

The Composition of Fatty Acids of *Pinus sylvestris* L. of Olkha Village Surrounding Forests

Romanova I.M.¹, Semenova N.V.¹, Zhivetev M.A.¹,
Graskova I.A.^{1,2}

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS, Irkutsk, 664033, Russia

² The Irkutsk Scientific Center of SB RAS

*E-Mail: irina170885@mail.ru

Received November 27, 2015

Palmitic, linoleic and α -linolenic acids are the major fatty acids during the study. Analyzing seasonal dynamics derived fatty acids revealed that for acids with 18 carbon atoms are characterized by virtually similar dynamics during the year in all years. Investigation of composition of fatty acids in the needles of different ages throughout the growing season revealed that in different periods of vegetation dominated by those or other fatty acids.

Key words: needles, *Pinus sylvestris* L., fatty acids

Являясь пойкилотерными организмами, растения в ходе своей эволюции выработали приспособления, основанные не на стратегии избегания, что характерно для гомойотермных организмов, а на механизмах резистентности, позволяющих растительному организму компенсировать изменения метаболизма под действием температурного фактора (Chirkova, 2002). К таким механизмам можно отнести количественное и качественное изменение мембранных липидов под действием как отрицательных, так и положительных температур (Lyons, 1973; Uoshida and Sakai, 1973, Trunova, 2007). Так, повышение концентрации ненасыщенных жирных кислот в растениях было показано уже через 15 мин воздействия закалывающей температуры 2 °C (Novitskaja *et al.*, 1990). В свою очередь образование двойных связей в жирных кислотах катализирует группа ферментов ацил-липидных десатураз, которые своим действием способствуют повышению устойчивости клеточных мембран к действию низких температур через снижение температуры их замерзания (Nishida and Murata, 1996; Los and Murata, 1998; Los and Murata, 2004).

Особенностью сибирского климата являются низкие зимние температуры, представляющие собой основной абиотический нерегулируемый сезонный стрессор (Alaudinova and Mironov, 2009). I.L. Fuxman (1999) показала, что в условиях Севера при пониженных температурах в тканях сосны обыкновенной возрастает степень

ненасыщенности жирных кислот липидов, а также усиливается синтез жирных кислот и происходит накопление липидов в тканях дерева. E.V. Alaudinova (2011) в своих исследованиях продемонстрировала существенные видовые отличия в холодовой адаптации жирнокислотного метаболизма хвойных в условиях Красноярска, причем по сравнению с лиственницей, пихтой, кедром и елью, сосна обладала более высокой способностью к адаптации к температурным условиям произрастания. С этим по-видимому и связан ее более широкий ареал на территории Сибирского региона.

Изучение динамики состава жирных кислот в течение вегетационного периода позволяет выявить, как высокие положительные и низкие отрицательные температуры влияют на мембранный комплекс липидов растительной клетки.

Поэтому целью данной работы было исследовать жирнокислотный состав в хвое сосны обыкновенной в течение года в условиях Иркутской области.

MATERIALS AND METHODS

Объектом исследований являлась хвоя первого, второго и третьего годов сосны обыкновенной, отобранная из средней части кроны. Пробы хвои отбирались ежемесячно в течение 2011–2012 гг. в окрестностях поселка «Олха», Иркутская область.

Для определения жирнокислотного состава липидов использовался модифицированный метод (Christie, 1993). Образцы для жирнокислотного

анализа (1–2гр) фиксировали и растирали в жидком азоте до получения гомогенной массы. Экстракцию липидов проводили с использованием системы растворителей хлороформ-метанол-вода (1:2:0,8 v/v/v). Для удаления хлороформа из экстракта липидов использовали роторный испаритель RVO-64 (Чехия). 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 60 °C в течение 30 мин. После охлаждения метиловые эфиры жирных кислот трижды экстрагировали гексаном. Анализ полученных метиловых эфиров жирных кислот проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973N/6890N MSD/DS Agilent Technology. Капиллярная колонка HP-INNOWAX (30мм × 250мм × 0.50 мкм), градиент температуры: от 100 °C до 150 °C со скоростью 10 °C в мин, от 150 °C до 255 °C со скоростью 3 °C в мин. Для расчета эквивалентной длины цепи использовали изократический режим, температура колонки 200 °C. Газ-носитель гелий, скорость потока газа 1 мл/мин. Масс-спектрометр - квадруполь, способ ионизации – электронный удар (EI) (энергия ионизации: 70эВ). Для идентификации метиловых эфиров жирных кислот липидов использовали значения индекса удерживания R_f (для стандартных насыщенных и ненасыщенных ЖК) и индекса ECL (эквивалентной длины цепи), а также библиотеку масс-спектров NIST05. Относительное содержание ЖК определяли в весовых процентах

от общего их содержания в исследуемом образце. В таблицах приведены данные характерного эксперимента.

