

УДК 581.1

## СОСТАВ ЛИПИДОВ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ МЕМБРАННЫХ СИСТЕМ *STELLARIA HUMIFUSA*

Е. Ф. Марковская<sup>1</sup>, Н. А. Галибина<sup>2</sup>, М. К. Ильинова<sup>2</sup>,  
К. М. Никерова<sup>2</sup>, Н. Ю. Шмакова<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Петрозаводский государственный университет

<sup>2</sup> Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

<sup>3</sup> Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН,  
Кировск Мурманской обл.

Работа выполнена на *Stellaria humifusa*, сем. *Caryophyllaceae* (длиннокорневищная стержнекорневая поликарпическая трава, гигрофит, почти арктический вид с циркумполярным ареалом). Растения образуют жизненную форму мат и произрастают на скальных выходах вблизи приморской территории. Растительное сообщество состоит из одного вида, покрыто слоем отмерших листьев прошлого года. Исследование липидов показало, что *S. humifusa* в период активной вегетации имеет липидные фракции в функционально активном состоянии. Фракция нейтральных липидов (структурный компонент клетки и ее запасный фонд) доминирует по процентному содержанию насыщенных жирных кислот (ЖК). Фракция фосфолипидов (основная мембранная система клеток) имеет наибольшее содержание ЖК, высокие значения количества диеновых, триеновых и насыщенных ЖК. Именно эта фракция содержит максимальное количество линолевой кислоты. Во фракцию гликолипидов (липиды мембран хлоропластов) входит около 32 % всех ЖК исследуемого вида, активность которых связана с фотосинтезом. В этой фракции меньше содержание диеновых и насыщенных ЖК, но значительно больше по сравнению с другими группами триеновых ЖК, в том числе и линоленовой кислоты. Исследование активности ферментов антиоксидантной системы (АОС) в листьях у *S. humifusa* показало невысокие значения пероксидазной активности (2,2 и 1 мкмоль тетрагваякола на мг белка при pH 5 и 7,8 соответственно) на фоне большой каталазной активности (366 мкмоль H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>/мг белка) по сравнению с другими травянистыми растениями. Это может свидетельствовать о приспособленности вида к условиям среды. Высокий уровень содержания ненасыщенных липидов в структуре мембранной системы фотосинтетического аппарата вносит большой вклад в поддержание его высокой функциональной активности у *S. humifusa*.

Ключевые слова: *Stellaria humifusa*; арктические растения; адаптация; липиды; жирнокислотный состав; температурный градиент.

**E. F. Markovskaya<sup>1</sup>, N. A. Galibina<sup>2</sup>, M. K. Ilyinova<sup>2</sup>, K. M. Nikerova<sup>2</sup>,  
N. Yu. Shmakova<sup>3</sup>. LIPID COMPOSITION AND FUNCTIONAL STATE OF  
MEMBRANE SYSTEMS IN *STELLARIA HUMIFUSA***

The object of the study is *Stellaria humifusa* (*Caryophyllaceae*) – a polycarpic herb with a long taproot; an almost Arctic hygrophyte with circumpolar distribution. Plants form mats and grow on rock outcrops near coastal areas. The plant community consists of only

one species, and is covered with a layer of dead leaves from the previous year. The study of lipids showed that during active growth *S. humifusa* has lipid fractions in the functionally active state. The fraction of neutral lipids (a structural component of the cell and its emergency stores) dominates in terms of the percentage of saturated fatty acids (FA). The fraction of phospholipids (the main membrane system of the cell) has the greatest content of FA with high quantities of diene, triene and saturated FA. This fraction contains the maximum amount of linoleic acid. The fraction of glycolipids (lipids of chloroplast membranes) accounts for around 32 % of the plant's total FA. It indicates a tense lipid metabolism associated with photosynthetic activity. This fraction contains less of diene and saturated FA, but significantly more of triene FA, including linolenic acid, comparing to the other groups. The study of AOS activity in *S. humifusa* leaves revealed relatively low peroxidase activity (2.2 and 1  $\mu\text{mol TG/mg protein}$  at pH 5 and 7.8, respectively) simultaneously with high catalase activity (366  $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2/\text{mg protein}$ ) as compared to other herbaceous plants. This fact possibly indicates the species is adapted to the environment. The high level of unsaturation of the lipid structure of the photosynthetic apparatus membrane system contributes a lot to the maintenance of its high functional activity in *S. humifusa*.

**Key words:** *Stellaria humifusa*; Arctic plants; adaptations; lipids; fatty acid composition; temperature gradient.

## Введение

Условия Арктики являются уникальными для произрастания растений. Флора Шпицбергена насчитывает 164 вида высших сосудистых растений, которые проходят полное онтогенетическое развитие в этих условиях и адаптированы к ним. Распространение растений по градиенту условий в Арктическом регионе зависит от биологических особенностей растений, географической истории, особенностей экотопа и комплекса факторов среды, к которым они адаптированы. Климатические особенности этого региона включают длинный полярный день, короткий вегетационный период в сочетании с суточной нестабильностью температуры. Температура лимитирует географическое распространение растений, включает множественные стратегии для адаптации к климатическим стрессам, в том числе на уровне фенологии, морфологии, выбора местообитаний и физиолого-биохимического статуса растения [Levitt, 1980; Korner, 1999].

В условиях арктического климата в период вегетации наряду со средними достаточно низкими температурами суточные перепады могут достигать десятков градусов. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что растения, адаптированные к условиям Арктики, по функциональным показателям не находятся в состоянии стресса [Lütz et al., 2012]. Встает вопрос, как удается растениям в этих нестабильных условиях поддерживать мембранную систему в рабочем состоянии.

Одним из основных механизмов адаптации растений к температурным условиям является изменение степени ненасыщенности

мембранных липидов: увеличение при низких и снижение при высоких температурах. Эта способность растительного организма поддерживать функциональную активность мембран при изменении температуры [Sakai, Larcher, 1987; Wallis, Browse, 2002; Upchurch, 2008] обеспечивает успешное произрастание видов в экстремальных условиях. В условиях Арктики поддержание функциональной активности мембран важно как при адаптации растений к длительно действующим низким температурам (недели, месяцы), так и к большим суточным градиентам (часы, сутки), которые могут включать кроме обычных температур экстремально высокие и низкие значения.

