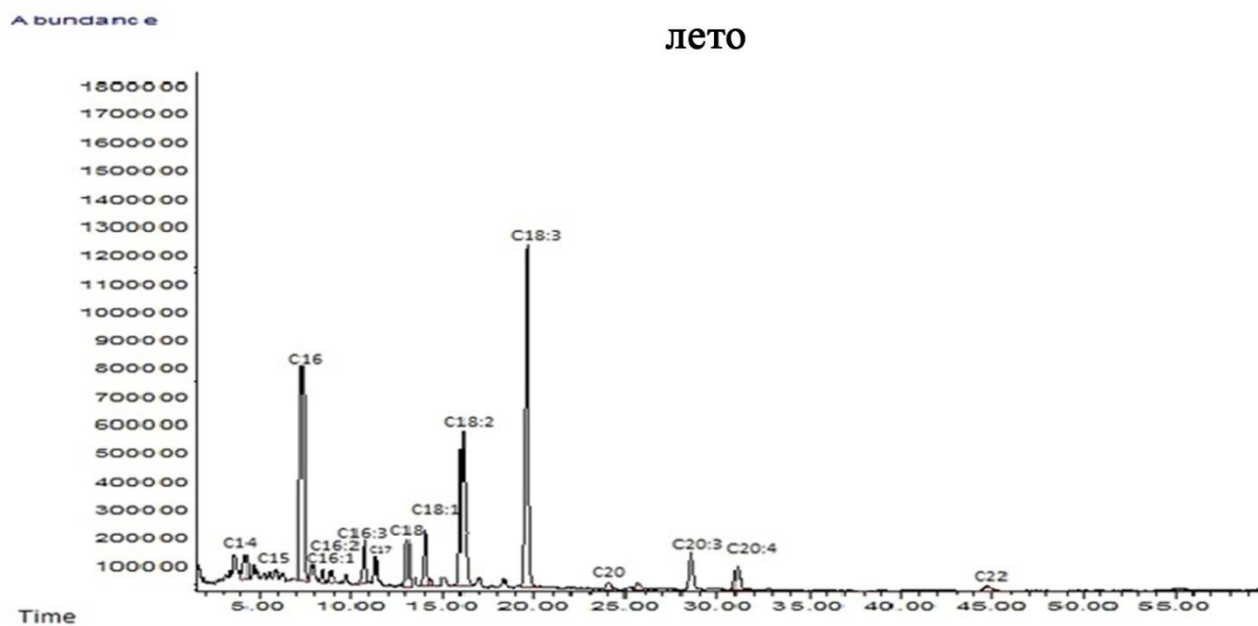


Рис. 31. Типичная хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот в побегах летневегетирующих растений *Equisetum scirpoides*

Как видно из рис. 31, в побегах *E. scirpoides* жирные кислоты представлены 19 пиками с числом углеродных атомов в диапазоне C12-C22. Из насыщенных ЖК основную роль в составе липидов играла пальмитиновая кислота C16. Ее вклад, в зависимости от сезона, составлял 21-23% от суммы всех ЖК. Из других насыщенных ЖК значительно понизилось содержание стеариновой C18:0 (в 2,8 раза) и эйкозановой C20:0 (почти в 4 раза). Хотя осенью несколько падал уровень содержания линоленовой кислоты C18:3(n-3), относительное содержание других ненасыщенных ЖК C20-ряда выросло: эйкозатриеновой C20:3(Δ 11,14,17) в 1,3 раз и юнипероновой кислот C20:4(Δ 5,11,14,17) в 1,5 раза. В тканях побегов этого вида обнаружены две кислоты семейства Δ 5- C18:2 (Δ 5,9) - таксолеиновая и C20:4 (Δ 5,11,14,17) – юнипероновая. Две последние в сумме составляли 6,5% от всех ЖК у данного растения в предзимний период, определяя также некоторый рост показателей *k* и ИДС.

Таблица 20. Летне-осеннее изменение содержание жирных кислот суммарных липидов побегов *Equisetum scirpoides*, произрастающей в Северо-Восточной Якутии

Жирные кислоты	Сроки взятия проб			
	Летний период		Осенний период	
	мг/г сух. массы	вес. сод. %	мг/г сух. массы	вес. сод. %
C12:0	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0
C14:0	0,4 ± 0,1	1,3 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,8 ± 0,2
C15:0	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,0
C16:0	6,3 ± 1,7	21,1 ± 1,5	9,3 ± 0,9	22,6 ± 1,4
C16:1(n-9)	0,3 ± 0,0	1,0 ± 0,1	0,6 ± 0,1	1,4 ± 0,4
C16:2(n-6)	0,2 ± 0,0	0,7 ± 0,2	0,5 ± 0,0	1,2 ± 0,1
C16:3(n-3)	0,8 ± 0,1	2,6 ± 0,9	2,3 ± 0,4	5,7 ± 1,3
C17:0	0,2 ± 0,0	0,7 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,0
C18:0	1,6 ± 0,8	5,2 ± 0,4	0,8 ± 0,1	1,8 ± 0,9
C18:1(n-9)	1,8 ± 0,9	6,1 ± 0,6	1,5 ± 0,2	3,7 ± 1,4
C18:1(Δ7)	0,2 ± 0,0	0,6 ± 0,1	0,1 ± 0,0	0,3 ± 0,0
C18:2 (Δ5,9)	1,7 ± 0,3	5,8 ± 0,7	1,3 ± 0,2	3,1 ± 1,2
C18:2(n-6)	4,8 ± 1,2	16,1 ± 1,7	5,4 ± 0,6	13,1 ± 1,8
C18:3(n-3)	9,4 ± 2,3	31,4 ± 2,4	15,5 ± 2,2	37,5 ± 2,7
C20:0	0,2 ± 0,0	0,8 ± 0,2	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0
C20:1(Δ9)	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0
C20:3(Δ11,14,17)	0,8 ± 0,2	2,8 ± 0,3	1,5 ± 0,5	3,7 ± 0,4
C20:4(Δ5,11,14,17)	0,7 ± 0,1	2,2 ± 0,4	1,4 ± 0,4	3,4 ± 0,7
C22:0	0,2 ± 0,0	0,8 ± 0,1	0,2 ± 0,0	0,5 ± 0,1
Σ	30,0 ± 2,4	100,0	41,3 ± 2,9	100,0
Σ _{насыщенных}	9,2 ± 1,6	30,6 ± 3,1	11,0 ± 1,9	26,7 ± 2,2
Σ _{ненасыщенных}	20,8 ± 1,9	69,4 ± 3,2	30,2 ± 2,3	73,2 ± 3,7
k		2,26		2,74
ИДС		1,75		1,79
SDR		0,67		0,61
ODR		0,93		0,87
LDR		0,74		0,66

Таблица 21. Летне-осеннее изменение содержания основных групп ЖК суммарных липидов побегов *Equisetum scirpoides*, произрастающей в Северо-Восточной Якутии

Группы ЖК	Сроки взятия проб			
	Летний период		Осенний период	
	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК	мг/г (сух. массы)	% от суммы ЖК
Σ Насыщенных ЖК	9,2 ± 1,6	30,6 ± 2,4	11,0 ± 1,9	26,7 ± 2,2
Σ Моноеновых ЖК	2,3 ± 0,9	7,8 ± 1,3	2,3 ± 0,8	5,5 ± 1,1
Σ Диеновых ЖК	6,8 ± 1,8	22,6 ± 2,4	7,2 ± 1,4	17,4 ± 2,1
Σ Триеновых ЖК	11,0 ± 1,0	36,8 ± 2,7	19,4 ± 2,4	46,9 ± 3,9
Σ Тетраеновых ЖК	0,7 ± 0,1	2,2 ± 0,4	1,4 ± 0,4	3,4 ± 0,7
Σ Ненасыщенных ЖК	20,8 ± 1,9	69,4 ± 3,2	30,2 ± 2,3	73,2 ± 3,7

Анализ ЖК-состава суммарных липидов побегов *E. scirpoides* показал, что содержание насыщенных ЖК в летне-осенний период составляло 9,2 и 11,0 мг/г сух. массы; 30,6 и 26,7% от суммы ЖК, соответственно. При холодной адаптации содержание моноеновых ЖК уменьшалось до 5,5% против 7,8% в летний период, диеновых ЖК до 17,4 против 22,6% в летний период, содержание тетраеновых ЖК увеличивалось до 3,4% против 2,2% летом. Под действием низких температур (осенью) абсолютное и относительное содержание суммы ненасыщенных ЖК суммарных липидов побегов хвоща камышкового увеличивалось от 20,8 до 30,2 мг/г и 69,4 до 73,2% от суммы ЖК по сравнению с летними показателями.

