

**Министерство образования и науки РФ**

**Федеральное государственное автономное образовательное  
учреждение высшего образования  
«КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**ИНСТИТУТ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ МЕДИЦИНЫ И БИОЛОГИИ**

**КАФЕДРА БОТАНИКИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**  
Направление: 06.03.01 - Биология

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА**

**ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ И РЕДОКС-СТАТУС ПРОРОСТКОВ  
ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕССА**

**Работа завершена:**

«\_\_» \_ 2016 г. \_\_\_\_\_ (А.В. Белкина)

**Работа допущена к защите:**

Научный руководитель:

к.б.н., с.н.с.

«\_\_» \_ 2016 г. \_\_\_\_\_ (Ю.Н. Валитова)

Заведующий лабораторией

Окислительно - восстановительного  
метаболизма КИББ КазНЦ РАН, д.б.н.

«\_\_» \_ 2016 \_\_\_\_\_ (Ф.В. Минибаева)

Заведующий кафедрой

д.б.н., доцент

«\_\_» \_ 2016. \_\_\_\_\_ (О.А. Тимофеева)

Казань – 2016

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ</b> .....	<b>4</b>
<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	<b>5</b>
<b>1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.1 Биологическая мембрана .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.2 Фосфолипиды.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.3 Сфинголипиды .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.4 Стерины .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.5 Биосинтез стеринов.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.6 Ингибиторы стеринового биосинтеза. Фенгексамид .	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.7 Влияние низких температур на липидный состав растений .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.8 Взаимосвязь низкотемпературного стресса с другими типами стресса - обезвоживанием и окислительным стрессом.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.9 Низкотемпературный стресс и перекисное окисление липидов.	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
<b>ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ</b> .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
<b>2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ</b> ...	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.1 Объект исследования.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.2 Методы исследования .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.2.1 Экстракция липидов из растительного материала ..	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.2.2 Высокоэффективная тонкослойная хроматография и количественный анализ фосфо- и сфинголипидного состава проростков методом денситометрии.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.2.3 Анализ стеринового состава корней и листьев проростков пшеницы методами тонкослойной хроматографии и массспектрометрии.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>

- 2.2.4 Определение интенсивности ПОЛ **Ошибка! Закладка не определена.**
- 2.2.5 Определение содержания  $H_2O_2$ ..... **Ошибка! Закладка не определена.**
- 2.2.6 Манометрический метод Варбурга**Ошибка! Закладка не определена.**
- 2.2.7 Статистическая обработка результатов .....**Ошибка! Закладка не определена.**

### **3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....** Ошибка! Закладка не определена.

- 3.1 Стериновый состав корней и листьев проростков пшеницы в условиях низкотемпературного стресса на фоне ингибирования биосинтеза стерина фунгицидом фенгексамидом..... **Ошибка! Закладка не определена.**
- 3.2 Содержание гликолипидов и фосфолипидов в корнях и листьях проростков пшеницы при действии низких положительных температур и ингибировании биосинтеза стерина..... **Ошибка! Закладка не определена.**
- 3.3 Изменение уровня перекисного окисления липидов, образования АФК и потребления кислорода в клетках корней пшеницы в условиях низкотемпературного стресса и на фоне действия ингибитора биосинтеза стерина фенгексамида ..... **Ошибка! Закладка не определена.**

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....** Ошибка! Закладка не определена.

### **ВЫВОДЫ.....** 8

### **СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ .....** 9

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ГЛ – гликолипид;

ГлЦер – гликоцерамид;

ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерид;

ДФГ – дифенилгуанидин;

ЖК – жирная кислота;

МГДГ – моногалактозилдиацилглицерид;

МДА – малоновый диальдегид;

ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты;

ПОЛ – перекисное окисление липидов;

ТСХ – тонкослойная хроматография;

Фг – фенгексамид;

ФГ – фосфатидилглицерин;

ФК – фосфатидная кислота;

ФЛ – фосфолипид;

ФИ – фосфотидилинозитол;

ФС – фосфотидилсерин;

ФХ – фосфотидихолин;

ФЭ – фосфотидилэтанамин

## ВВЕДЕНИЕ

Неблагоприятная температура является одним из распространенных стрессовых факторов, действию которых подвергается растение в природе. Липиды составляют основу мембран, в которых проходят различные биохимические и биофизические процессы. При стрессовом воздействии окружающей среды на растение - охлаждении (замораживании), его мембраны выступают в роли своеобразной мишени, которые принимают удар на себя, и зачастую, это приводит к их повреждению и нарушению деятельности растительной клетки в целом. Температурные границы существования организма в значительной степени обусловлены стабильностью липидных компонентов клеточных мембран.