Липиды являются важнейшим структурным, запасным и функциональным компонентом растительных клеток, который обеспечивает функциональную активность мембран всех органоидов и дает информацию о функциональной активности разных клеточных структур. Содержание липидов и их жирнокислотный состав варьирует в зависимости от вида, внутри вида и в онтогенезе растений. Степень этого варьирования определяется генотипом и зависит от факторов среды [Лось, 2001, 2014]. Выделяется три группы этих соединений: нейтральные липиды (НЛ), фосфолипиды (ФЛ) и гликолипиды (ГЛ), различающиеся по функциональной активности. НЛ – это эфиры глицерина и жирных кислот (ЖК). В этой фракции отсутствуют примеси свободных ЖК и неомыляемых веществ. Они являются структурными компонентами клетки, ее запасным фондом. ФЛ включают глицерофосфолипиды и сфинголипиды. Они составляют основу всех мембран клетки. ГЛ – сложные липиды, в составе которых имеются

молекулы углеводной группы. Это липиды мембран хлоропластов, в которых идет синтез липидов и которые выполняют основную функцию зеленого растения – поглощение и запасание энергии солнечного света. Этот процесс происходит в мембранных организациях двух фотосистем, функциональную активность которых поддерживает не только липидная составляющая, но и целая система антиоксидантной защиты. От их согласованности и координации зависит эффективность фотосинтеза. Из литературы известно, что если сам процесс фотосинтеза – достаточно универсальная функция, то его многоуровневая защита оказывается достаточно разнообразной и видоспецифичной, как это было показано на некоторых арктических растениях [Lütz et al., 2012].

В связи с вышесказанным целью работы стала оценка некоторых параметров липидного обмена и ферментных систем антиоксидантной защиты фотосинтетического аппарата арктического вида *Stellaria humifusa*.

### Объект и методы исследования

*Stellaria humifusa* Rottb., сем. *Caryophyllaceae* – длиннокорневищная стержнекорневая поликарпическая трава, гигрофит, почти арктический вид с циркумполярным ареалом. Вид широко распространен по всему Шпицбергену [Ronning, 1996]. Растет вдоль морских побережий, задернованных отмелей берегов морей, по берегам и поймам нижнего течения рек, подверженных влияниям морских приливов. *Stellaria humifusa* варьирует по форме листьев и габитусу.

Работа выполнена в зоне арктических тундр в окрестностях пос. Баренцбург (78°04' с. ш., 14°12' в. д.) в течение вегетационных сезонов 2013–2015 гг. Опытные растения находились в фазе цветения, произрастали выше прибрежной зоны на скальных экотопах, где особи *Stellaria humifusa* формировали маты (размером до 10 м<sup>2</sup>) на разных фрагментах скальных выходов.

#### Определение состава липидов

Для исследования фракционного и жирнокислотного состава липидов растительный материал фиксировали в термостате при температуре 110 °С в течение 30 минут. Суммарные липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2:1 и фракционировали методом колоночной хроматографии на НЛ, ГЛ и ФЛ. Определение жирнокислотного состава (ЖК) липидных фракций проводили

хроматографическим методом на газожидкостном хроматографе «Хроматэк-Кристалл-5000.1» (Россия) при следующих условиях: капиллярная колонка HP INNOWAX (30 м; 0,32 мм); температура колонки, испарителя, пламенно-ионизационного детектора – 205, 240 и 260 °С соответственно; газ-носитель – азот; скорость пропускания через колонку азота, водорода, воздуха – 50, 40, 400 мл/мин соответственно. Идентификацию ЖК проводили по стандартным образцам (Supelko, 37 компонентов). Определение количественного содержания ЖК проводили методом внутреннего стандарта (в качестве стандарта – маргаиновая кислота) и выражали в мг/г сухой массы [Шуляковская и др., 2014].

Коэффициент ненасыщенности ЖК (К) рассчитывали по формуле:

$$K = \frac{\sum \text{ненасыщенных ЖК}}{\sum \text{насыщенных ЖК}}$$

Активность ацил-липидных Δ9, Δ12 и ω<sup>3</sup> десатураз, катализирующих введение двойных связей в углеродные цепи олеиновой (C18:1), линолевой (C18:2) и линоленовой (C18:3) кислот, определяли как стериол- (SDR), олеил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения, рассчитанные на основании содержания компонентов C18, как описано в работе [Алаудинова, Миронов, 2009]:

$$SDR = (C18:1) / (C18:0 + C18:1)$$

$$ODR = (C18:2 + C18:3) / (C18:1 + C18:2 + C18:3)$$

$$LDR = (C18:3) / (C18:3 + C18:2),$$

где C18:0, C18:1, C18:2 и C18:3 – процентное от суммы кислот содержание стеариновой, олеиновой, линолевой и линоленовой кислот соответственно.

#### Определение антиоксидантной активности

Растительный материал растирали с жидким азотом и гомогенизировали в среде следующего состава: 67 мМ К, Na-фосфатный буфер (pH 7,8), 0,5 мМ ЭДТА; соотношение ткани и буфера – 1:10. После 20-минутной экстракции при 4 °С гомогенат дважды центрифугировали при 10000 g в течение 15 минут (центрифуга Sigma 2-16PK, Германия). Активность каталазы в супернатанте определяли на спектрофотометре (СФ-2000, Россия) по ферментативному разложению перекиси водорода при 240 нм [Никерова и др., 2016]. Инкубационная среда содержала: 67 мМ К, Na-фосфатный буфер (pH 7,8) и 14,7 мМ перекись водорода. Активность каталазы выражали в мкмоль перекиси водорода на

мг белка, восстановленной за 1 минуту (мкмоль  $H_2O_2$ /мг белка). Для определения активности пероксидазы в листьях в качестве донора водорода использовали гваякол, в качестве субстрата – перекись водорода. Инкубационная среда для определения активности пероксидазы содержала: 50 мМ К, Na-фосфатный буфер (рН 5; 7,8), 2,6 мМ перекись водорода и 21,5 мМ гваякол. Активность фермента определяли спектрофотометрически (спектрофотометр СФ-2000, Россия) по скорости образования продукта реакции тетрагваякола при длине волны 470 нм (с учетом коэффициента экстинкции  $\epsilon_{470\text{ нм}} = 0,0266 \text{ мкм}^{-1} \text{ см}^{-1}$ ) и выражали как: образовалось мкмоль тетрагваякола на мг белка за 1 минуту (мкмоль ТГ/мг белка) [Галибина и др., 2016]. Содержание белка было определено по методу Бредфорда.

#### Статистический анализ

Статистическая обработка данных осуществлялась в среде Microsoft Excel. На диаграммах приведены средние значения и их стандартные ошибки ( $n \geq 3$ ). Для оценки достоверности различий использовали t-критерий Стьюдента. Статистически значимыми считали различия при  $p < 0,05$ .

Данные были получены на оборудовании ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН.