3.2. Обсуждение

Как уже говорилось выше, спецификой сезонного роста основной массы травянистой растительности Центральной и Северо-Восточной Якутии является то, что она интенсивно развивается в первой половине лета, чтобы успеть пройти полный цикл вегетации, дать полноценные семена. Однако нередко северные луговые фитоценозы подвергаются неоднократному заливанию паводковыми водами. В этих условиях многие виды травянистых растений не успевают пройти все этапы развития и их побеги уходят под снег в зеленом состоянии [Александрова и др., 1964]. Другая часть осенневегетирующей травянистой растительности появляется в результате посттравматической регенерации растений после хозяйственного скашивания, объедания их травоядными животными и насекомыми или повреждающего действия других факторов [Чепалов, 2010].

Как известно, Тумановым [Туманов, 1979] были выделены две последовательные фазы закаливания, когда вторая фаза – закаливание отрицательными температурами – возможна только после воздействия низкими положительными температурами (первая фаза). У древесных пород процесс адаптации начинается с вхождения в органический покой, а затем закаливания. Травянистые же растения не входят в глубокий покой, приостановка роста у них происходит под действием пониженных температур.

По средним многолетним данным, в Центральной Якутии период с температурами, подходящими для прохождения первой фазы закаливания (дневные температуры до 10–15 °С, ночные – до минус 1–2 °С), приходится на I–V пентады сентября [Перк, Коробкова, 1987]. Именно в этот период у растений постепенно формируется свойство переносить первые отрицательные температуры, возможно, за счет термогенеза. Так, установлено, что при низкотемпературном воздействии этиолированные проростки озимой пшеницы и ряда других растений способны определенное время поддерживать температуру выше 0 °С [Колесниченко и др., 2003]. Это является результатом активации ряда термогенных систем, включающих митохондриальные и цитоплазматические

белки (белки холодового шока БХШ 310 и др.) и вызывающих в мембранах митохондрий разобщение окисления и фосфорилирования с уменьшением образование активных форм кислорода [Войников, 1989].

Характер изменений в содержании липидов является, прежде всего, следствием функций, выполняемых ими в клетках растений. Липиды служат для запасания энергии, определяют структуру и функции биомембран клеток и субклеточных органелл, а также имеют важное значение в адаптационных реакциях клетки [Евстигнеева и др., 1983].

Известно, что широко распространенные на территории Якутии разнообразные пастбищные угодья с замороженными естественным холодом травянистыми растениями вполне удовлетворяют и обеспечивают кормовую базу многих мелких и крупных млекопитающих, самостоятельно добывающих себе корм в течение всего года. В летне-осенний период трава (отава), отросшая на сенокосах и пастбищах после скашивания и стравливания злаковых травянистых растений, является ценным нажировочным кормом для многих травоядных животных. При благоприятных условиях осени отава, подвергаясь холодовому закаливанию, сохраняется до начала зимы в зеленом виде и в таком состоянии уходит под снег. Это связано с тем, что холодовая адаптация осенне-вегетирующих растений к низкотемпературному стрессу приводит к накоплению в них самых энерго-, материалоемких и антиоксидантных соединений, таких как углеводы, белки, аскорбиновая кислота, лютеиновый комплекс и др. [Петров и др., 2010, 2011а, б, в, Чепалов, 2010].

Предполагается, что в регуляции биоэнергетики северных травоядных животных, по-видимому, ключевое значение имеет биохимическая ценность их кормовой базы, которую создают осенневегетирующие и зимнезеленые растения, уходящие под снег в зеленом состоянии (зеленый криокорм) и накапливающие к тому времени максимальное количество энергоемких и биологически активных веществ. Среди таких веществ весьма важную роль в приспособлении организмов к низким температурам, по-видимому, играют липиды [Петров, 2016]. Действительно, результаты исследований показали, что в процессе адаптации к

гипотермии у травянистых растений (*Avena sativa* L., *Bromopsis inermis* Leys.) в естественных условиях осенних пониженных температур криолитозоны Якутии увеличивалось содержание СЛ по сравнению с летними показателями (в 1,6-2,4 раза). Позднелетний посев овса посевного (опытный вариант) позволял растению поддерживать на наиболее высоком и относительно постоянном уровне содержание СЛ 153,9 – 155,1 мг/г по сравнению с первым сроком сева (контрольным) – 126,7 – 129,3 мг/г сух. массы. Ранее нами было показано, что кратковременное (5 сек, 10 мин) низкотемпературное воздействие (4 °С) на корни 7-дневных проростков пшеницы также приводит к существенным сдвигам в содержании суммарных липидов в их листьях на 13 и 33% по сравнению с контролем [Нохсоров и др, 2014]. Результаты других опытов показывают, что у травянистых растений наблюдалось значительное повышение уровня содержания индивидуальных фосфолипидов (рис. 10, 11) с началом осеннего похолодания (I фаза закаливания). Особенно интересным является резкое повышение количества ФХ, ФИ в листьях травянистых растений: у *Avena sativa* L. - на 397,6%, 150%, у *Bromopsis inermis* Leys. - 365%, 195,7%, соответственно. Такое изменение ФЛ можно рассматривать как типичную адаптивную реакцию на снижение температуры, свойственную различным растительным организмам [Lyons; Yoshida, 1973; Новицкая, 2000] и, способствующую сохранению жидкого состояния клеточных мембран. Увеличение содержания ФХ при формировании криорезистентности растительных клеток, вероятно, представляет собой один из механизмов, позволяющих избежать перехода липидного бислоя отдельных участков мембран в инвертированную гексагональную фазу. Крупная полярная головка сильногидратированного ФХ обеспечивает более низкую температуру его фазового перехода при дегидратации, вызванной внеклеточным льдообразованием.

В модельных исследованиях обнаружено, что поздние сроки сева (*Avena sativa* L.) и скашивание (*Bromopsis inermis* Leys) стимулируют активное накопление суммарных ЖК, повышение содержания ненасыщенных ЖК, регулирующих функциональную активность мембран клеток и клеточных

органелл. При этом посттравматическое повышение содержания липидных компонентов значительно выше такового, обусловленного сдвигом времени вегетации. Вместе с тем, общее массовое содержание ЖК было существенно выше у *A. sativa* – в 1,5 раза по сравнению с *B. inermis*.

Как свидетельствуют результаты исследований (табл. 8, 9) сезонных изменений содержания СЛ в хвое *P. sylvestris* и *P. obovata*, а также в почках *B. platyphylla* и *A. fruticosa* суммарные липиды этих тканей имели тенденцию к возрастанию от летнего к осеннему периоду. Это согласуется с данными работы [Алаудинова, 2000], в которой показано, что в осенний период количество суммарных липидов у лиственницы и ели возросло примерно на 20% от их содержания в летний период. Накопление суммарных липидов сопровождается снижением температуры окружающей среды, подтверждая тем самым участие липидов в повышении устойчивости растений к низким осенним и зимним температурам. Как правило, исследователи связывают высокий уровень липидов в растениях с высокой устойчивостью к гипотермии, т.е. считают накопление липидов одним из показателей адаптации к низкотемпературному стрессу [Генкель, 1964; Туманов, 1979; Ветчинникова, 2004].

Результаты наших опытов показывают (рис. 15, 17, 19, 21), что у всех исследованных видов древесных и кустарниковых растений наблюдалось значительное повышение уровня содержания индивидуальных фосфолипидов с началом осеннего похолодания (I фаза закалывания). Особенно интересным является резкое повышение количества ФХ, ФИ в хвое у *P. sylvestris*- 224,6%, 116,7%, у *P. obovata*- 145,3%, 142,6%, в почках у *B. platyphylla*- 236,4%, 140,9%, ФХ и ФЭ в почках у *A. fruticosa*- 162,5%, 233,3%, соответственно. Таким образом, формирование криорезистентности живых тканей хвои сосны обыкновенной, ели сибирской и почек березы плосколистной, ольхи кустарниковой сопровождается активным биосинтезом ФЛ.

Формирование устойчивости древесных растений к низким осенне-зимним температурам сопровождается активным образованием суммарных фосфолипидов в их побегах. Ранее было показано, что в почках лиственницы, сосны и ели в

условиях Центральной Сибири также происходит накопление суммарных ФЛ у хвойных [Алаудинова, 2011]. Синтез ФЛ, ввиду снижения продуктивности фотосинтеза в осенний период, происходит, по-видимому, за счет глицеридов, а также за счет питательных веществ, поступающих из запасующих тканей, в частности луба [Рубчевская, 1983; Алаудинова, 2011].