RESULTS AND DISCUSSION

Жирнокислотный состав в исследуемых пробах хвои включал 31 жирную кислоту (таблицы 1–3). Длина углеродной цепи в данных кислотах варьировала от 12 до 22 атомов. Основными кислотами за весь период исследования были: пальмитиновая (C16:0), олеиновая (C18:1(n-9)), линолевая (C18:2(n-6)), α -линоленовая (C18:3(n-3)) кислоты.

Содержание лауриновой кислоты (C12:0) колеблется от 1 до 8% , при этом в хвое первого года кислота обнаружена практически во всех пробах, в то время как в хвое второго года в основном в период низких отрицательных температур, а в хвое третьего года – в период предподготовки растения к периоду покоя и период камбиальной активности клеток.

Только в августе в хвое второго года была обнаружена изо-лауриновая кислота (C12:0-i) в количестве 3%.

Динамика содержания миристиновой кислоты (C14:0) в течение всего изучаемого периода остается на уровне 1–4 % во всех пробах. Также отмечено, что в сентябре показатели содержания данной кислоты возрастают до 5,50% в пробе хвои первого года, до 5,83% – хвои второго года, 7,88% – третьего года.

Содержание пентадекановой кислоты (C15:0) не превышает 0,50% и обнаружено не во всех

пробах.

Пальмитиновая кислота (C16:0) является одной из насыщенных жирных кислот, содержание которой превышает 13%. Показатели содержания пальмитиновой кислоты в хвое 1 года в течение года остаются практически на одном уровне 13–17%, в июне происходит резкое увеличение содержания практически в 2 раза (до 30%), с таким же резким последующим уменьшением в июле (15,12%). В хвое 2 года увеличение показателей происходит в августе (с 17 до 23%), уменьшение происходит в сентябре (15,47%) на 8%. В хвое 3 года показатели более сглажены и увеличение происходит в мае всего на 4% и уменьшается в июне на 4%.

Содержание ω 5-пальмитолеиновой (C16:1(n-5)) и ω 7-пальмитолеиновой (C16:1(n-7)) кислот в исследуемых пробах составляет менее 1%.

ω 9-пальмитолеиновая кислота (C16:1(n-9)) обнаружена в пробах хвои лишь несколько раз. Встречаемость и содержание данной кислоты очень малы и составляют менее 0,30%.

C16:1(n-11) обнаружена только в пробе хвои второго года в апреле в количестве 0,74%.

ω 6-гексадекадиеновая кислота (C16:2(n-6)), как и ряд других ненасыщенных кислот ряда C16 в период изучения в пробах хвои сосны обыкновенной, обнаружена крайне редко и содержание не превышает 0,42%, что является максимумом содержания данной кислоты.

Содержание гексадекатриеновой кислоты (C16:3(n-3)) с увеличением возраста хвои сосны

обыкновенной уменьшается. Так, в хвое первого года количество кислоты выше 1% и находится в пределах 1,09–1,99%, в хвое второго года в пределах 0,66–1,64%, в хвое третьего года 0,65–1,65%.

Максимум содержания маргариновой кислоты (C17:0) для хвои первого года составляет 1,10% (июнь), для хвои второго года – 1,30% (июнь), для хвои третьего года – 1,15% (май). В пробах других месяцев количество кислоты находится в пределах 0,32–0,98%.

Содержание C17:0-а кислоты немного выше содержания маргариновой кислоты и колеблется в пределах 0,35–2,86%. Интересно, что максимум содержания для данной кислоты отличается от максимума содержания маргариновой кислоты. Для хвои первого года – 1,40% в декабре, для хвои второго года – 2,11% в апреле, для хвои третьего года – 2,86% в декабре. Максимум содержания для данной кислоты находится в более холодных месяцах, в отличие от максимума маргариновой кислоты в теплые месяцы.