#### Результаты

Проведенные исследования показали, что растения *S. humifusa* составляют сплошное растительное сообщество (в форме мата), которое не включает другие виды. Слой зеленых

растений покрывает такой же слой прошлогодних отмерших листьев светло-коричневой окраски, который обильно покрыт белыми цветами с сильным ароматом. Зеленые листья сверху почти не просматриваются. Растение имеет мелкие многочисленные листья (в среднем площадь листа составляет  $0,06 \text{ см}^2$ ), расположенные плотно на побеге, и очень тонкие корни. Цветы почти в 2 раза крупнее листьев. Ранее проведенные исследования показали, что суммарное содержание пигментов в листьях у *Stellaria humifusa* из разных местобитаний (тундра, скальные экотопы, приливо-отливная зона) изменяется незначительно и варьирует в диапазоне: сумма хлорофиллов –  $0,71\text{--}0,84 \text{ мг/г}$  сырой массы, каротиноидов –  $0,14\text{--}0,17 \text{ мг/г}$  сырой массы, соотношение хл *a* / хл *b* –  $2\text{--}2,9$ , хл / кар –  $4,4\text{--}5,3$ , ССК –  $60\text{--}76 \%$  [Марковская, неопубликованные данные].

#### Активность антиоксидантных ферментов в листовом аппарате *S. humifusa*

Пероксидазная активность в листьях *S. humifusa* была низка: при рН 5 составила  $2,2 \text{ мкмоль ТГ/мг белка}$ , при рН 7,8 –  $1,04 \text{ мкмоль ТГ/мг белка}$  (рис. 1, А). Различия между значениями активности разных изоформ (кислой и слабощелочной) незначительны. Активность каталазы была очень высокой и достигала  $366 \text{ мкмоль } H_2O_2/\text{мг белка}$  (рис. 1, Б).

#### Жирнокислотный состав липидных фракций у *S. humifusa*

ЖК, входящие в состав липидов у стелларии, содержат от 10 до 24 атомов углерода. Во фракции ФЛ суммарное содержание ЖК

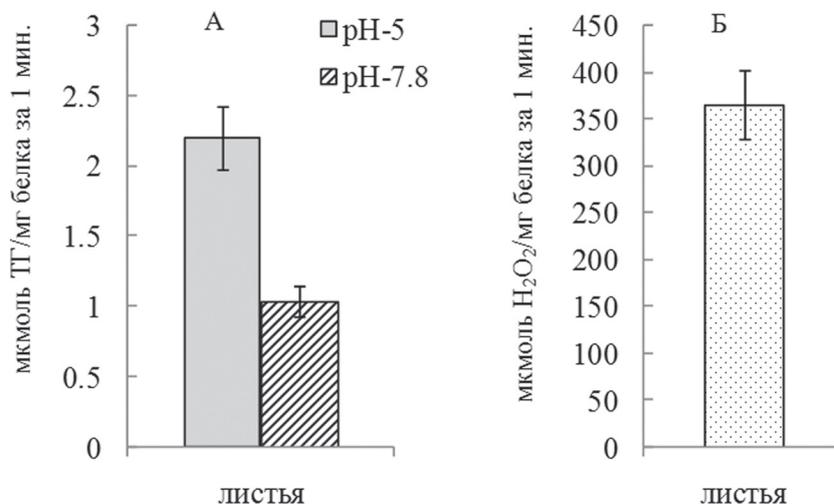


Рис. 1. Активность пероксидазы при рН 5 и 7,8 (А) и каталазы (Б) в листьях *S. humifusa*

Содержание ЖК (мг/г) во фракциях липидов у *S. humifusa*

ЖК	НЛ	ФЛ	ГЛ
Пальмитиновая кислота (16:0)	1,34 ± 0,04	1,91 ± 0,06	1,01 ± 0,03
Линолевая кислота (18:2Δ <sup>9,12</sup> )	1,83 ± 0,02	3,34 ± 0,03	1,38 ± 0,01
α-Линоленовая кислота (18:3Δ <sup>9,12,15</sup> )	0,32 ± 0,04	1,84 ± 0,09	2,79 ± 0,14

(8,7 ± 0,5 мг/г) было больше, чем во фракциях НЛ (7,1 ± 0,4 мг/г) и ГЛ (7,5 ± 0,6 мг/г). Из всех ЖК в наибольшем количестве во всех фракциях встречались пальмитиновая (16:0), линолевая (18:2Δ<sup>9,12</sup>) и α-линоленовая (18:3Δ<sup>9,12,15</sup>) кислоты (табл. 1).

Исследуемые фракции липидов содержали ЖК с различным числом двойных связей в углеродной цепочке – моноеновые, диеновые, триеновые, тетраеновые, а также насыщенные ЖК и различались по содержанию полиненасыщенных и насыщенных ЖК. Во фракции НЛ отмечалось довольно высокое содержание насыщенных ЖК, количество их достигало 30 % от общей суммы ЖК. Среди ненасыщенных преобладали ЖК с двумя двойными связями (2,6 мг/г). Во фракции ФЛ количество насыщенных ЖК составляло 25 %. Среди ненасыщенных преобладали диеновые (3,5 мг/г) и триеновые (2,4 мг/г) ЖК. Содержание диеновых ЖК во фракции ФЛ было в 1,3 и 2,3 раза выше, чем во фракциях НЛ и ГЛ соответственно. Во фракции ГЛ на долю насыщенных ЖК приходилось всего 20 %. В этой фракции отмечалось самое высокое содержание триеновых ЖК (3,4 мг/г), что в 1,4 и 4,3 раза больше, чем в ФЛ и НЛ соответственно (рис. 2). Высокий процент ненасыщенных ЖК во всех фракциях липидов и практически отсутствие кислот с длинной цепью свидетельствует о низкой точке плавления и поддержании липидных фракций всех

органов в период вегетации у *Stellaria humifusa* в условиях высоких широт в жидком состоянии.

Коэффициент ненасыщенности ЖК (К) используется в качестве параметра, характеризующего состояния мембранных компонентов. Наиболее высокие значения К были получены для группы ГЛ (3,98), что в 1,4 и 1,6 раза превышает таковой показатель в ФЛ (2,87) и НЛ (2,44) соответственно.

Степень ненасыщенности ЖК определяется функционированием десатураз. Расчет активности ацил-липидных Δ9, Δ12, ω<sup>3</sup>-десатураз показал, что они различаются во фракциях липидов. Активность Δ9-десатуразы во фракции НЛ и ГЛ на 14 % выше, чем в ФЛ. Для Δ12-десатураз различия составляют 24 % с наибольшими значениями (0,93) для ФЛ. Для ω<sup>3</sup>-десатуразы различия достигают наибольших значений – 76 % с максимальными значениями (0,67) для фракции ГЛ. Следует отметить, что наибольшая активность отмечается для Δ12-десатураз, которые проявляют высокую активность во всех исследуемых фракциях. Наиболее контрастные данные получены для ω<sup>3</sup>-десатуразы с максимальными значениями в группе ГЛ и почти на 50 % ниже в группе ФЛ и на 76 % – в группе НЛ (рис. 3).