Важную роль в поддержании текучести мембран играют ПНЖК, содержание и состав которых обеспечивается активностью десатураз. Классическим примером такого механизма служит осенняя адаптация к температурному стрессу. Последние три десятилетия большое внимание уделяется молекулярным механизмам холодоустойчивости растений [Лось, 2007]. Так, способность клеток выживать при низких температурах коррелирует со степенью ненасыщенности ЖК в мембранах, зависящей от ферментов десатураз. Имеются данные, что липидам более зимостойких растений, в том числе древесных видов, свойственно более высокое содержание ПНЖК – линолевой C18:2 и α -линоленовой C18:3 кислот. Такие результаты получены как при изучении хвойных деревьев, в том числе *P. sylvestris* в условиях Центральной и Восточной Сибири [Алаудинова и др., 2009; Макаренко и др., 2014], так и разных видов рода *Betula* в условиях Карелии и Кольского полуострова [Ветчинникова, 2004]. Полученные данные по сезонным изменениям качественного состава и количественного содержания ЖК липидов хвои *P. sylvestris*, *P. obovata* и почек *B. platyphylla*, *A. fruticosa* (табл. 10,12,14,16) в условиях криолитозоны Якутии также свидетельствуют о значительном возрастании уровня ПНЖК. Однако у древесных растений повышение ненасыщенности ЖК менее выражено, чем у озимых злаков. Следует заметить, что в почках *A. fruticosa* уровень стеариновой кислоты (C18:0) снижался от летнего к осеннему периоду. Снижение пула стеариновой кислоты, с одной стороны, может быть связано с ее элонгацией с образованием длинноцепочечных C20:0 и C22:0 кислот, а с другой, - с ее десатурации стеароил-АПБ Δ^9 - десатуразой с образованием C18:1 олеиновой кислоты. [Schultz et. al., 2000; Ramli et. al., 2007]. Олеиновая кислота является субстратом для синтеза линолевой, α -линоленовой и для Δ^5 - ненасыщенных полиметиленовых ЖК в

мембранах хвои у хвойных растений [Wolff et. al., 1999]. В составе липидов хвои и в почках лиственных древесных и кустарниковых видов растений отмечалось большое разнообразие ненасыщенных ЖК с длиной углеродной цепи $C \geq 20$, что, по-видимому, обусловлено элонгацией молекул олеиновой, линолевой кислот с образованием $C20:1$ (гадолеиновой) и $C20:2$ (бис-гомо-линолевой) и других ЖК. Вместе с тем, в жирнокислотном спектре сосны обыкновенной и ели сибирской обнаруживаются $\Delta 5$ кислоты: $C18:3(\Delta 5,9)$ – таксолеиновая, $C18:3(\Delta 5,9,12)$ – пиноленовая, $C18:4(\Delta 5,9,12,15)$ – конифероновая, $C20:3(\Delta 5,11,14)$ – скиадоновая и $C20:4(\Delta 5,11,14,17)$ – юнипероновая. Содержание $\Delta 5$ кислот повторяет общий характер изменения суммарного содержания ненасыщенных ЖК. Судя по полученным данным [Иванова и др., 2014; Макаренко и др. 2014; Семенова, не опубл. данные] у сосны обыкновенной и ели сибирской, произрастающих в Восточной Сибири, было выявлено относительно низкое содержание $\Delta 5$ - ЖК, чем у растений, произрастающих в криолитозоне Якутии. У сосны обыкновенной эта разница составила 27,5 мг/г, а у ели сибирской 12 мг/г пересчете на сух. массу. Высокое содержание этих кислот в липидах хлоропластных мембран хвои сосны и ели обычно связывают с адаптацией растений к низким температурам [Horiguchi et. al., 2000; Provart et. al., 2003; Martz et. al., 2006; Kargiotidou et. al., 2008; Roman et. al., 2012]. В осенний период уровень освещенности, наряду с низкими температурами, является стрессовым фактором для хвои вечнозеленых деревьев и для почек лиственных древесных и кустарниковых видов растений, произрастающих в Центральной Якутии, что приводит к повышению содержания линолевой кислоты $C18:2$ в их суммарных липидах. Повышение уровня ненасыщенных ЖК в осенний период было обусловлено как наступлением первых этапов глубокого физиологического покоя (первая фаза закаливания), так и реорганизацией хлоропластных мембран хвои сосны обыкновенной и ели сибирской, вызываемой снижением освещенности и температуры.

Преобладающей фосфолипидной группой в побегах хвоей в течение исследуемого периода являлся ФХ (рис. 28, 29). Содержание ФХ от летнего к осеннему периоду изменялось: у *E. variegatum* от 21,1 до 37,3%, у *E. scirpoides* от

28,3 до 29,5% от суммы ФЛ соответственно. Среди других групп ФЛ аналогичный характер динамики прослеживался у ФИ и ФЭ, а вот содержание ФГ уменьшалось по сравнению с летними побегами это скорее всего, обусловлено не только всем комплексом факторов внешней среды данного региона: высокой интенсивностью солнечной радиации из-за прозрачности воздуха, низкими температурами почвы и воздуха в ночное время, но и видовой спецификой тенелюбивых споровых растений [Головко, 2007]. Кроме обнаруженных полярных фосфолипидов, интересным является присутствие в побегах хвощей бетаинового липида, синтез которого невозможен в цветковых растениях. Бетаиновые липиды являются вторичными метаболитами, т.к. они обнаруживаются в ограниченном числе живых организмов и их роль до сих пор остается до конца невыясненной [Розенцвет, 2006].

В побегах хвощей, произрастающих в Северо-Восточной Якутии среди прочих обнаружены две кислоты: C20:3 (Δ 11,14,17) - триеновая и C20:4 (Δ 5,11,14,17) – юнипероновая. Триеновая Δ 11 – C20:3 (11,14,17) кислота, необходимый предшественник в биосинтезе юнипероновой кислоты [Wolff at al., 1999]. Юнипероновая кислота Z-5,11,14,17 – эйкозатетраеновая кислота является производной Δ -5 десатуразы, фермента, характерного для плауновидных, папоротникообразных, мхов, хвойных и других видов голосеменных. Она является представителем группы полиненасыщенных жирных кислот с нерегулярным положением двойных связей. Это соединение было впервые получено из тканей листьев и плодов *Ginkgo biloba* [Gellerman, 1963]. Затем она была обнаружена у других хвойных [Gellerman, 1963] и цветковых растений [McGaw at al., 2002]. К настоящему времени известно, что в ЖК-составе липидов, выделенных из семян и хвои различных видов хвойных, идентифицированы несколько Δ 5-ненасыщенных ЖК с нерегулярным положением двойных связей (Δ 5-ненасыщенные полиметилден-разделенные ЖК), такие как C18:2(Δ 5,9) (таксолеиновая), C18:3(Δ 5,9,12) (пиноленовая), C18:4(Δ 5,9,12,15) (конифероновая), C20:3(Δ 5,11,14) (скиадоновая) и другие. Для подтверждения

правильности идентификации обнаруженных в тканях побегов хвощей $\Delta 5$ -кислот предложен гипотетический путь их биосинтеза, представленный на рис. 32.

Как уже говорилось выше, согласно сведениям, представленным в работе [Wolff et al., 1999] о возможных метаболических путях биосинтеза $\Delta 5$ -кислот, кислота C20:3 ($\Delta 11,14,17$) – продукт элонгации линоленовой C18:3 ($\Delta 9,12,15$) кислоты и, в свою очередь, предшественник в биосинтезе юнипероновой C20:4 ($\Delta 5,11,14,17$) кислоты, которая является продуктом ее десатурации.

Хотя в настоящее время не до конца объяснено присутствие $\Delta 5$ -кислот в значительных количествах в липидах фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих тканей некоторых видов растений, однако предполагается, что изменения в содержании $\Delta 5$ -кислот, например, в липидах семян хвойных могут быть связаны с их устойчивостью к низким температурам [Dudareva et al., 2015].