Максимум содержания для стеариновой кислоты (C18:0) приходится только на летние месяцы: хвоя первого года – 7,30% (август), второго года – 3,87% (июнь), третьего – 4,30% (июль). Эти показатели в других пробах находятся в диапазоне 1,28 – 3,84%.

Олеиновая кислота (C18:1(n-9)) в пробах хвои всех трех лет имеет схожую динамику: в апреле показатели увеличиваются с 8 до 14% (1 год), с 5 до 12% (2 год), с 9 до 12% (3 год); уменьшение

показателей происходит в июне с 11 до 7% (1 год), с 10 до 9% (2 год), с 11 до 9% (3 год). В осенний период подготовки растения к глубокому покою и в зимний период вынужденного покоя количество данной кислоты находится в пределах, близких к минимальным (4–9%).

Содержание цис-вакценовой кислоты (C18:1(n-7)) не превышает 2%. Показатели содержания линолевой кислоты C18:2(n-6) находятся в пределах 13,73–22,34%. В хвое 1 года содержание кислоты возрастает на 2% в апреле (до 20%), в июне резко уменьшается на 8% (и составляет 14%), с максимумом содержания в мае (22%). В хвое 2 года увеличение содержания отмечается в марте, уменьшение – в мае (на 2%), с максимумом содержания в марте (19%). В хвое 3 года увеличение происходит в июне (19%) на 4%, в августе – уменьшение (14%) на 4%, с максимумом в январе (21%).

В исследуемых образцах хвои такс-олеиновая C18:2(5.9) также обнаружена в минимальных количествах и показатели ее содержания не превышают 0,52%.

Содержание пиноленовой кислоты (C18:3(5.9.12)) находится в пределах от 4, 31 до 8,90%, при этом более высокое процентное содержание пиноленовой кислоты наблюдается в холодное время года.

Содержание α -линоленовой кислоты (C18:3(n-3)) различается по годам. В хвое 1 года содержание кислоты находится в пределах 16–26% (максимум в июле). В хвое 2 года ее

содержание варьирует в пределах 21 ... 30% (максимум в августе). В хвое 3 года содержание α -линоленовой кислоты колеблется от 21 до 28% (максимум в мае).

В холодное время года содержание Δ 5-октадекатетраеновой кислоты (C18:4(5.9.12.15)) чуть выше, чем в период положительных температур и составляет 3%.

Показатели жирных кислот C20 ряда, в отличие от кислот C18 ряда, в изучаемых пробах не достигают 7%.

Содержание арахидиновой кислоты (C20:0) составляет менее 2,85%

Содержание, как и обнаруживаемость, ω 9-эйкозеновой кислоты (C20:1(n-9)) с увеличением возраста хвои уменьшается. В пробах хвои первого года данная кислота была обнаружена практически в 55% проб и ее содержание находилось в пределах 0,33–0, 51%, в хвое второго года – примерно в 36% проб при содержании не более 0,30% , в хвое третьего года – в 27% проб, максимум содержания составил 0,26%.

Среди кислот C20 ряда содержание скиадоновой кислоты (C20:3(5.11.14)) находится в пределах 3,49–6,57%.

Дигомо-пиноленовая кислота (C20:3(7.11.14)) обнаружена в 72% проб, в которых ее содержание не превышает 2,03%.

Как и дигомо-пиноленовая кислота, эйкозатриеновая кислота (C20:3(11.14.17)) обнаружена в 54% проб хвои всех лет. при этом данная кислота не обнаружена в июле и августе.

Table 1. Жирные кислоты, обнаруженные в тканях хвои первого года сосны обыкновенной, %