Одним из показателей липидного обмена является соотношение между α-линоленовой и линолевой кислотами, которыми богаты растения [Лось, 2014]. Соотношение их

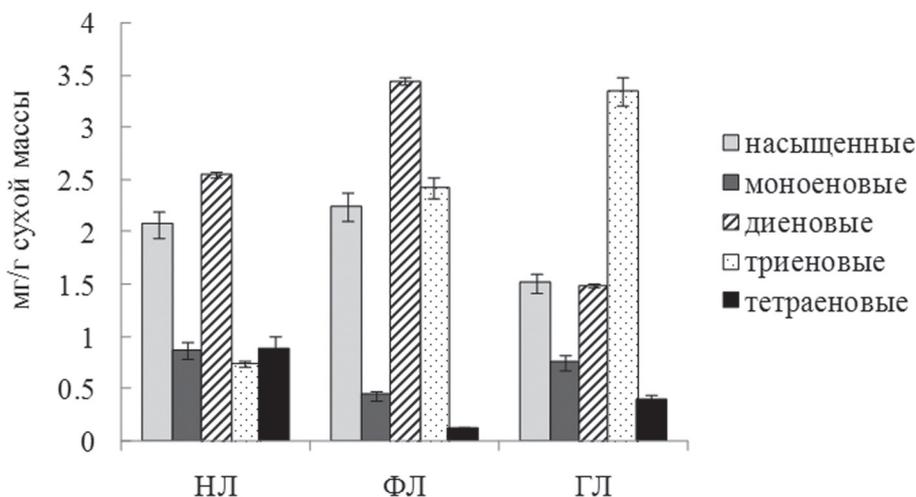


Рис. 2. Суммарное содержание групп жирных кислот в нейтральных (НЛ), фосфо- (ФЛ) и гликолипидах (ГЛ) в листьях *S. humifusa*

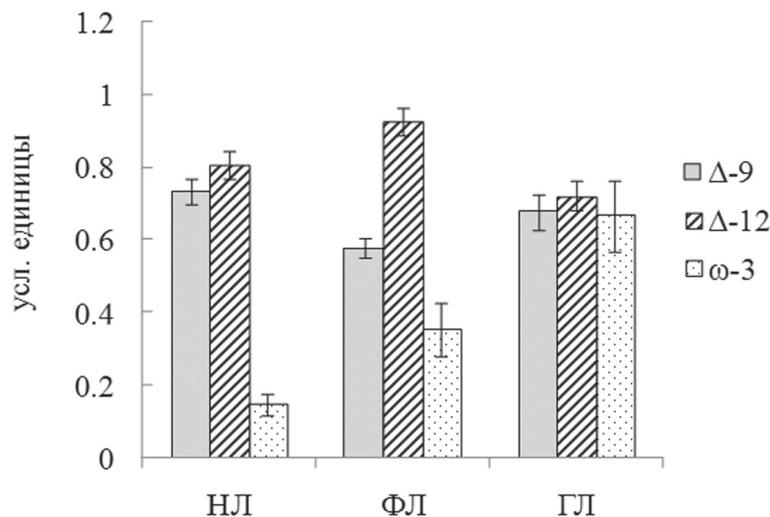


Рис. 3. Активность ацил-липидных Δ9, Δ12, ω<sup>3</sup>-десатураз во фракциях нейтральных (НЛ), фосфо- (ФЛ) и гликолипидов (ГЛ) в листьях *S. humifusa*

содержания рассматривают в качестве показателя жизнедеятельности растения. На растениях ячменя было показано, что соотношение α-линоленовая/линолевая кислота должно быть не менее 2 [Laskay, Lehoczki, 1986]. Факт более высокого содержания в растениях линоленовой кислоты отмечается в литературе на разных растениях [Родионов, 1978; Жиров, Мерзляк, 1983]. По нашим данным, во фракциях липидов у *S. humifusa* эта тенденция неоднозначная. Во фракциях НЛ и ФЛ больше линолевой кислоты, а в ГЛ – линоленовой (табл.). Соотношение α-линоленовая/линолевая кислота достигает значений 2,02 только во фракции ГЛ, а во фракциях НЛ и ФЛ составляет всего 0,18 и 0,58 соответственно (рис. 4).

### Обсуждение

Впервые у растений *S. humifusa*, произрастающих в условиях Арктики, в листьях в период активной вегетации был исследован жирнокислотный состав липидных фракций. Во фракцию НЛ включены эфиры глицерина и ЖК, которые являются структурным компонентом клетки и ее запасным фондом и составляют третью часть от общего количества ЖК. В этой фракции высокий процент содержания насыщенных ЖК. Сравнительно высокая активность исследованного ферментного состава (кроме ω<sup>3</sup>-десатуразы) свидетельствует о напряженности в этой фракции процессов, связанных с липидным обменом, а низкие значения коэффициентов ненасыщенности и активности ω<sup>3</sup>-десатуразы свидетельствуют о другой функциональной направленности.

Фракция ФЛ, как основной компонент мембранной системы клеток, имеет наибольшее содержание ЖК, высокие уровни диеновых, триеновых и насыщенных ЖК. Именно эта фракция содержит максимальное количество линолевой кислоты. Для липидного обмена этой фракции характерны средние и высокие значения активности ферментов (исключение ω<sup>3</sup>-десатураза) и несколько более высокие, по сравнению с фракцией НЛ, показатели коэффициента ненасыщенности. Это достаточно гетерогенная фракция, в которую включены мембранные системы органелл разного уровня и функционального назначения. Однако фракция ФЛ, как депонирующий орган линолевой кислоты, заслуживает внимания.

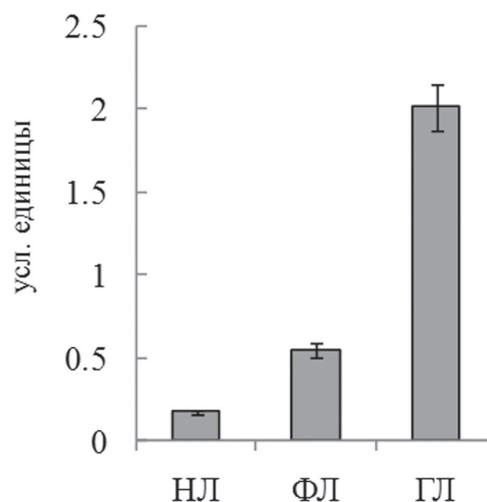


Рис. 4. Отношение α-линоленовая кислота / линолевая кислота во фракциях нейтральных (НЛ), фосфо- (ФЛ) и гликолипидов (ГЛ) в листьях *S. humifusa*

Третья группа – ГЛ, куда входят сложные липиды, в составе которых имеются молекулы углеводной группы, являются липидами мембран хлоропластов. Прежде всего следует отметить, что только в эту фракцию входят около 32 % всех ЖК исследуемого вида. Известно, что именно хлоропласты являются местом синтеза липидной фракции, и это хорошо согласуется с большим их содержанием [Schmid, Ohlrogge, 2002]. В этой фракции меньше содержание диеновых и насыщенных ЖК, но значительно больше, по сравнению с другими группами, триеновых ЖК, в том числе и линоленовой кислоты. Именно с этими значениями и связана высокая активность  $\omega^3$ -десатуразы и более высокие значения коэффициента ненасыщенности. Показано, что увеличение количества линоленовой кислоты обеспечивает не только более высокий уровень фотосинтетических процессов, но и повышение холодоустойчивости [Hugly, Somerville, 1992; Routaboul et al., 2000; Li et al., 2008], а также общей резистентности растений [Matsuda, Iba, 2005].