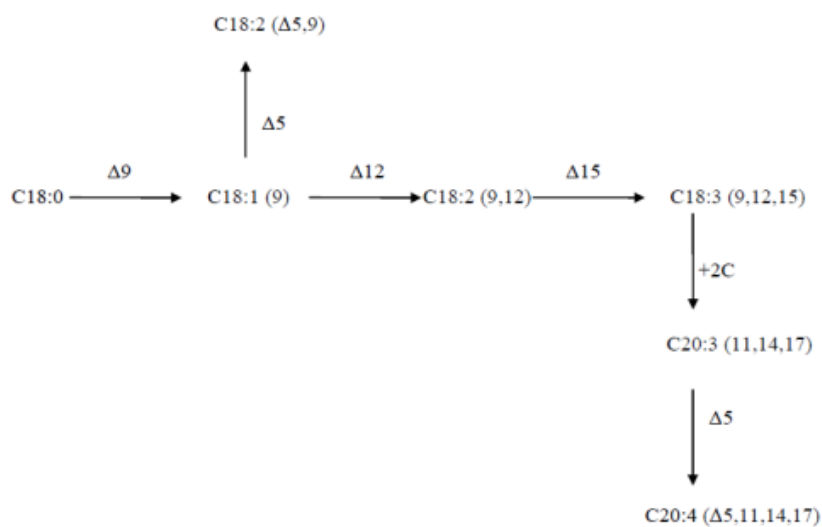


Рис. 32. Возможный путь биосинтеза $\Delta 5$ кислот у хвощей *E. variegatum* и *E. scirpoides*.

Заключение

Осенью в Якутии складываются самые благоприятные погодные условия для повышения термоустойчивости осенневегетирующих травянистых растений. Преобладающими метеорологическими элементами являются наличие большого числа ясных солнечных дней, необходимых для фотосинтеза, и прохладных ночей, задерживающих расходование углеводов на дыхание. По средним многолетним данным, в Центральной Якутии период с температурами, подходящими для прохождения первой фазы закаливания (дневные температуры до 10–15 °С, ночные – до минус 1–2 °С), приходится на I–V пентады сентября.

Согласно обобщающей схеме, представленной на рис. 33 частью которой являются полученные нами экспериментальные данные, важным этапом перехода от стрессовых факторов первой фазы холодого закаливания к адаптационным реакциям, является изменение экспрессии генов, выражающееся в ингибировании тех из них, которые в норме контролируют рост, развитие и фотосинтез осенневегетирующих травянистых и древесных растений с последующим активированием у них системы генов контроля за устойчивость к низким температурам [Саляев, Кефели, 1988]. При этом, судя по приведенным выше данным (значительное повышение содержания СЛ, ФЛ и ПНЖК), вероятно, активируются гены (*desA*, *desB*), кодирующие синтез десатураз, участвующих в образовании линолевой, линоленовой и эйкозатриеновой кислот, которые экспрессируются под влиянием низких положительных температур. В конечном итоге восстанавливается исходная (в функциональном смысле) текучесть мембран и физиологическая активность связанных с ними ферментных и электрон-транспортных систем, в частности фотосинтеза.

Таким образом, в процессе холодной адаптации осенневегетирующих травянистых, древесных и кустарниковых растений криолитозоны Центральной и Северо-Восточной Якутии в их клетках накапливаются не только сахара, белки, низко-, высокомолекулярные антиоксиданты и каротиноиды (β -каротин, пигменты виолаксантинового цикла), выполняющие энергетическую и защитную функции, но и значительное количество суммарных и полярных липидов, а также

входящих в их состав ПНЖК, регулирующих функциональную активность мембран митохондрий, хлоропластов и т.д. при низких положительных температурах. Это обеспечивает продление функционирования фотосинтеза в период I фазы закаливания и завершение подготовки растений при первых отрицательных температурах к зиме во время II фазы закаливания (рис. 33).



Рис. 33. Предполагаемая схема реакции незакаленных травянистых, древесных и кустарниковых видов растений Центральной и Северо-Восточной Якутии на холодовое воздействие осенними низкими положительными температурами при активном сокращении фотопериода

Выводы

1. Впервые выявлено, что при холодной адаптации осенневегетирующих травянистых и древесных растений к низкотемпературным условиям криолитозоны Якутии увеличивается абсолютное содержание суммарных липидов фотосинтезирующих тканей: у овса посевного - в 2 раза, у костреца безостого - 1,5 раза, у сосны обыкновенной - 1,3 раза, у ели сибирской - 1,2 раза, у березы плосколистной – 1,5 раза, у ольхи кустарниковой – 1,2 раза по сравнению с летними показателями.
2. Установлено, что изученные растения при закаливании низкими положительными температурами накапливают в листьях, хвое и почках значительное количество индивидуальных фосфолипидов и полиненасыщенных жирных кислот. Наиболее существенно, в 2-4 раза, повышалось содержание фосфатидилхолина и фосфатидилинозита. Увеличение содержания фосфатидилхолина при формировании криорезистентности растительных клеток, вероятно, связано с его участием в механизмах, предотвращающих переход липидного бислоя отдельных участков мембран в инвертированную гексагональную фазу.
3. В модельных экспериментах обнаружено, что поздние сроки сева (*Avena sativa* L.) и скашивание (*Bromopsis inermis* Leys.) изученных одно- и многолетних травянистых растений стимулируют активное накопление суммарных липидов, повышение содержания ненасыщенных жирных кислот, регулирующих функциональную активность мембран клеток и клеточных органелл. При этом посттравматическое повышение содержания липидных компонентов значительно выше такового, обусловленного сдвигом времени вегетации.
4. В составе жирных кислот суммарных липидов в тканях побегов хвощей *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. и *Equisetum scirpoides* Michx., произрастающих на территории Северо-Восточной Якутии впервые идентифицирована юнипероновая тетраеновая кислота Δ -5 серии, характерная для древних таксонов. По содержанию триеновых кислот изученные виды отнесены к растениям C16:3 типа.

5. При формировании устойчивости изученных травянистых и древесных растений к экстремальным климатическим условиям криолитозоны Центральной и Северо-Восточной Якутии в их тканях накапливаются значительные количества суммарных и полярных липидов, полиненасыщенных жирных кислот, в том числе необычных метилен-прерванных кислот Δ -5 серии. Такие изменения, следующие за сезонным ходом температуры воздуха, приводят к повышению текучести мембран и могут обеспечивать продление функционирования фотосинтеза при пониженных температурах воздуха (I фаза закаливания) и завершение подготовки растений к зиме (II фаза закаливания).

Список литературы

1. Алаудинова Е.В. Сезонные изменения состава и свойств белков и фосфолипидов меристематических тканей почек лиственницы сибирской: Автореф. дис. ... канд. хим. наук / Е.В. Алаудинова. – Красноярск, 2000. – 23 с.
2. Алаудинова Е.В. Липиды меристем лесобразующих хвойных пород Центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации / Е.В. Алаудинова, П.В. Миронов // Химия растит. сырья. – 2009. – № 2. – С. 65-76.
3. Алаудинова Е.В. Экологические особенности низкотемпературной адаптации лесобразующих хвойных видов Сибири: структурно-химические изменения меристем почек: дисс. ... докт. биол. наук / Е.В. Алаудинова. – Красноярск, 2011. – 568 с.
4. Александрова В.Д. Кормовая характеристика растений Крайнего Севера / В.Д. Александрова, В.Н. Андреев, Т.В. Вахтина [и др.]. - М. - Л.: Наука, 1964. – 480 с.
5. Беленький Б.Г. Применение пластинок со слоем микрофракционированного силикагеля, закрепленного золев кремневой кислоты для анализа липидов / Б.Г. Беленький, Э.С. Ганкина, Л.С. Литвинова // Биоорган. химия. – 1984. – Т.10, № 2. – С. 244-250.
6. Бергельсон Л. Д. Мембраны, молекулы, клетки / Л. Д. Бергельсон. - М.: Наука, 1982. - 182 с.
7. Бочаров Е.А. Синтез полярных липидов в хлоропластах в связи с их морозоустойчивостью / Е.А. Бочаров, А.А. Джанумов // Физиология растений. – 1978. – Т.25, вып. 4. – С. 756-760.
8. Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты) / Л.В. Ветчинникова. – М.: Наука, 2004. – 183 с.
9. Верещагин А.К. Обмен запасных жиров в растениях / А.К. Верещагин // Успехи совр. биол. – 1958. – Т. 45, вып. 1. – 115 с.
10. Верещагин А.Г. Липиды в жизни растений / А.Г. Верещагин ; [отв. ред. В.Д. Цыдендамбаев]; Ин-т физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН. – М.: Наука, 2007. – 78 с.