Низкотемпературный стресс значительно изменяет липидный состав мембраны, в том числе степень ненасыщенности фосфо- и гликолипидов и относительное соотношение стерина, цереброзидов и ФЛ. Изменение соотношения стерина/ГлЦер и стерина/ФЛ может влиять на функционирование мембран. В условиях стресса важным для обеспечения функциональной активности мембран является поддержание соотношения стерина с другими мембранными липидами. Несмотря на то, что стерин является стабилизирующими компонентами мембран и могут влиять на их состояние при стрессе, информация о роли стерина в холодоустойчивости растений крайне ограничена. В основном, это данные о количественных изменениях общего содержания стерина, а не их молекулярных форм.

Многочисленные исследования, проведенные к настоящему времени, не оставляют сомнения в том, что в стрессовых условиях в организме возникают повреждения, связанные с окислительными процессами. Повреждения холодочувствительных растений могут быть сопряжены с активацией ингибитора каталазы, в результате чего в тканях накапливается  $H_2O_2$  [Patterson *et al.*, 1984]. Активация реакций ПОЛ наблюдается при

стрессах различной природы: интоксикации O<sub>3</sub>, SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub>, ионизирующей и УФ радиации, авитаминозах, гипер- и гипотермии, гипероксии и гипоксии, засолении, водном дефиците.

Несмотря на имеющуюся в литературе информацию о роли стеринов и их производных в жизнедеятельности растений, молекулярные механизмы вовлечения стеринов в стрессовые ответы растений остаются малоизученными. В частности, в настоящее время острым вопросом является выявление вклада ключевых ферментов биосинтеза растительных стеринов в изменение соотношения различных видов стеринов в условиях стресса.

В связи с вышесказанным является актуальным изучение изменений стеринового компонента и его соотношений с другими липидами растений в условиях стресса, в частности при действии низких положительных температур.

**Целью** настоящего исследования явилось изучение липидного состава и редокс-статуса интактных проростков пшеницы *Triticum aestivum* L. в условиях низкотемпературного стресса и ингибирования биосинтеза стеринов.

Были поставлены следующие **задачи**:

1. Провести анализ стеринового состава корней и листьев проростков пшеницы в условиях низкотемпературного стресса на фоне ингибирования биосинтеза стеринов фунгицидом фенгексамидом.
2. Изучить изменение профиля фосфолипидов и гликолипидов в корнях и листьях проростков пшеницы при действии низких положительных температур и ингибировании биосинтеза стеринов.
3. Оценить уровень перекисного окисления липидов и образования АФК в клетках корней пшеницы в условиях низкотемпературного стресса и на фоне действия ингибитора биосинтеза стеринов фенгексамида

4. Исследовать влияние низких положительных температур на дыхательную активность корней пшеницы на фоне действия ингибитора биосинтеза стероидов фенгексамида.

## ВЫВОДЫ

- 1) Показано, что при действии низкой положительной температуры происходит увеличение общего содержания стерина в проростках пшеницы, в основном за счет увеличения содержания  $\beta$ -ситостерина. Холодовая обработка проростков на фоне ингибирования биосинтеза стерина фенгексамидом не вызывала изменений стеринового состава.
- 2) Обнаружено, что при действии низкой положительной температуры происходит снижение содержания основных гликолипидов и фосфолипидов в проростках пшеницы. Выдерживание в холоде предварительно обработанных фенгексамидом проростков пшеницы приводило к еще большему уменьшению содержания гликолипидов в корнях и листьях проростков и заметным разнонаправленным изменениям в фосфолипидном составе листьев.
- 3) Выявлено, что при действии холода на корни проростков пшеницы наблюдалась тенденция к увеличению содержания перекиси в клетках корней и небольшому усилению перекисного окисления липидов. Помещение проростков в холод после предобработки фенгексамидом также приводило к увеличению содержания перекиси и к более значительному усилению перекисного окисления липидов.
- 4) Показано, что при действии низкой положительной температуры происходила значительная стимуляция потребления кислорода корнями пшеницы, возможно обусловленная усилением редокс-процессов в клетках корней.



## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. **Анисимов, А.А.** Основы биохимии [Текст] / А.А. Анисомов, А.Н. Леонтьева, И.Ф. Александрова, М.С. Каманина, Л.М. Бронштейн. – М.: Изд-во Высшая школа, 1986. – 551 с. – О-75.
2. **Барабой, В.А.** Механизмы стресса и перекисное окисление липидов [Текст] / В.А. Барабой // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 111, №. 6 – С. 66 – 78.
3. **Барабой, В.А.** Перекисное окисление и стресс [Текст] / В.А. Барабой, И.И. Брехман, В.Г. Голотин, Ю.Б. Кудряшов. - СПб.: Наука, 1992. – 148 с.
4. **Белоус, А.М.** Структурные изменения биологических мембран при охлаждении [Текст] / А.М. Белоус, В.А. Бондаренко. - Киев: Наук. думка, 1982. - 255 с.
5. **Бурлакова, Е.Б.** Перекисное окисление липидов мембран и природные антиоксиданты [Текст] / Е.Б. Бурлакова, Н.Г. Храпова // Успехи химии. – 1985. - Т. 54, №. 9. - С. 1540 – 1558.
6. **Владимиров, Ю. А.** Перекисное окисление липидов в растительных мембранах [Текст] / Ю. А. Владимиров, А.И. Арчаков. - М.: Наука, 1972. – 252 с.
7. **Геннис, Р.** Биомембраны. Молекулярная структура и функции [Текст] : [пер. с англ] / Р. Геннис. – М.: Мир, 1997. – 357 с.
8. **Дёмин, И.Н.** Введение гена *desA*  $\Delta$ 12-ацил-липидной десатуразы цианобактерии повышает устойчивость картофеля к окислительному стрессу, индуцированному паракватом [Текст] / И.Н. Дёмин, Н.В. Нарайкина, В.Д. Цыденданбаев, И.Е. Мошков, Т.И. Трунова // Физиология растений. - 2011. - Т. 58. - С. 574–581.

9. **Дроздов, С.Н.** Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам [Текст] / С.Н. Дроздов, З.Ф. Сычева, Н.П. Будыкина, В.К. Курец. - Л.: Наука, 1977. - 227 с.
10. **Жиров, В.К.** Перекисное окисление мембранных липидов холодоустойчивых растений при повреждении отрицательными температурами [Текст] / В.К. Жиров, М.Н. Мерзляк, Л.В. Кузнецов // Физиология растений. – 1982. – Т. 29, № 6. – С. 1045 – 1053.
11. **Левитт, Д.Ж.** Холодоустойчивость растений. Повреждение и выживание после замораживания и связь с другими повреждающими воздействиями [Текст] : [пер. с англ] / Д.Ж. Левитт – Москва: Колос, 1983. - С. 227.
12. **Лось, Д.А.** Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений [Текст] / Д.А. Лось // Вестн. РАН. - 2005. - Т. 75. - С. 338–345.
13. **Лукаткин, А.С.** Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс [Текст] / А.С. Лукаткин. - Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 2002. - 208 с - ISBN 5-7103-0813-7.
14. **Макаренко, С.П.** Влияние низких температур на жирнокислотный состав контрастных по холодоустойчивости видов злаков [Текст] / С.П. Макаренко, Л.В. Дударева, А.И. Катышев, Т.А. Коненкина, А.В. Назарова, Е.Г. Рудиковская, Н.А. Соколова, В.В. Черникова, Ю.М. Константинов // Биологические мембраны. – 2010. – Т. 27(6). – С. 482–488.
15. **Новицкая, Г.В.** Липидный состав листьев в связи с холодостойкостью растений томатов [Текст] / Г.В. Новицкая, Т.А. Суворова, Т.И Трунова // Физиология растений. - 2000. - Т. 47. - С. 829-835.
16. **Пасешниченко, В.А.** Итоги науки и техники. Биосинтез и биологическая активность растительных терпеноидов и стероидов [Текст] / В.А. Пасешниченко. – М.: ВИНТИ, 1987. – 127 с.
17. **Попов, С.Я.** Основы химической защиты растений: учебники и учебные пособия для высших учебных заведений [Текст] / С.Я. Попов, Л.А.