Фотосинтетический аппарат (ФА) растений в условиях Арктики имеет высокие функциональные показатели, что было показано при оценке потенциальной и реальной ФА арктических видов о. Врангель и о. Шпицберген [Герасименко и др., 1989; Шмакова и др., 2010]. Это подтверждается и в нашем исследовании. Выявленная высокая функциональная активность всех структур у *S. humifusa*, оцененная по липидной составляющей, связана с особенностями ее адаптации в условиях скального экотопа. Темная поверхность мата, образующаяся за счет отмерших листьев, обеспечивает локальное повышение температуры и одновременно защиту зеленых листьев от избыточного поглощения световой энергии. Подобное сочетание привело к тому, что ведущим фактором в жизнедеятельности растений оказался температурный. Именно скальные экотопы характеризуются максимальным температурным градиентом, к которому должны адаптироваться обитающие в этих условиях виды. Поддержание высокого уровня ненасыщенности именно липидных структур фотосинтетического аппарата дает возможность арктическим видам, произрастающим при круглосуточном полярном дне, даже в разных экотопических условиях за уникально короткий вегетационный период успешно проходить онтогенез и давать семенное потомство.

В работе [Zheng et al., 2011] была высказана гипотеза, согласно которой растения, произрастающие в условиях нестабильного суточного климата, имеют специальный механизм,

обеспечивающий поддержание ненасыщенности мембран на постоянном уровне при резких суточных переменах температуры от низкой к высокой и наоборот. Оказалось, что у альпийских растений (*Saussurea medusa*, *Solms-Laubachia linearifolia*, *Crucihimalaya himalaica*) в ответ на температурный градиент синтезировалось 6 классов ФЛ и два класса галактолипидов, но степень ненасыщенности общих липидов и лизофосфолипидов оставалась неизменной. Авторы высказали гипотезу, что альпийские растения (*Saussurea medusa*, *Solms-Laubachia linearifolia*) входят в группу растений, которые длительное время адаптировались к условиям среды, и эти адаптации происходили не только на уровне жизненного цикла, морфологии и физиологии, но и на биохимическом уровне. Поэтому изменения в классах липидов и отсутствие изменений в ненасыщенности ЖК в мембранных липидах при постоянных кратковременных температурных перепадах могли быть адаптацией, а не реакцией на стресс.

В пользу адаптивных изменений свидетельствуют и невысокие значения пероксидазной активности (2,2 и 1 мкмоль ТГ/мг белка при pH 5 и 7,8 соответственно) в листьях у *S. humifusa* по сравнению с другими травянистыми растениями. У растений томата активность гваякол-пероксидазы при разных температурах варьирует в диапазоне 7–16 мкмоль ТГ/мг белка, у арбуза показатель изменяется от 10 до 19 мкмоль ТГ/мг белка [Rivero et al., 2001], у красной свеклы на разных стадиях развития активность находилась в пределах 5–15 мкмоль ТГ/мг белка [Nimaeva et al., 2014], у шафрана – на уровне 10 мкмоль ТГ/мг белка [Namdjoyan et al., 2011], у картофеля в контроле и при дальнейшем охлаждении изменялась в диапазоне 15–30 мкмоль ТГ/г сырой ткани [Синькевич и др., 2009], а у отдельных сортов капусты достигала 72 мкмоль ТГ/мг белка [El-Beltagi et al., 2011]. Низкие значения активности пероксидазы у *S. humifusa* свидетельствуют о том, что не происходит чрезмерного накопления перекиси водорода, которое наблюдается в стрессовых условиях.

Кроме того, мы не обнаружили большой разницы в активности исследуемых изоформ пероксидазы, хотя для растений кислые изоформы гваякол-пероксидазы обычно намного более активны, чем слабощелочные [Прадедова и др., 2011; Никерова, Галибина, 2017]. Использование растением различных изоформ фермента может свидетельствовать о высокой приспособленности вида к условиям среды.

Вероятно, участие пероксидазы в нейтрализации перекиси становится незначительным

в связи с очень высокой каталазной активностью (366 мкмоль  $H_2O_2$ /мг белка), которая значительно превосходит таковую у травянистых растений. У растений нута активность каталазы составила 2 мкмоль  $H_2O_2$ /мг белка, у растений арабидопсиса при гипотермии 2,5 мкмоль  $H_2O_2$ /мг белка [Nazari et al., 2012], у шафрана была в пределах 15 мкмоль  $H_2O_2$ /мг белка [Namdjoyan et al., 2011], у капусты – 18 мкмоль  $H_2O_2$ /мг белка [El-Beltagi et al., 2011]. Даже при воздействии стресс-факторов (высокой освещенности и охлаждения) каталазная активность у растений табака не превысила 200 мкмоль  $H_2O_2$ /мг белка [Gechev et al., 2003]. Высокие показатели каталазной активности могут стать следствием высокой интенсивности дыхания и обменных процессов в связи с участием фермента в кислородном метаболизме. Показано, что каталаза отсутствует в анаэробных условиях и индуцируется кислородом при повышении интенсивности дыхания [Мирошниченко, 1992; Павлова и др., 2014]. Таким образом, по высоким значениям каталазной активности можно косвенно судить об интенсивной жизнедеятельности *S. humifusa*.

Было показано, что имеются существенные различия в реакции растений огурца на постоянное и кратковременное ежесуточное низкотемпературное воздействие на уровне липидной составляющей мембран [Марковская и др., 2013]. В природе реакция мембранных систем растений, которые поддерживают степень ненасыщенности мембран на постоянном уровне в широком диапазоне температур при условии их варьирования, рассматривается как стабильная адаптация к условиям среды. В литературе обсуждается вопрос о различной реакции растений на кратковременное и длительное низкотемпературное воздействие. И если в ответ на периодическое кратковременное воздействие низкой температуры растение способно увеличить устойчивость, функциональную активность и продуктивность, то при длительном многосуточном действии этой же температуры растение может замедлить развитие, повысить устойчивость и снизить жизнедеятельность [Марковская и др., 2013]. Механизмы повышения устойчивости разные. Так, на постоянное низкотемпературное воздействие в системную реакцию растительного организма включена в основном вся липидная фракция, а на кратковременное периодическое – главным образом только одна из ее составляющих – линоленовая кислота. Полученные данные на *S. humifusa* косвенно подтверждают идею существования специфического механизма реакции растения

на градиент температур в сутках, который включает в качестве составляющей и поддержание ненасыщенности липидов клеточных структур.