11. Винокуров И.Н. Традиционная культура народов Севера: продуктивное коневодство Северо-Востока Якутии / И.Н. Винокуров. – Новосибирск: Наука, 2009. – 255 с.
12. Войников В.К. Регуляция энергетической активности митохондрий высших растений при изменении температуры: физиологические аспекты: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук / В.К. Войников. – М., 1986. – 38 с.
13. Войников В.К. Температурный стресс и митохондрии растений / В.К. Войников; Отв. ред. Р.К. Салаяев; АН СССР, Сиб. отд-ние, Сиб. ин-т физиологии и биохимии растений. –: Наука, 2013. – 133 с.: ил., табл.
14. Войников В.К. Температура тканей побегов озимой пшеницы при холодовом шоке / В.К. Войников, А.М. Корзун // Известия СО АН СССР. Серия биологическая. – 1984. - №2. – С. 22-25.
15. Войников В.К. Влияние холодового шока на количество свободных жирных кислот, энергетическую активность митохондрий и температуру в проростках озимых злаков / В.К. Войников, Г.Б. Лузова, А.М. Корзун // ДАН СССР. – М., – 1983. – Т.270. – С. 761-764.
16. Встовская Н.Т. Древесные растения – интродуценты Сибири (*Lonicera – Sorbus*) / Н.Т. Встовская. – Новосибирск, 1986. – 288 с.
17. Встовская Т.Н. Древесные растения – интродуценты Сибири (*Spiraea-Weigela*) / Н.Т. Встовская. – Новосибирск: Наука, 1987. – 273 с.
18. Габукова В.В. Сезонные и суточные изменения фосфорных соединений в хвое сосны обыкновенной / В.В. Габукова // Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. - Петрозаводск, 1978. - С. 73-96.
19. Гаврилова М.К. Климат Центральной Якутии / М.К. Гаврилова. – Якутск: Як. кн. изд-во, 1973. – 120 с.
20. Генкель П. А. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений / П. А. Генкель, Е. З. Окнина. - М., - 1964. - 242 с.
21. Головки Т.К. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала / Т.К. Головки, Г.Н. Табаленкова, О.В. Дымова. // Бот. журн. – 2007, Т. 92. С. 1732-1741.

22. Дадыкин В.П. Особенности поведения растений на холодных почвах / В.П. Дадыкин. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 279 с.
23. Данилова Н.С. Предварительные заметки о флоре Якутского ботанического сада и ее интродукционной изученности / Н.С. Данилова // Ботанические сады – центры изучения и сохранения биоразнообразия. – Якутск: ИБПК СО РАН, 2011. – С. 7–13.
24. Десяткин Р.В. Почвообразование в термокарстовых котловинах-аласах криолитозоны / Р.В. Десяткин. – Новосибирск: Наука, 2008. – 324 с.
25. Дохунаев В.Н. Об эколого-морфологических особенностях корневой системы некоторых растений Центральной Якутии / В.Н. Дохунаев // Уч. зап. ЯГУ. – Якутск, 1962. – Вып. 12. – С. 5–35.
26. Дохунаев В.Н. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии / В.Н. Дохунаев. – Якутск, 1988. – 173 с.
27. Дроздов С.Н. Некоторые аспекты экологической физиологии растений / С.Н. Дроздов, В.К. Курец. – Петрозаводск: изд-во ПГУ, 2003. – 166 с.
28. Дроздов С.Н. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам / С.Н. Дроздов, З.Ф. Сычева, Н.П. Будыкина, В.К. Курец. – Л.: Наука. Ленингр. Отделение, 1977. – 228 с.
29. Еловская Л.Г. Мерзлотные засоленные почвы Центральной Якутии / Л.Г. Еловская, А.К. Коноровский, Д.Д. Саввинов. – М.: Наука, 1966. – 274 с.
30. Живетьев М.А. Жирнокислотный состав, уровень ненасыщенности жирных кислот, активность десатураз в листьях лекарственных растений, произрастающих на берегу озера Байкал и сезонная динамика этих параметров в связи с осенним понижением температур / М.А. Живетьев, Л.В. Дударева, В.А. Краснобаев [и др.] // Известия Иркутского гос. Университета. Серия «Биология. Экология». – 2010. – Т. 3, № 4. – С. 2-9.
31. Зингель Т. Г. Фосфолипидные концентраты из древесной зелени хвойных растений / Т. Г. Зингель, С. М. Репях // Производство кормовых и биологически активных продуктов на основе низкосортной древесины и отходов

- лесопромышленного комплекса: тез. докл. науч. конф. - Красноярск, 1988. - С. 56-58.
32. Иванов Б.И. Биологические особенности яровой пшеницы в Якутии / Б.И. Иванов. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. – 477 с.
33. Иванов Б.И. Эколого-биологические основы возделывания яровых зерновых культур на Крайнем Севере России (на примере Якутии): Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук / Б.И. Иванов, 1994. – 32 с.
34. Иванов Б.И. Биологические особенности яровой пшеницы в Якутии / Б. И. Иванов, В.Н. Дохунаев. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. – 177 с.
35. Иванов Б.И. Мерзлотное растениеводство (на примере Центральной Якутии) / Б.И. Иванов, А.Д. Иванова. – Якутск, 2012. – 459 с.
36. Иванов Б.И. Хлебные злаки в Якутии / Б.И. Иванов, П.М. Львова, К.А. Анисимова [и др.] // Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1985. – 164 с.
37. Иванов Б.И. Биология орошаемых зерновых и кормовых растений в Якутии / Б.И. Иванов, В.А. Сухов, В.М. Порядин. – Якутск, 1980. – 138 с.
38. Иванов Н.Н. Методы физиологии и биохимии растений / Н.Н. Иванов. – М.: Сельхозгиз, 1946. – 494 с.
39. Иванов С.Л. Основной биохимический закон эволюции вещества в организмах / С.Л. Иванов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1926. – Т. 16, вып. 3. – С. 89–122.
40. Иванов С.Л. Климатическая теория образования органических веществ / С.Л. Иванов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 88 с.
41. Иванова М.В. Структура и функция фотосинтетического аппарата хвойных в условиях Юга Восточной Сибири / М.В. Иванова, Г.Г. Суворова. – Иркутск: Изд-во географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2014. – 79 с.
42. Касперска-Палач А. Механизм закаливания травянистых растений / А. Касперска-Палач // Холодостойкость растений. – М.: Колос, 1983. – С. 112–123.
43. Кейтс М. Техника липидологии / М. Кейтс. – М.: Мир, 1975. – 322 с.
44. Кефели В.И. Гормональная регуляция роста растений / В.И. Кефели // Рост и устойчивость растений. – Новосибирск, 1988. – С. 9-15.

45. Колесниченко А.В. Белки низкомолекулярного стресса растений / А.В. Колесниченко, В.К. Войников. – Иркутск: Арт-пресс, 2003. – 196 с.
46. Кузнецова Л.В. Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / сост. Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова. – Новосибирск: Наука, 2012. – 272 с.
47. Коровин А.И. Температура почвы и растения на Севере / А.И. Коровин. – Петрозаводск: Изд-во Карельской АССР, 1961. – 192 с.
48. Коровин А.И. Роль температуры в минеральном питании растений / А.И. Коровин. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. – 282 с.
49. Крамер П. Физиология древесных растений / П. Крамер, Т. Козловский. – М.: Гослесбумиздат, 1963. – 628 с.
50. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран / Е.М. Крепс. – Л.: Наука, 1981. – 340 с.
51. Левитт Дж. Повреждение и выживание после замораживания и связь с другими повреждающими воздействиями / Дж. Левитт // Холодостойкость растений. Пер. с англ. – М.: Колос, 1983. – С. 10-22.
52. Леопольд А. Рост и развитие растений / А. Леопольд. – М.: Мир, 1968. – 494 с.
53. Ленинджер А. Основы биохимии / А. Ленинджер в 3 т. – М.: Мир, 1985. – Т. 1. – 367 с.
54. Лось Д.А. Десатуразы жирных кислот: адаптивная экспрессия и принципы регуляции / Д.А. Лось // Физиология растений. – 1997. – Т. 44, № 4. – С. 528–540.
55. Лось Д.А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений / Д.А. Лось // Вестник РАН. - 2005. - Т. 75, №4. С. 338-345.
56. Лось Д.А. Восприятие стрессовых сигналов биологическими мембранами. В кн. Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты / Д.А. Лось; Ижевск НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Институт компьютерных исследований (ред. А.Б. Рубин), 2007. – С. 329-360.
57. Лось Д.А. Десатуразы жирных кислот / Д.А. Лось – М.: Научный мир, 2014. – 372 с.