Жирные кислоты	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
C12:0	-	1,56	3,21	5,43	3,40	-	3,02	7,40	5,14	0,49	8,46
C14:0	3,62	2,80	3,09	4,62	2,28	2,88	2,31	3,50	4,12	3,34	5,50
C15:0	0,14	-	-	-	-	0,36	-	-	-	-	-
C16:0	14,19	15,82	16,10	16,49	17,33	16,71	13,52	30,56	15,12	16,20	17,97
C16:1(n-5)	-	0,33	-	-	-	0,39	0,34	-	-	0,64	0,69
C16:1(n-7)	0,55	0,40	0,32	-	-	0,51	0,44	-	-	-	-
C16:1(n-9)	-	-	0,23	-	-	-	-	-	-	-	-
C16:2(n-6)	-	0,42	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C17:0-a	-	1,40	1,21	0,90	0,59	-	0,50	1,15	0,81	-	0,95
C17:0	-	0,32	-	-	0,35	0,55	0,33	1,10	-	0,50	-
C16:3(n-3)	1,99	1,24	1,04	1,09	1,09	-	1,49	-	1,45	1,54	-
C18:0	2,51	1,57	1,29	1,42	2,40	2,65	1,77	3,48	1,99	7,30	3,11
C18:1(n-9)	10,13	7,88	9,25	7,25	8,74	14,26	18,40	10,30	9,71	6,43	8,56
C18:1(n-7)	-	0,84	0,81	0,54	0,79	-	0,61	0,42	-	-	-
C18:2(n-6)	20,28	18,46	20,32	18,14	18,83	20,77	22,34	14,87	19,40	16,05	21,79
C18:2(5,9)	-	0,38	0,30	-	-	0,45	-	-	-	-	-
C18:3(5,9,12)	8,66	8,83	8,48	8,77	7,63	8,56	6,47	5,26	6,98	6,16	7,18
C18:3(n-3)	20,49	18,96	17,20	20,53	20,99	17,80	15,99	16,37	26,67	24,73	23,70
C18:4(5,9,12,15)	3,09	3,40	3,48	3,69	2,70	3,18	2,61	1,21	2,37	3,07	2,12
C20:0	1,41	1,87	1,09	2,68	2,12	1,43	0,89	1,18	0,73	1,44	-
C20:1(n-9)	0,37	0,33	0,37	-	0,33	0,51	0,43	-	-	-	-
C20:2(n-9)	1,70	1,60	1,53	-	-	1,96	1,45	-	-	0,89	-
C20:3(5,11,14)	5,41	6,27	6,02	4,63	3,94	4,16	3,49	-	4,40	6,57	-
C20:3(7,11,14)	1,70	1,56	1,51	1,68	1,25	1,67	0,79	-	-	2,03	-
C20:3(11,14,17)	0,45	0,55	0,45	-	0,59	0,54	0,37	-	-	-	-
C20:4(5,11,14,17)	0,85	0,83	0,63	-	0,92	0,65	0,58	-	-	0,90	-
C20:4(5,8,11,14)	0,26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C22:0	2,20	2,38	2,09	2,15	3,72	-	1,88	3,23	1,12	1,73	-

Table 2. Жирные кислоты, обнаруженные в тканях хвой второго года сосны обыкновенной, %

Жирные кислоты	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
C12:0	5,22	6,03	2,02	3,64	-	-	-	-	2,11	-	4,50
C12:0-i	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,00	-
C14:0	4,50	5,01	2,94	3,21	2,42	3,88	1,60	4,45	3,99	-	5,83
C15:0	0,27	-	-	-	-	-	0,17	0,49	-	-	-
C16:0	14,54	18,91	15,73	17,04	15,37	14,14	16,90	15,16	17,33	23,91	15,47
C16:1(n-5)	-	-	0,38	-	0,30	0,48	0,74	-	-	-	0,32
C16:1(n-7)	-	-	0,38	-	0,34	-	0,38	-	0,18	-	0,15
C16:1(n-9)	-	-	-	-	-	0,23	0,23	-	-	-	0,17
C16:1(n-11)	-	-	-	-	-	0,74	-	-	-	-	-
C16:2(n-6)	0,20	-	-	-	0,33	0,19	0,14	-	-	-	-
C17:0-a	-	1,29	1,06	0,35	0,88	2,11	0,65	-	0,85	-	0,82
C17:0	-	-	0,51	-	0,44	0,51	0,39	1,30	0,37	-	0,66
C16:3(n-3)	0,66	1,08	1,11	1,51	0,93	1,06	1,64	-	1,30	-	1,28
C18:0	2,98	2,61	1,41	1,91	1,28	1,93	1,80	3,87	3,11	3,84	1,95
C18:1(n-9)	10,78	5,79	7,77	4,82	9,60	12,87	12,93	11,53	7,08	5,88	5,02
C18:1(n-7)	0,46	-	-	0,92	1,12	-	0,61	-	0,66	-	0,65
C18:2(n-6)	19,57	13,73	18,61	17,31	19,85	19,11	17,26	18,25	18,33	14,68	16,49
C18:2(5,9)	-	0,33	0,34	-	-	-	0,33	-	0,38	-	0,52
C18:3(5,9,12)	8,90	7,00	8,48	8,16	8,47	7,57	5,09	4,89	6,73	4,31	5,28
C18:3(n-3)	16,00	21,65	24,13	28,96	21,56	20,75	23,81	27,72	23,79	30,82	25,94
C18:4(5,9,12,15)	2,92	3,77	3,57	3,49	3,25	3,60	5,77	2,48	2,48	2,83	3,06
C20:0	1,96	1,05	1,21	1,28	1,21	1,11	0,72	1,24	1,60	2,43	1,05
C20:1(n-9)	0,30	-	-	-	0,24	0,30	0,28	-	-	-	-
C20:2(n-9)	1,33	1,47	1,27	-	-	1,51	0,50	0,76	0,61	-	0,60
C20:3(5,11,14)	5,70	6,54	6,54	4,78	6,82	4,69	4,85	3,80	5,49	6,51	5,98
C20:3(7,11,14)	1,21	2,01	-	-	1,29	1,38	0,79	1,09	1,34	-	0,99
C20:3(11,14,17)	0,29	-	-	-	0,39	0,54	0,35	0,48	-	-	0,47
C20:4(5,11,14,17)	0,74	-	1,05	-	1,15	0,96	1,01	0,97	0,86	-	0,93
C20:4(5,8,11,14)	-	-	-	-	-	0,33	-	-	-	-	-
C22:0	1,49	1,74	1,49	2,63	2,78	-	1,07	1,53	1,41	1,80	1,88