## Заключение

Проведенное исследование показало, что функциональная активность арктического растения *Stellaria humifusa* связана с высоким уровнем ненасыщенности липидных структур мембранной системы фотосинтетического аппарата. Это дает возможность арктическим видам, произрастающим при круглосуточном полярном дне в условиях суточной температурной нестабильности, даже в экстремальных экотопических условиях за уникально короткий вегетационный период успешно проходить онтогенез и давать семенное потомство. Подтверждением высказанной гипотезы также стали данные о нестандартной активности ферментов АОС (каталазы и возрастание доли активности пероксидазы при pH 7,8 по отношению к пероксидазе при pH 5), работа которых направлена на поддержание высоких скоростей метаболических процессов, необходимых для приспособления к изменяющимся условиям среды.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства экономического развития и торговли РФ на 2002–2016 гг.*

## Литература

- Алаудинова Е. В., Миронов П. В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2009. № 2. С. 71–76.
- Галибина Н. А., Мошкина Е. В., Никерова К. М., Мощенская Ю. Л., Знаменский С. Р. Активность пероксидазы как индикатор степени узорчатости древесины карельской березы // Лесоведение. 2016. № 4. С. 294–304.
- Герасименко Т. В., Швецова В. М. Основные итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 65–114.
- Жиров В. К., Мерзляк М. Н. Воздействие низких температур на изменение степени повреждения мембран и интенсивность пероксидации липидов у гороха, подвергнутого холодовому закаливанию // Биологические науки. 1983. № 2. С. 77–82.
- Лось Д. А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 372 с.

Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирования десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163–169.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Кратковременная гипотермия и растение / Отв. редактор Н. П. Чернобровкина. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 194 с.

Мирошниченко О. С. Биогенез, физиологическая роль и свойства каталазы // Biopolymers and Cell. 1992. Т. 8, № 6. С. 3–25. doi: 10.7124/bc.00033C

Никерова К. М., Галибина Н. А. Влияние нитратного азота на пероксидазную активность в тканях *Betula pendula* Roth var. *pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) // Сибирский лесной журнал. 2017. № 1. С. 15–24.

Никерова К. М., Галибина Н. А., Мощенская Ю. Л., Новицкая Л. Л., Подгорная М. Н., Софронова И. Н. Каталазная активность в листовом аппарате у сеянцев березы повислой разных форм (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* и var. *carelica* (Mercklin) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 11. С. 68–77. doi: 10.17076/eb460

Павлова В. А., Нефедьева Е. Э., Лысак В. И., Шайхиев И. Г. Влияние импульсного давления на некоторые биохимические процессы семян гречихи при прорастании // Вестник Казанского технологического университета. 2014. Т. 17, № 21. С. 199–203.

Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Саляев Р. К. Ферменты антиоксидантной защиты вакуолей корнеплодов столовой свеклы // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 1. С. 40–48.

Родионов В. С. Влияние низких температур на липидный обмен и фазовые переходы в мембранах // Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 37–57.

Синькевич М. С., Дерябин А. Н., Трунова Т. И. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 2. С. 161–162.

Шмакова Н. Ю., Марковская Е. Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников арктических тундр Западного Шпицбергена // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 6. С. 819–825.

Шуляковская Т. А., Ильинова М. К., Карелина Т. В. Липидный состав тканей ствола *Betula pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50, № 1. С. 94–104.

El-Beltagi H. S., Mohamed A. A., Mekki B. B. Differences in some constituents, enzymes activity and electrophoretic characterization of different rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars // Ann Univ Oradea – Fascicle Biol. Tom. 2011. Vol. 18, no. 1. P. 39–46.

Gechev T., Willekens H., Van Montagu M., Inze D., Van Camp W., Toneva V., Minkov I. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress // J. Plant Physiol. 2003. Vol. 160, no. 5. P. 509–515. doi: 10.1078/0176-1617-00753

Hugly S., Somerville C. A role for membrane lipid polyunsaturation in chloroplast biogenesis at low temperature // Plant Physiology. 1992. Vol. 99, no. 1. P. 197–202.

Korner C. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, Germany: Springer Verlag, 1999. P. 101–114.

Laskay G., Lehoczki E. Correlation between linolenic-acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley // Biochimic. Biophys. Acta. 1986. Vol. 849, no. 1. P. 77–84. doi: 10.1016/0005-2728(86)90098-8

Levitt J. Responses of plants to environmental stress. Chilling, freezing and high temperatures stresses. New York: Acad. Press, 1980. Vol. 1. P. 163–166.

Li W., Wang R., Li M., Li L., Wang C., Welti R., Wang X. Differential degradation of extraplastidic and plastidic lipids during freezing and post-freezing recovery in *Arabidopsis thaliana* // Journal of Biological Chemistry. 2008. Vol. 283, no. 1. P. 461–468. doi: 10.1074/jbc.M706692200

Lütz C., Bergweiler P., Di Piazza L., Holzinger A. Cell organelle structure and function in alpine and polar plants are influenced by growth conditions and climate. Plants in alpine regions / Eds. C. Lütz, Wien: Springer, 2012. P. 43–60.

Matsuda O., Iba K. Trienoic fatty acids and stress response in higher plants // Plant Biotechnology. 2005. Vol. 22, no. 5. P. 423–430. doi: 10.5511/plantbiotechnology.22.423

Namdjoyan S. H., Khavari-Nejad R. A., Bernard F., Nejadstari T., Shaker H. Antioxidant Defense Mechanisms in Response to Cadmium Treatments in Two Saf-flower Cultivars // Russ. J. Plant Physiol. 2011. Vol. 58, no. 3. P. 467–477. doi: 10.1134/S1021443711030149

Nazari M. R., Habibpour Mehraban F., Maali Amiri R., Zeinali Khaneghah H. Change in antioxidant responses against oxidative damage in black chickpea following cold acclimation // Russ. J. Plant Physiol. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 183–189. doi: 10.1134/S102144371201013X

Nimaeva O. D., Pradedova E. V., Salyaev R. K. Activity and isoenzyme composition of vacuolar peroxidase in the roots of red beet at different stages of development and upon changes in storage conditions // Russ. J. Plant Physiol. 2014. Vol. 61, no. 3. P. 324–331. doi: 10.1134/S1021443714030108

Rivero R. M., Ruiz J. M., Garcia P. C., López-Lefebvre L. R., Sánchez E., Romero L. Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants // Plant Sci. 2001. Vol. 160, no. 2. P. 315–321. doi: 10.1016/S0168-9452(00)00395-2

Ronning O. I. The flora of Svalbard. Norsk Polarinst. Polarhåndbok, Oslo, 1996. 184 p.