58. Лось Д.А. Накопление транскрипта *desA* в *Synechocystus* PCC 6803 при низких температурах является результатом активации транскрипции и увеличения стабильности РНК / Д.А. Лось, Н. Мурата // Физиология растений. – 1994. – Т. 41, № 2. – С. 170–175.
59. Макаренко С.П. Жирнокислотный состав липидов вакуолей высших растений / С.П. Макаренко, Т.А. Коненкина, Р.К. Салаяев // Физиология растений. - 1999. - Т. 46. - С. 643-647.
60. Макаренко С.П. Жирнокислотный состав липидов митохондриальных мембран у представителей культурных (*Zea mays*) и дикорастущих (*Elymus sibiricus*) злаков / С.П. Макаренко, Ю.М. Константинов, С.В. Хотимченко [и др.] // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 4. – С. 548-553.
61. Макаренко С.П. Особенности жирнокислотного состава липидов каллусов листовенницы гмелина двух географических популяций / С.П. Макаренко, Ю.М. Константинов, В.Н. Шмаков [и др.] // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 3. С. 343-348.
62. Макаренко С.П. Жирные кислоты липидов вакуолей корнеплодов растений / С.П. Макаренко, Т.А. Коненкина, Л.В. Дударева // Биологические мембраны. - 2007а, - Т. 24. - С. 363-369.
63. Макаренко С.П. Жирнокислотный состав липидов вакуолярных мембран корнеплодов / С.П. Макаренко, Т.А. Коненкина, С.В. Хотимченко // Физиология растений. - 2007б. - Т. 54. - С. 223-228.
64. Макаренко С.П. Сезонные изменения жирнокислотного состава липидов хвои *Pinus sylvestris* / С.П. Макаренко, Т.А. Коненкина, Г.Г. Суворова [и др.] // Физиология растений. – 2014. – Т. 61, № 1. С. 129-134.
65. Макаренко С.П. Влияние низких температур на жирнокислотный состав контрастных по холодоустойчивости видов злаков / С.П. Макаренко, Л.В. Дударева, А.И. Катышев [и др.] // Биологические мембраны. - 2010. - Т. 27, № 6. С. 482-488.

66. Макаренко С.П. Структура вакуолярных мембран растений по данным ИК-спектроскопии / С.П. Макаренко, Р.К. Салаяев // Биологические мембраны. - 1998. - Т. 15, № 3. - С. 309-321.
67. Максимов Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений / Н.А. Максимов. - М., - 1952. - 294 с.
68. Мусич Н.И. Опыты по применению удобрений в Якутии / Н.И. Мусич; Докл. на V науч. Сессии ЯФ СО АН СССР. - Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1954. - С. 30-40.
69. Новицкая Г. В. Липидный состав листьев и узлов кущения озимой ржи при закаливании к морозу / Г. В. Новицкая, О. А. Зверкова, И. А. Соколова // Физиол. раст. - 1986. - № 5. - С. 997-999.
70. Новицкая Г.В. Роль липидной компоненты мембран в устойчивости растений огурца к низкой температуре / Г.В. Новицкая, Н.В. Астахова, Т.А. Суворова [и др.] // Физиология растений. - 1999. - Т. 46, № 4. - С. 618-625.
71. Новицкая Ю.Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера / Ю.Е. Новицкая. - Л., - 1971. - 117 с.
72. Новицкая Ю. Е. Сезонная и возрастная динамика основных фракций липидов хвои сосны обыкновенной / Ю. Е. Новицкая // Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. - Петрозаводск: Ин-т леса. Карел, фил. АН СССР, 1978. - С. 39-52.
73. Новицкая Г.В. Влияние фузиокина на состав и содержание мембранных липидов в условиях адаптации озимой пшеницы к низкой температуре / Г.В. Новицкая, Т.Л. Вольнова, Т.А. Суворова // Прикл. биохим. и микробиол. - 1994. - Т. 30, вып. 6. - С. 917-922.
74. Новицкая Г.В. Липидный состав листьев в связи холодостойкостью растений томатов / Г.В. Новицкая, Т.А. Суворова, Т.И. Трунова // Физиология растений. - 2000. - Т. 47, № 6. - С. 829-835.
75. Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Перк А.А., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верхотуров В.В., Петров К.А. Роль липидов и каротиноидов в адаптации проростков пшеницы к холодовому шоку / В.В. Нохсоров, Л.В. Дударева, А.А.

Перк [и др.] // Технология и товароведение инновационных пищевых продуктов // Издательство: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования "Государственный университет - учебно-научно-производственный комплекс" (Орел) № 5 (28) 2014 г. С. 79-86

76. Ньюппиева К.А. Влияние температуры и освещенности на состав и содержание липидов в листьях и их субклеточных структурах овсяницы луговой / К.А. Ньюппиев, С.Н. Дроздов, Л.В. Марков, В.В. Баранов. – Петрозаводск: Изд-во Карельского фил. АН СССР, 1980. – С. 59–72.

77. Ньюппиева К.А. Адаптивные изменения в липидах листьев огурца, картофеля и овсяницы луговой при холодовом закаливании растений / К.А. Ньюппиев, Л.В. Маркова // Физиология и биохимия культ. растений. – 1988. – Т. 20, № 1. – С. 68–73.

78. Оканенко А.А. Динамика жиров в однолетних побегах различных по морозоустойчивости сортов яблони / А. А. Оканенко // Физиол. и биохим. культур, раст. - 1974. - Т. 6, вып. 1. - С. 90-94.

79. Перк А.Я. Эколого-физиологические особенности черной смородины в периоды роста и покоя в связи с морозоустойчивостью при выращивании в Центральной Якутии / А.Я. Перк, Т.С. Коробкова // В кн.: Интродукционные исследования растений в Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1987. С. 52-64.

80. Петров К.А. Криорезистентность растений: эколого-физиологические и биохимические аспекты / К.А. Петров // Ин-т биол. проблем криолитозоны СО РАН. – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2016. – 276 с.

81. Петров К.А. Криорезистентность и формирование кормовой ценности растений Якутии / К.А. Петров, А.А. Перк, В.В. Осипова. – Якутск: Бичик, 2011. – 200 с.

82. Петров К.А. Особенности жирнокислотного состава некоторых растений Якутии в период формирования криорезистентности / К.А. Петров, А.А. Перк, В.А. Чепалов, Ж.М. Охлопкова // Вестник Северо-Восточного федерального университета. – 2011. – Т. 8, № 2. – С. 26-30.

83. Петров К.А. Древесные растения Якутии и низкотемпературный стресс / К.А. Петров, В.Е. Софронова, В.В. Бубякина [и др.] // Физиология растений. – 2011. - Т. 439, №6. – С. 866-874.
84. Петров К.А. Сезонные изменения содержания фотосинтетических пигментов у многолетних травянистых растений криолитозоны / К.А. Петров, В.Е. Софронова, В.А. Чепалов // Физиология растений. – 2010. – Т. 57, №2. – С. 192-199.
85. Петрова А.Е. Интродукция деревьев и кустарников в Центральной Якутии / А.Е. Петрова, А.Ю. Романова, Е.И. Назарова. – Якутск: изд-во ЯНЦ СО РАН, 2000. – 269 с.
86. Полевой В.В. Физиология растений / В.В. Полевой. – М.: Высшая школа, 1989. – 464 с.
87. Полевой В.В., Саламатова, Т.С. Механизмы регуляции роста растительных клеток / В.В. Полевой, Т.С. Саламатова. – В кн.: Биология развития растений. – М., - 1975. – С. 111-125.
88. Полевой В.В. Физиология роста и развития растений / В.В. Полевой, Т.С. Саламатова. – Л.: Изд. ЛГУ, 1991. – 240 с.
89. Полежаева Н. С. Сезонные изменения содержания липидов и их жирнокислотного состава в однолетних побегах сосны обыкновенной / Н. С. Полежаева // Химия древесины. - 1987. - № 1. - С. 94-98.
90. Попов С.Р. Заморозкоустойчивость растений в условиях многолетней мерзлоты / С.Р. Попов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 97 с.
91. Попов В.Н. Изменения содержания и жирнокислотного состава липидов листьев и корней табака при низкотемпературном закаливании / В.Н. Попов, О.В. Антипина, В.П. Пчелкин [и др.] // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 2. - с. 203-208.
92. Радченко С.И. Температурные градиенты среды и растения / С.И. Радченко. – М.; Л.: Наука, 1966. – 390 с.