Дорожкина, В.А. Калинин. – под ред. проф. С.Я. Попова. – М.: Арт-Лион, 2003. – 208 с.

18. **Попов, В.Н.** Влияние трансформации табака геном  $\Delta 9$ -ацил-липидной десатуразы из *Synechococcus vulcanus* на устойчивость растений к низкой температуре [Текст] / В.Н. Попов, И.В. Орлова, Н.В. Кипайкина, Т.С. Серебрянская, Н.В. Меркулова, А.М. Носов, Т.И. Трунова, В.Д. Цыдендамбаев, Д.А. Лось // Физиология растений. - 2005. - Т. 52. - С. 747-750.

19. **Попов, В.Н.** Перекисное окисление липидов при низкотемпературной адаптации листьев и корней теплолюбивых растений табака [Текст] / В.Н. Попов, О.В. Антипина, Т.И. Трунова // Физиология растений. - 2010. - Т. 57. - С. 153-156.

20. **Рис, Э.** Введение в молекулярную биологию. От клеток к атомам [Текст] : [пер. с англ] / Э. Рис, М. Стернберг. – М.: Мир, 2002. – 142с. – Перевод изд: From cells to atoms an illustrated introduction to molecular biology / Anthony R. Rees, Michael J. E. Sternberg. – London : by Blackwell Scientific Publications, 1984.

21. **Северин, Е.С.** Биохимия [Текст] / Т.Л. Алейникова, Л.В. Авдеева, Л.Е. Андрианова, Н.Н. Белушкина, Н.П. Волкова с соавт. – М.: Изд-во ГЭОТАР-МЕД, 2004. – 779 с.– ISBN 5-9231-0390-7.

22. **Семихатова, О.А.** Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений [Текст] / О.А. Семихатова, М.В. Чулановская – Москва: Наука, 1965. – 168 с.

23. **Семихатова, О.А.** Дыхание поддержания и адаптация растений [Текст] / О.А. Семихатова // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 2. – С. 312-319.

24. **Сулкарнаева, А.Г.** стрессиндуцированные изменения мембранных стероидов в корнях пшеницы [Текст] / А. Г. Сулкарнаева, Ю. Н. Валитова, Ф. К. Мухитова, Ф. В. Минибаева // Доклады академии наук. – 2014. – Т. 455, № 2. - С. 229–231.

25. **Тарчевский, И.А.** Метаболизм растений при стрессе [Текст] / И.А. Тарчевский - Казань: ФЭН, 2001. - 448 с. - ISBN 5-7544-0164-7.
26. **Трунова, Т.И.** Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение [Текст] / Т.И. Трунова - М.: Наука, 2007. - 54 с.
27. **Anderson, M.D.** Differential gene expression in chilling-acclimated maize seedlings and evidence for the involvement of abscisic acid in chilling tolerance [Text] / M.D. Anderson, T.K. Prasad, B.A. Marlin, C.R. Stewart // Plant Physiol. – 1994. – V. 105. – P. 331 – 339.
28. **Andreoli, T.E.** The Interaction of Polyene Antibiotics with Thin Lipid Membranes [Text] / T.E. Andreoli, M. Monahan // J Gen Physiol. – 1968. – V. 52, N.2. – P. 300–325.
29. **Badea, C.** The Effect of Low Temperature on Metabolism of Membrane Lipids in Plants and Associated Gene Expression [Text] / C. Badea and S.K. Basu // Plant Omics. - 2009. - V. 2. - P. 78-84.
30. **Bhat, R.A.** Lipid rafts in plants [Text] / R.A. Bhat, R. Panstruga // Planta – 2005. – V. 223. – P. 5–19.
31. **Benveniste, P.** Sterol Biosynthesis [Text] / P. Benveniste // Annu. Rev. Plant. Physiol. – 1986. – V. 37. – P. 275 – 308.
32. **Benveniste, P.** Target sites of sterol biosynthesis inhibitors in plants [Text]/ P. Benveniste, A. Rahier // Ed. Koller W.D. – London: CRC Press, 1992. – P. 207 – 226.
33. **Benveniste, P.** Biosynthesis and accumulation of sterols [Text] / P. Benveniste // Annu Rev Plant Biol. – 2004. – V. 55. – P. 429–457.
34. **Bessueille, L.** Plasma membrane microdomains from hybrid aspen cells are involved in cell wall polysaccharide biosynthesis [Text] / L. Bessueille, N. Sindt, M. Guichardant , S. Djerbi, T. T. Tecri, V.Bulone // Biochem. – 2009. - V. 420. - P. 93-103.
35. **Bohn, M.** Plasma membrane lipid alterations induced by cold acclimation and abscisic acid treatment of winter wheat seedlings differing in frost