Routaboul J. H., Fischer S. F., Browse J. Trienoic fatty acids are required to maintain chloroplast function at low temperatures // Plant Physiol. 2000. Vol. 124, no. 4. P. 1697–1705. doi: 10.1104/pp.124.4.1697

Sakai A., Larcher W. Frost Survival of Plants: Response and Adaptation to Freezing Stress. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, 1987. doi: 10.1007/978-3-642-71745-1

Schmid K. M., Ohlrogge J. B. Lipid metabolism in plants / Eds. D. E. Vance, J. E. Vance. Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes. Amsterdam, the Netherlands: Elsevier, 2002. P. 93–126.

Upchurch R. G. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plant to stress // *Bio-technology Letters*. 2008. Vol. 30, no. 6. P. 967–977. doi: 10.1007/s10529-008-9639-z

Wallis J. G., Browse J. Mutants of Arabidopsis reveal many roles for membrane lipids // *Progress in Lipid Research*. 2002. Vol. 41, no. 3. P. 354–278. doi: 10.1016/S0163-7827(01)00027-3

## References

Alaudinova E. V., Mironov P. V. Lipidy meristem lesoobrazuyushchikh khvoynykh porod central'noj Sibiri v usloviyakh nizkotemperaturnoj adaptacii. 2. Osobnosti metabolizma zhirnykh kislot fosfolipidov meristem *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. [Lipids of forest-forming coniferous species meristems of the Central Siberia under low-temperature adaptation. 2. Features of fatty acids metabolism of *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. meristems phospholipids]. *Himiya rastitel'nogo syr'ya* [Chem. of Crude Plants]. 2009. No. 2. P. 71–76.

Galibina N. A., Moshkina E. V., Nikerova K. M., Moshchenskaya Yu. L., Znamenskii S. R. Aktivnost' peroksidazy kak indikator stepeni uzorchatosti drevesiny karelskoy berezy [Peroxidase activity indicates veining of the curly birch]. *Lesovedenie* [Russ. Journal of Forest Sci.]. 2016. No. 4. P. 294–304.

Gerasimenko T. V., Shvetsova V. M. Osnovnye itogi ekologo-fiziologicheskikh issledovaniy fotosinteza v Arktike [Main results of ecological and physiological research on photosynthesis in the Arctic]. *Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya fotosinteza i dykhaniya rastenii* [Ecological and Physiological Research on Photosynthesis and Respiration of Plants]. Leningrad: Nauka, 1989. P. 65–114.

Los' D. A. Desaturazy zhirnykh kislot [Fatty acid desaturases]. Moscow: Nauchnyj mir, 2014. 372 p.

Los' D. A. Struktura, regulyatsiya ehkspressii i funktsionirovaniya desaturaz zhirnykh kislot [Structure, regulation of expression and functioning of fatty acid desaturases]. *Uspekhi biologicheskoy khimii* [Biological Chemistry Rev.]. 2001. Vol. 41. P. 163–169.

Markovskaya E. F., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Kratkovremennaya gipotermiya i rastenie [Short-term hypothermia and plants]. Ed. N. P. Chernobrovkina. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2013. 194 p.

Miroshnichenko O. S. Biogenez, fiziologicheskaya rol' i svoystva katalazy [The biogenesis, physiological role, and properties of catalase]. *Biopolymers and Cell*. 1992. Vol. 8, no. 6. P. 3–25. doi: 10.7124/bc.00033C

Nikerova K. M., Galibina N. A. Vliyanie nitratnogo azota na peroksidaznuyu aktivnost' v tkanyakh *Betula pendula* Roth var. *pendula* i *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) [The influence of nitrate on peroxidase activity in tissues of the *Betula pendula* Roth var. *pendula* and *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin)]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Journal of Forest Sci.]. 2017. No. 1. P. 15–24.

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Yu. L., Novitskaya L. L., Podgornaya M. N., Sofronova I. N. Katalaznaya aktivnost' v listovom apparate

Zheng G., Tian B., Zhang F., Tao F., Li W. Plant adaptation to frequent alterations between high and low temperatures: remodeling of membrane lipids and maintenance of unsaturation levels // *Plant Cell Environ*. 2011. Vol. 34, no. 9. P. 1431–1442. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02341.x

Поступила в редакцию 25.01.2017

u seyantsev berezy povisloj raznykh form (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* i var. *carelica* (Mercklin) [Catalase activity in leaves of the silver birch seedlings of different forms (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* and var. *carelica* (Mercklin)]. *Trudy KarNTC RAN* [Trans. of KarRC of RAS]. 2016. No. 11. P. 68–77. doi: 10.17076/eb460

Pavlova V. A., Nefed'eva E. Eh., Lysak V. I., Shajhiev I. G. Vliyanie impul'snogo davleniya na nekotorye biokhimicheskie protsessy semyan grechikhi pri prorstanii [Impact of impulse pressure on some biochemical processes in germinating seeds of the buckwheat]. *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta* [Herald of Kazan Tech. Un.]. 2014. Vol. 17, no. 21. P. 199–203.

Pradedova E. V., Isheeva O. D., Salyaev R. K. Fermenty antioksidantnoi zashchity vakuolei korneplodov stolovoi svekly [Antioxidant defense enzymes in cell vacuoles of red beet roots]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. Journal of Plant Physiol.]. 2011. Vol. 58, no. 1. P. 36–44. doi: 10.1134/S1021443711010110

Rodionov V. S. Vliyanie nizkikh temperatur na lipidnyj obmen i fazovye perekhody v membranakh. Ekologo-fiziologicheskie mekhanizmy ustojchivosti rastenij k dejstviyu ekstremal'nykh temperatur [Influence of low temperatures on lipid exchange and phase transitions in membranes. Ecological and physiological mechanisms of plants resistance to extreme temperatures impact]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1978. P. 37–57.

Shmakova N. Yu., Markovskaya E. F. Fotosinteticheskie pigmenty rastenii i lishainikov arkticheskikh tundr Zapadnogo Shpitsbergena [Photosynthetic pigments of plants and lichens inhabiting Arctic tundra of West Spitsbergen]. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2010. Vol. 57, no. 6. P. 819–825.

Shulyakovskaya T. A., Il'inova M. K., Karelina T. V. Lipidnyj sostav tkanej stvola *Betula pendula* i *B. pendula* var. *carelica* (*Betulaceae*) [Lipid composition in trunk tissues of the *Betula pendula* and *B. pendula* var. *carelica* (*Betulaceae*)]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 2014. Vol. 50, no. 1. P. 94–104.