93. Захарова В.И. Разнообразие растительного мира Якутии / В.И. Захарова, Л.В. Кузнецова, Н.К. Сосина [и др.]. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. – 328 с.
94. Родченко О.П. Адаптация к низким температурам и рост корня: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., - 1987. – 26 с.
95. Розенцвет О.А. Липидный состав растений как показатель их адаптивной возможностей к различным экологическим условиям: Дисс. ... докт. биол. наук : 03.01.05 / О.А. Розенцвет. – Тольятти, 2006. – 436 с.
96. Рубчевская Л. П. Глицериды камбиальной зоны лиственницы сибирской: Автореф. дис. ... канд. хим. наук / Л. П. Рубчевская. - Рига, 1983. - 24 с.
97. Рубчевская Л. П. Фосфолипиды камбиальной зоны *Larix sibirica* / Л. П. Рубчевская, Е. В. Игнатова, С. М. Репях // Химия природных соединений. - 1998. - № 4. - С. 549-550.
98. Сабинин Д.А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений / Д.А. Сабинин // IX Тимирязевские чтения. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 48 с.
99. Саввинов Д.Д. Гидротермический режим почв в зоне многолетней мерзлоты / Д.Д. Саввинов. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. – 254 с.
100. Самыгин Г.А. Образование льда в растениях / Г.А. Самыгин // Физиология растений. – 1997. – Т.44. – С.275-286.
101. Самыгин Г.А. Причины вымерзания растений / Г.А. Самыгин. – М.: Наука, 1974. – 190 с.
102. Сергеева К. А. Сезонный ритм фосфорноорганических соединений у сосны обыкновенной / К. А. Сергеева, Ф. А. Дусеева // Проблемы физиол. и биохим. Древесных растений. Метаболизм и его регуляция. - Красноярск, 1974. - С. 104-110.
103. Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран / В.П. Скулачев. – М.: Наука, 1989. – 564 с.

104. Сопин А.И. Динамика содержания фосфолипидов и жирных кислот в этилированных проростках озимой пшеницы при закаливании к морозу / А.И. Сопин, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 1991. – Т. 38, № 1. – С. 142–149.
105. Судацкова Н.Е. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Н.Е. Судацкова, И.В. Шеин, Л.И. Романова. – Новосибирск: Наука, 1997. – 176 с.
106. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений / И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
107. Тимофеев П.А. Деревья и кустарники Якутии / П.А. Тимофеев. – Якутск: Бичик, 2003. – 64 с.
108. Тимофеев П.А. Леса Якутии: Состав, ресурсы, использование и охрана / П.А. Тимофеев. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. – 194 с.
109. Третьяков Н.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.Н. Новиков [и др.]. – М.: Колос, 2005. – 655 с.
110. Трунова Т.И. Значение разных форм сахаров в повышении морозостойкости колеоптилей озимых злаков / Т.И. Трунов // Физиология растений. – 1963. – Т. 10, № 3. – С. 588–592.
111. Трунова Т.И. Первая фаза закаливания к морозу озимых растений в темноте на растворах сахаров / Т.И. Трунова // Клетки и температура среды. – М. -Л.: Изд-во АН СССР, 1964.
112. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс / Т.И. Трунова // 64-е Тимирязевское чтение. – М.: Наука, 2007. – 54 с.
113. Трунова Т.И. Физиологические и биохимические основы адаптации растений к морозу / Т.И. Трунова // Сельскохозяйственная биология. - 1984. – № 6. – С. 3-10.
114. Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений / И.И. Туманов. – Л.: Сельхозгиз, 1940. – 480 с.
115. Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений / И.И. Туманов. – М.: Наука, 1979. – 350 с.

116. Фуксман И.Л. Расщепление фосфолипидов летней хвои сосны обыкновенной при промораживании / И. Л. Фуксман, А. А. Степанов // Химия древесины. - 1986. - № 3.- С. 100-103.
117. Евстигнеева Р.П. Химия липидов / Р. П. Евстигнеева [и др.]. - М.: Химия, 1983. - 296 с.
118. Угаров Г.С. Эколого-физиологические аспекты адаптации организмов к низким положительным температурам / Г.С. Угаров. – Якутск: Якут. кн. изд-во, 1988. – 204 с.
119. Чайлахян М.Х. Терминология роста и развития высших растений / М.Х. Чайлахян, Р.Г. Бутенко, О.Н. Кулаева [и др.]. – М.: Наука, 1982. – 96 с.
120. Чепалов В.А. Эколого-физиологические особенности пигментного аппарата у растений криолитозоны Якутии: Дисс. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / В.А. Чепалов. – Иркутск, 2010. – 135 с.
121. Чиркова Т.В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям / Т.В. Чиркова // Соросовский образовательный журнал, 1997. - № 9.
122. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В. Чиркова. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. – 244 с.
123. Шарапов Н.И. Закономерности химизма растений / Н.И. Шарапов. – М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 130 с.
124. Шарапов Н.И. Химизм растений и климат / Н.И. Шарапов. – М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 208 с.
125. Шаяхметов И.Ш. Роль липидов клеточных мембран в криозакаливании листьев и узлов кущения озимой пшеницы / И.Ш. Шаяхметов, Т.И. Трунова, В.Д. Цыдендамбаев, А.Г. Верещагин // Физиология растений. – 1990. – Т. 37, № 10. – С. 1186-1195.
126. Шталь Э. Хроматография в тонких слоях / Э. Шталь. – М.: Мир, 1965. – 503 с.
127. Штраусберг Д.В. Влияние температурных условий на усвоение и распределение элементов питания в растениях / Д.В. Штраусберг // Тр. Всесоюз.

науч.-техн. конф. по применению радиоактивных стабильных изотопов и излучений в народном хозяйстве и науке. – М.: Изд-во АН СССР, 1958.

128. Bligh E.G. Biochem / E.G. Bligh, W.J. Dyer, J. Can // Physiol. – 1959. – V. 37. – P. 911.

129. Christie W.W. Advances in Lipid Methodology - Two / W.W. Christie // Oily Press. - Dundee, 1993. – P. 335.

130. De la Roche I.A. Changes in phospholipid composition of a winter wheat cultivar during germination at 2 °C and 24 °C / I.A. De la Roche, C.J. Andrews, M.K. Pomeroy // Plant Physiol. – 1973. – V. 51, № 3. – P. 468-473.

131. De la Roche I.A. Lipid changes in winter wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) at temperatures inducing cold hardiness / I.A. De la Roche, C.J. Andrews, M.K. Pomeroy [et al.] // Can. J. Bot. – 1972. – V. 50, № 12. – P. 2401-2409.

132. Douce R. Biosynthesis of thylakoid membrane lipids / R. Douce, J. Joyard // Advances in Photosynthesis / Eds. D.R. Ort, C.F. Yocum. V. 4. Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions. – Dordrecht (Netherlands) : Kluwer Acad. Publish. - 1996. – P. 69-101.

133. Dudareva L.V. Fatty - acid profiles of aerial parts of three horsetail species growing in Central and Northern Yakutia / L.V. Dudareva, E.G. Rudikovskaya, V.V. Nokhsorov [et al.] // Chemistry of Natural Compounds. - 2015. - V. 51, № 2. - P. 220-223.

134. Gellerman, J.L. Arachidonic, 5,11,14,17-eicosatetraenoic and Related Acids in Plants – Identification of Unsaturated Fatty Acids / J.L. Gellerman, N. Schlenk // The Journal of the American Oil Chemists' Society. – 1965. – V. 42. P. 504-511.

135. Grenier G. Lipids phosphorus content and ³³Pi incorporation in roots of alfa varieties during frost hardening / G. Grenier, C. Willemot // Can. J. Bot. – 1974a. – V. 53, №15. – P. 1473-1477.

136. Grenier G. Lipid changes in root of frost - hardy and less hardy alfa varieties under hardening conditions / G. Grenier, C. Willemot // Cryobiology. – 1974b. – V. 11, № 4. – P. 324-331.