resistance [Text] / M. Bohn, S. Lüthje, P. Sperling, E. Heinz, K. Dörffling // J Plant Physiol. – 2007. – V. 164(2). – P. 146–156.

36. **Bohnert, H.** Plant stress adaptations - making metabolism move [Text] / H. Bohnert, E. Sheveleva // Plant Biologi. – 1998. – V.1. – P. 267 –274.

37. **Boutte, Y** Cellular processes relying on sterol function in plants [Text] / Y. Boutte, M. Grebe // Current Opinion in Plant Biology. – 2009. – V. 12. – P.705–713.

38. **Bretscher, M.S.** Cholesterol and the Golgi apparatus [Text] / M.S. Bretscher, S. Munro // Science. – 1993. – V. 261. – P. 1280–1281.

39. **Brown, R. E.** Sphingolipid organization in biomembranes: what physical studies of model membranes reveal [Text] / R. E. Brown // J. Cell Sci. – 1998. - V. 111. - P. 1-9.

40. **Byun, Y.J.** Comparative analysis of gene expression under cold acclimation, deacclimation and reacclimation in Arabidopsis [Text] / Y.J. Byun, M.Y. Koo, H.J. Joo, Y.M. Ha-Lee, D.H. Lee // Physiol Plant. – 2014. – V. 152(2). – P. 256–274.

41. **Campos, P.S.** Electrolyte Leakage and Lipid Degradation Account for Cold Sensitivity in Leaves of Coffea sp. Plants [Text] / P.S. Campos, V. Quartin, J.C. Ramalho, M.A. Nunes //J. Plant Physiol. - 2003. - V. 160. - P. 283-292.

42. **Chinnusamy, V.** Cold stress regulation of gene expression in plants [Text] / V. Chinnusamy, J. Zhu, J.-K. Zhu // Trends Plant Sci. – 2007. – V. 12(10). – P. 444–451.

43. **Debieu, D.** The hydroxyanilide fenhexamid, a new sterol biosynthesis inhibitor fungicide efficient against the plant pathogenic fungus Botryotinia fuckeliana (Botrytis cinerea) [Text] / D. Debieu, J. Bach, M. Hugon, C. Malosse, P. Leroux // Pest Manag Sci – 2001 – V. 57 – P. 1060 – 1067.

44. **Debieu, D.** Role of sterol 3-ketoreductase sensitivity in susceptibility to the fungicide fenhexamid in Botrytis cinerea and other phytopathogenic fungi

[Text] / D. Debieu, J. Bach, E. Montesinos, S. Fillinger, P. Leroux // Society of Chemical Industry – 2013 – V. 69 – P. 642 – 651.

45. **Dubey, R.S.** Photosynthesis in plants under stressful conditions [Text] / R.S. Dubey // Ed. M. Pessarakli. - New York: Marcel Dekker Inc., 1997. - P. 859 - 875.

46. **Dufourc, E.J.** The role of phytosterols in plant adaptation to temperature [Text] / E.J. Dufourc // Plant Signal Behav. – 2008. – V. 3:2. – P. 133–134.