Table 3. Жирные кислоты, обнаруженные в тканях хвои третьего года сосны обыкновенной, %

Жирные кислоты	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
C12:0	-	-	-	3,87	-	2,61	-	-	2,91	2,73	6,15
C14:0	4,06	3,61	3,46	3,46	2,54	2,21	-	2,79	4,08	7,36	7,88
C15:0	0,21	-	0,20	-	-	-	0,38	-	-	-	-
C16:0	15,19	14,93	13,75	17,96	18,75	16,57	19,75	15,88	15,10	17,17	17,24
C16:1(n-5)	-	-	0,27	-	0,60	0,42	-	0,46	-	-	-
C16:1(n-7)	0,31	-	0,38	-	0,65	-	-	0,29	-	-	0,36
C16:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	0,30	-	-	-
C16:2(n-6)	-	-	-	-	-	-	-	0,13	-	-	-
C17:0-a	-	2,86	1,19	0,81	1,07	-	1,06	1,92	-	0,52	1,85
C17:0	0,79	0,82	0,42	0,71	0,89	-	1,15	0,34	-	0,88	0,98
C16:3(n-3)	-	1,04	0,77	1,36	1,49	0,65	1,26	0,76	-	1,65	1,12
C18:0	3,27	2,23	1,52	3,06	1,67	2,61	3,47	1,99	4,30	2,40	3,04
C18:1(n-9)	6,73	6,98	9,31	5,53	5,21	12,15	12,34	11,92	9,50	5,68	5,15
C18:1(n-7)	-	0,71	-	-	0,97	0,75	-	0,61	-	0,45	0,76
C18:2(n-6)	17,72	16,69	21,24	16,88	16,25	17,64	15,47	19,65	18,98	14,88	15,83
C18:2(5,9)	-	-	0,37	-	-	-	-	0,38	-	-	-
C18:3(5,9,12)	7,72	8,08	8,54	7,90	7,23	6,52	4,48	5,89	8,24	6,25	6,39
C18:3(n-3)	27,34	21,53	22,72	27,93	28,26	22,54	28,28	21,25	23,83	24,92	22,96
C18:4(5,9,12,15)	3,01	3,53	3,97	3,47	-	3,75	3,11	3,06	2,83	3,16	2,50
C20:0	1,16	2,08	0,90	1,50	1,55	1,19	1,16	0,91	2,85	1,41	1,39
C20:1(n-9)	-	0,22	-	-	-	0,21	-	0,26	-	-	-
C20:2(n-9)	1,53	1,62	1,04	-	-	-	0,95	1,15	-	0,94	-
C20:3(5,11,14)	5,52	5,70	6,03	3,80	6,42	4,36	2,58	5,51	4,53	5,51	4,03
C20:3(7,11,14)	1,27	1,43	1,45	-	1,35	1,32	0,48	1,02	-	1,19	-
C20:3(11,14,17)	0,54	0,43	-	-	0,55	0,57	0,71	0,37	-	-	-
C20:4(5,11,14,17)	1,22	1,05	1,10	-	1,12	1,15	1,03	1,67	-	0,98	-
C20:4(5,8,11,14)	0,21	-	-	-	-	-	0,35	-	-	-	-
C22:0	2,19	4,48	1,39	1,77	3,46	2,79	2,02	1,50	2,84	1,93	2,39