137. Harwood J.L. Environmental factors which can alter lipid metabolism / J.L. Harwood // *Prog. lipid Res.* – 1994. – Vol. 33. – P. 193-202.
138. Harwood J.L. What's so special about plant lipids? / J.L. Harwood (ed.). *Plant lipid biosynthesis. Fundamentals and agricultural application.* – Cambridge: University Press. - 1998. – P. 1-28.
139. Horiguchi G. Temperature - dependent translational regulation of the ER ω -3 fatty acid desaturase gene in wheat root tips / G. Horiguchi, T. Fuse, N. Kawakami [et al.] // *Plant J.* - 2000. - V. 24. - P. 805–813.
140. Hildebrand D. The AOCS Lipid Library, <http://lipidlibrary.aocs.org/plantbio/unusualfa/index.htm/>. - 2011.
141. Hitchcock C. *Plant Lipid Biochemistry* / C. Hitchcock, B. Nichols. – London: Academic, 1971. – P. 387.
142. Jaworski J.G. Fat Metabolism in Higher Plants. Properties of a Soluble Stearyl - Acyl Carrier Protein Desaturase from Maturing *Carthamus tinctorius* / J.G. Jaworski, P.K. Stumpf // *Arch. Biochem. Biophys.* – 1974. – V. 162. – P. 158-165.
143. Kargiotidou A. Temperature and light regulate delta - 12 fatty acid desaturases (FAD2) at a transcriptional level in cotton (*Gossypium hirsutum*) / A. Kargiotidou, D. Deli, D. Galanopoulou [et al.] // *J. Exp. Bot.* - 2008. - V. 59. - P. 2043–2056.
144. Kewelon H. Trans unsaturated fatty acid in bacteria / H. Kewelon, H.J. Heipieper // *Lipids.* – 1996. – V. 31, N 2. – P. 129–137.
145. Ketchie D. O. Lipid composition of pine needle chloroplasts and apple bark tissue as affected by growth temperature and daylength changes. 1. Phospholipids / D. O. Ketchie, J. C A. M. Bervaes, P. J. C Kuiper // *Physiol. Plant.* - 1987. - V. 71, N 4. - P. 419-424.
146. Kuiper P.J.C. Lipid metabolism of higher plants as a factor in environmental adaptation / P.J.C. Kuiper // *Structure function and metabolism of phospholipids.* – N.Y., 1984. – P. 525 –530.
147. Kuiper P.J.C. Environmental changes and lipid metabolism in higher plants / P.J.C. Kuiper // *Plant Physiol.* – 1985. – V. 64. – P. 118-122.

148. Los D.A. Structure and expression of fatty acid desaturases / D.A. Los, N. Murata // *Biochem. Biophys. Acta.* – 1998. – Vol. 1394. – P. 3–15.
149. Lyons J.M. Relationship between the Physical Nature of Mitochondrial Membranes and Chilling Sensitivity in Plants / J.M. Lyons, T.A. Wheaton., H.R. Pratt // *Plant Physiol.* – 1964. – Vol. 39, №2. – P. 262-268.
150. Lyons J.M. Chilling injury in plants / J.M. Lyons // *Ann. Rev. of Plant Physiol.* – 1973. – Vol. 24. – P. 445-466.
151. Martz F. Contribution of omega-3 fatty acid desaturase and 3-keto-acyl-ACP synthase II (KASII) genes in the modulation of glycerolipid fatty acid composition during cold acclimation in birch leaves / F. Martz, S. Kivinleми, T.E. Palva [et al.] // *J. Exp. Bot.* - 2006. - V. 57. - P. 897–909.
152. McGaw L.J. Van Staden. *Fitoterapia* / L.J McGaw, A.J. Jager. - 2002. – P. 73, 431.
153. Millar A.A. All fatty acids are not equal: discrimination in plant membrane lipids / A.A. Millar, M.A Smith, L. Kunst // *Trends Plant Sci.* - 2000. - V. 5. - P. 95- 101.
154. Miren A. Lipid changes in cold hardened leaves of *Nothofagus dombeyi* / A. Miren // *Phytochemistry.* - 1990. - V. 29, N 8. - P. 2467-2471.
155. Murata N. Membrane fluidity and temperature perception / N. Murata, D.A. Los // *Plant Lipid Metabolism.* – Dordrecht, 1997. – V. 115. – P. 875–879.
156. Norby H. E. Relationship of saturated fatty acids to cold hardening of citrus seedlings / H. E. Norby, G. Yelenovsky // *Plant Physiol.* - 1982. - N 1. - P. 132-135.
157. Provart N.J. Gene expression phenotypes of *Arabidopsis* associated with sensitivity to low temperatures / N.J. Provart, P. Gil, W. Chen [et al.] // *Plant Physiol.* - 2003. - V. 132. - P. 893–906.
158. Pobezhimova T. The comparison of uncoupling activity of constitutively synthesized and stress-induced forms of winter rye stress uncoupling protein CSP 310 / T. Pobezhimova, O. Grabelnych, A. Kolenichenko [et al.] // *J. Therm. Biol.* – 2001. - V. 26. – P. 95-101.

159. Ranus P. Effect of temperature and phase transition on oxidation resistance of low density lipoprotein / P. Ranus, S.P. Giesed, B. Shuster [et al.] // *J. Lipid Res.* – 1995. – Vol. 36, № 1. – P. 2113-2128.
160. Ramli U.S. Control analysis of biosynthesis in tissue culture from oil crops shows that flux control is shared between fatty acid synthesis and lipid assembly / U.S. Ramli, D.S. Bakaer, P.A. Qunt [et al.] // *Biochem. J.* - 2007. - V. 364. - P. 393–401.
161. Redshaw E.S. Changes in lipids of cereal seedlings during vernalization / E.S. Redshaw, S. Zalik // *Can. J. Biochem.* – 1968. – V. 46, № 9. – P. 1093-1097.
162. Roughan P.G. Cellular organization of glicerolipid metabolism / P.G. Roughan, C.R. Slack // *Annu. Rev. of Plant Physiol.* – 1992. – V. 33. – P. 97-132.
163. Roman A. Contribution of the different omega - 3 fatty acid desaturase genes to the cold response in soybean / A. Roman, V. Andreu, M.L. Hernandez [et al.] // *J. Exp. Bot.* - 2012. - V. 63. - P. 4973–4982.
164. Sakai A. Characteristics of winter hardiness in extremely hardy twigs of woody plants / A. Sakai // *Plant Cell Physiol.* - 1973. - V. 14. - P. 1-9.
165. Sakai A. Frost Survival of Plants. N.Y. etc.: Springer, *Ecolog. Stud* /A. Sakai, W. Larcher. – 1987. – V. 62. – P. 321.
166. Schultz D. J. Stearoil - acyl carrier protein and unusual acyl - Acyl carrier protein desaturase activities are differentially influenced by ferredoxin / D. J. Schultz, M. C Suh, J. Ohlrogge // *Plant Physiol.* - 2000. - V. 124. - P. 681-692.
167. Smolenska G. Effect of Low temperature upon lipid and fatty acid composition of roots and leaves of winter rape plants / G. Smolenska, P.J. Kuiper // *Phys. Plant.* – 1977. – Vol. 41. – P. 29-35.
168. Smolenska G. Effect of temperature and phase transition on oxidation resistance of low density lipoprotein / G. Smolenska, P.J.C. Kuiper // *J. Lipid Res.* – 1995. – V. 36, N 1. – P. 2113–2128.
169. Trunova T.I. Mechanism of winter wheat hardening at low temperature / T.I. Trunova, A. Sakai // *Plant cold hardiness and freezing stress.* – N.Y. : Acad. Press, 1982. – V. 2. – P. 41–55.

170. Thomashow M.F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. / M.F. Thomashow // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 2013. V. 50. P. 571-599
171. Vaskovsky V.E. Universal reagent for determination of phosphoreia in lipids / V.E. Vaskovsky, E.Y. Kostetsky, J.M. Vasendin // *J. Chromatography.* – 1975. – V. 114. – P. 129-141.
172. Vaskovsky V.E. Modified Jungnickels reagent for detecting phospholipids and other phosphorus compounds on thin - layer chromatograms / V.E. Vaskovsky, N.A. Latyshev // *J. Chromatogr.* – 1975. – V. 115, № 1. – P. 246-249.
173. Wagner H. Dunnschicht. Chromatographie von Phosphatiden und glycolipiden / H. Wagner, L. Horhammer, P. Wolf // *Biochem. Z.* – 1961. – V. 334, № 1. – P. 175-184.
174. Willemot C. Stimulation of phospholipids biosynthesis during frost - hardening of winter wheat / C. Willemot // *Plant Physiol.* – 1975. – V. 55, № 2. – P. 356-359.
175. Wilson J.M. The acclimatization of plants to chilling temperatures in relation to the fatty acid composition of leaf polar lipids / J.M. Wilson, R.M.M. Crawford // *New Phytologist.* – 1974. – V. 76, №2. – P. 257-270.
176. Wolff R.L. Lipids / R.L. Wolff, W.W. Christie, F. Perdono, A.M. Marpeau. – 1999. – №10. – P. 1083.
177. Yoshida S. Phospholipid changes associated with the cold hardiness of cortical cells from poplar stem / S. Yoshida, A. Sakai // *Plant Cell Physiol.* - 1973. - V. 14. - P. 353-359.
178. Yoshida S. Lipid composition of plasma membrans and tonoplast isolated from etiolated seedlings of Mung Bean / S. Yoshida, M. Uemura // *Plant Physiol.* - 1982. - P. 807-812.