Sin'kevich M. S., Deryabin A. N., Trunova T. I. Osobennosti oksilitel'nogo stressa u rastenii kartofelya s izmenennym uglevodnym metabolizmom [Characteristics of oxidative stress in potato plants with modified carbohydrate metabolism]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. Journal of Plant Physiol.]. 2009. Vol. 56, no. 2. P. 168–174. doi: 10.1134/S1021443709020046

Zhirov V. K., Merzlyak M. N. Vozdejstvie nizkikh temperatur na izmenenie stepeni povrezhdeniya membran i intensivnost' peroksidatsii lipidov u gorokha,

podvergshegosya holodovomu zakalivaniyu [Impact of low temperatures on membranes damage degree and intensity of lipids peroxidation in peas under cold hardening]. *Biologicheskie nauki [Biological Sciences]*. 1983. No. 2. P. 77–82.

El-Beltagi H. S., Mohamed A. A., Mekki B. B. Differences in some constituents, enzymes activity and electrophoretic characterization of different rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivars. *Ann Univ Oradea – Fascicle Biol Tom*. 2011. Vol. 18, no. 1. P. 39–46.

Gechev T., Willekens H., Van Montagu M., Inze D., Van Camp W., Toneva V., Minkov I. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress. *J. Plant Physiol*. 2003. Vol. 160, no. 5. P. 509–515. doi: 10.1078/0176-1617-00753

Hugly S., Somerville C. A role for membrane lipid polyunsaturation in chloroplast biogenesis at low temperature. *Plant Physiology*. 1992. Vol. 99, no. 1. P. 197–202.

Korner C. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, Germany: Springer Verlag, 1999. P. 101–114.

Laskay G., Lehoczki E. Correlation between linolenic-acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley. *Biochimic. Biophys. Acta*. 1986. Vol. 849, no. 1. P. 77–84. doi: 10.1016/0005-2728(86)90098-8

Levitt J. Responses of plants to environmental stress. Chilling, freezing and high temperatures stress. New York: Acad. Press, 1980. Vol. 1. P. 163–166.

Li W., Wang R., Li M., Li L., Wang C., Welti R., Wang X. Differential degradation of extraplastidic and plastidic lipids during freezing and post-freezing recovery in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Biological Chemistry*. 2008. Vol. 283, no. 1. P. 461–468. doi: 10.1074/jbc.M706692200

Lütz C., Bergweiler P., Di Piazza L., Holzinger A. Cell organelle structure and function in alpine and polar plants are influenced by growth conditions and climate. *Plants in alpine regions*. Ed. C. Lütz, Wien: Springer, 2012. P. 43–60.

Matsuda O., Iba K. Trienoic fatty acids and stress responsis in higher plants. *Plant Biotechnology*. 2005. Vol. 22, no. 5. P. 423–430. doi: 10.5511/plantbiotechnology.22.423

Namdjoyan S. H., Khavari-Nejad R. A., Bernard F., Nejadstari T., Shaker H. Antioxidant Defense Mechanisms in Response to Cadmium Treatments in Two

Safflower Cultivars. *Russ. J. Plant Physiol*. 2011. Vol. 58, no. 3. P. 467–477. doi: 10.1134/S1021443711030149

Nazari M. R., Habibpour Mehraban F., Maali Amiri R., Zeinali Khaneghah H. Change in antioxidant responses against oxidative damage in black chickpea following cold acclimation. *Russ. J. Plant Physiol*. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 183–189. doi: 10.1134/S102144371201013X

Nimaeva O. D., Pradedova E. V., Salyaev R. K. Activity and isoenzyme composition of vacuolar peroxidase in the roots of red beet at different stages of development and upon changes in storage conditions. *Russ. J. Plant Physiol*. 2014. Vol. 61, no. 3. P. 324–331. doi: 10.1134/S1021443714030108

Rivero R. M., Ruiz J. M., Garcia P. C., López-Lefebvre L. R., Sánchez E., Romero L. Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Sci*. 2001. Vol. 160, no. 2. P. 315–321. doi: 10.1016/S0168-9452(00)00395-2

Ronning O. I. The flora of Svalbard. Norsk Polarinst. Polarhåndbok, Oslo, 1996. 184 p.

Routaboul J. H., Fischer S. F., Browse J. Trienoic fatty acids are required to maintain chloroplast function at low temperatures. *Plant Physiol*. 2000. Vol. 124, no. 4. P. 1697–1705. doi: 10.1104/pp.124.4.1697

Sakai A., Larcher W. Frost Survival of Plants: Response and Adaptation to Freezing Stress. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, 1987. doi: 10.1007/978-3-642-71745-1

Schmid K. M., Ohlrogge J. B. Lipid metabolism in plants. Eds. D. E. Vance, J. E. Vance. *Biochemistry of lipids, lipoproteins and membranes*. Amsterdam, the Netherlands: Elsevier, 2002. P. 93–126.

Upchurch R. G. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plant to stress. *Biotechnology Letters*. 2008. Vol. 30, no. 6. P. 967–977. doi: 10.1007/s10529-008-9639-z

Wallis J. G., Browse J. Mutants of *Arabidopsis* reveal many roles for membrane lipids. *Progress in Lipid Research*. 2002. Vol. 41, no. 3. P. 354–278. doi: 10.1016/S0163-7827(01)00027-3

Zheng G., Tian B., Zhang F., Tao F., Li W. Plant adaptation to frequent alterations between high and low temperatures: remodeling of membrane lipids and maintenance of unsaturation levels. *Plant Cell Environ*. 2011. Vol. 34, no. 9. P. 1431–1442. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02341.x

Received January 25, 2017

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Марковская Евгения Федоровна

зав. кафедрой ботаники и физиологии растений  
Института биологии, экологии и агротехнологий,  
д. б. н., проф.  
Петрозаводский государственный университет  
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: volev10@mail.ru  
тел.: (8142) 711019

## CONTRIBUTORS:

### Markovskaya, Evgeniya

Petrozavodsk State University  
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: volev10@mail.ru  
tel.: (8142) 711019

**Галибина Наталия Алексеевна**

зав. аналитической лабораторией, к. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: galibina@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

**Ильинова Мария Казимировна**

научный сотрудник аналитической лаборатории, к. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
тел.: (8142) 768160

**Никерова Ксения Михайловна**

младший научный сотрудник аналитической лаборатории  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: knikerova@yandex.ru  
тел.: (8142) 768160

**Шмакова Наталья Юрьевна**

руководитель сектора экофизиологии, д. б. н.  
Полярно-альпийский ботанический сад-институт  
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН  
ул. Ботанический сад, Кировск, Мурманская область  
Россия, 184256  
эл. почта: shmanatalya@yandex.ru  
тел.: (81531) 51436

**Galibina, Natalia**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: galibina@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 768160

**Ilyinova, Maria**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
tel.: (8142) 768160

**Nikerova, Kseniya**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: knikerova@yandex.ru  
tel.: (8142) 768160

**Shmakova, Natalia**

Polar-Alpine Botanical Garden-Institute,  
Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences  
e-mail: shmanatalya@yandex.ru  
tel.: (81531) 51436