Содержание юнипероновой кислоты (C20:4(5.11.14.17)) с возрастом хвои увеличивается: в хвое первого года ее содержание достигает 1% (0,58... 0,92%), в то время как в пробах хвои второго года, в основном, оно находится в пределах 0,74–1,15%. Содержание данной кислоты в хвое третьего года уже выше 1% и составляет 0,98–1,67%.

Содержание бегеновой кислоты (C22:0) находится в пределах 1,07–4,48%. Максимум содержания в пробах хвои первого и второго года обнаружен в марте и составляет 3,72% и 2,78% соответственно. В хвое третьего года – в декабре и составляет 4,48%.

CONCLUSIONS

Основными жирными кислотами в период исследования были пальмитиновая, линолевая и линоленовая кислоты.

Анализируя сезонную динамику полученных жирных кислот, было выявлено, что для кислот C18 ряда характерна практически схожая динамика в течение года в пробах всех лет.

Исследование жирнокислотного состава в хвое разного возраста в течение всего вегетационного периода позволило установить, что в разные периоды вегетации преобладают те или иные жирные кислоты.

ACKNOWLEDGMENT

Работа выполнена при поддержке Интеграционной программы «Фундаментальные исследования и прорывные технологии как основа

опережающего развития Байкальского региона и его межрегиональных связей».

REFERENCES

- Alaudinova E.V. (2011) *Ekologicheskie osobennosti nizkotemperaturnoi adaptatsii lesoobrazujushchih hvoinyh vidov Sibiri: strukturno-himicheskie izmenenija meristem pochek. Avtoref. na soisk. uct. st. dokt. biol. nauk po spets. ekologija (biologija).* Krasnojarsk. (in Russian).
- Alaudinova E.V. and Mironov P.V. (2009) Lipidy meristem lesoobrazujushchih hvoinyh porod tsentralnoi Sibiri v uslovijah nizkotemperaturnoi adaptatsii. 1. Harakteristika sostava zhirnyh kislot fosfolipidov zimujushchih meristem *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. *Himija rastitelnogo syrja*, **2**, 65-70. (in Russian).
- Chirkova T.V. (2002) *Fiziologicheskije osnovy ystoichivosti rastenii: Uchebnoe posobie studentov biologicheskikh fakultetov vuzov.* SPb.: SPbGU, 244 s. (in Russian).
- Christie W.W. (1993) Preparation of lipid extracts tissues. In: *Advances in lipid methodology – Two*, W.W. Christie (ed.) Oily Press: Dundee, Scotland, 195-213.
- Fuxman I.L. (1990) Vlijaniye prirodnyh i antropogennyh faktorov na metabolizm veshchestv vtorichnogo proishozhdenija u drevesnyh rastenii. *Avtoref. na soisk. uct. st. dokt. biol. nauk po spets. ekologija.* SPb. (in Russian).

- Russian).
- Los D.A., Murata N. (1998) Structure and expression of fatty acid desaturases. *Biochim. Biophys. Acta*, **1394**, 3-15.
- Los D.A., Murata N. (2004) Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals. *Biochim. Biophys. Acta*, **1666**, 142-157.
- Lyons S.M. (1973) Chilling injury in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **24**, 445-466.
- Nishida I., Murata N. (1996) Chilling sensitivity in plants and cyanobacteria: The crucial contribution of membrane lipid. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **47**, 541-568.
- Novitskaja G.V., Salnikova E.B., Suvorova T.A. (1990) Izmenenije nenasyshchennosti zhirnyh kislot lipidov rastenii ozimoi i jarovoi pshenicy v protsesse zakalivanija. *Fiziologija i biohimija kulturnyh rastenii*, **22**, 257-264. (in Russian).
- Trunova T.I. (2007). Rastenije i nizektemperaturnyi stress. M. Nauka, 54 s. (in Russian).
- Uoshida S., Sakai A. (1973) Phospholipid changes associated with the cold hardiness of cortical cells from poplar stem. *Plant and Cell Physiol.*, **14**, 353.