47. **Fielding, C. J.** Membrane cholesterol and the regulation of signal transduction [Text] / C. J. Fielding, P. E. Fielding // Biochem. Soc. Trans. – 2004. - V.32. - P.65-69.

48. **Galliard, T.** Degradation of acyl lipids: hydro lytic and oxidative enzymes [Text] / T. Galliard // Ed. P.K. Stumpf. - New York: Academic Press, 1980. - V. 4. -P. 85-116.

49. **Griebel, T.** A role for beta-sitosterol to stigmasterol conversion in plant-pathogen interactions [Text] / T. Griebel, J. Zeier // Plant J. – 2010. – V. 63(2). – P. 254–268.

50. **Grosjean, K.** Differential effect of plant lipids on membrane organization: hot features and specificities of phytosphingolipids and phytosterols [Text] / K. Grosjean, S. Mongrand, L. Beney, F. Simon-Plas, P. Gerbeau-Pissot // J Biol Chem. – 2015. – V. 290. – P. 5810-5825.

51. **Hancock, J. F.** Lipid rafts: contentious only from simplistic standpoints [Text] / J.F. Hancock // Nat. Rev. Mol. Cell Biol. - 2006. - V. 7. - P. 456-462.

52. **Harwood J.L.** Environmental effects on plant lipid biochemistry // Plant Lipid Biosynthesis. Fundamentals and Agricultural Applications. [Text] / J.L. Harwood // Cambridge: University Press, 1990. - P. 305-347.

53. **Hartmann, M. A.** Plant sterols and the membrane environment [Text] / M. A. Hartmann // Trends in Plant Science – 1998. - P. 170-175.

54. **Herouart, D.** Developmental and environmental regulation of the *Nicotiana plumbaginifolia* cytosolic Cu/Zn – superoxide dismutase promoter in transgenic tobacco [Text] / D.Herouart, M. V. Montagu, D. Inge, M. Van Montagu // *Plant Physiology*. – 1994. – V. 104. – P. 873 – 880.
55. **Hewitt, H.G.** Fungicides in crop protection [Text] / H.G. Hewitt – CAB, Wallingford, 1998.
56. **Hung, S.H.** Hydrogen peroxide functions as a stress signal in plants [Text] / S.H. Hung, C.W. Yu, C.H. Lin // *Bot Bull Acad Sin*. – 2005. – V. 46. – P. 1–10.
57. **Jacobson, K.** Lipid rafts: at a crossroad between cell biology and physics [Text] / K. Jacobson, O.G. Mouritsen, R.G. Anderson // *Nat. Cell Biol*. – 2007. – V. 9. – P. 7–14.
58. **Kates, M.** Techniques of Lipidology, Isolation, Analysis and Identification of Lipids. [Text] / M. Kates - North-Holland Pub. Co., American Elsevier in Amsterdam, New York, 1972. – V. 3 – P. 359-370.
59. **Kendall, E.J.** Free radical and freezing injury to cell membranes of winter wheat [Text] / E.J. Kendall, B.D. McKersie // *Physiol Plant*. – 1989. – V. 76. – P. 86–94.
60. **Khan, M.S.** Relative abundance of Delta(5)-sterols in plasma membrane lipids of root-tip cells correlates with aluminum tolerance of rice [Text] / M.S. Khan, K. Tawarayama, H. Sekimoto, H. Koyama, Y. Kobayashi, T. Murayama, M. Chuba, M. Kambayashi, Y. Shiono, M. Uemura, S. Ishikawa, T. Wagatsuma // *Physiol Plant*. – 2009. – V. 135(1). – P. 73–83.
61. **Kotlova, E.R.** Alterations in the composition of membrane glycerol and sphingolipids in the course of *Flammulina velutipes* surface culture development [Text] / E.R. Kotlova, S.V. Senik // *Microbiology*. – 2009. – V. 78. – P. 193–201.
62. **Lee, S.H.** Differential Impact of Low Temperature on Fatty Acid Unsaturation and Lipoxygenase Activity in Figleaf Gourd and Cucumber Roots

[Text] / S.H. Lee, S.J. Ahn, Y.J. Im, K. Cho, C.-C. Chung, B.H. Cho, O. Han // Biochem. Biophys. Res. Commun. - 2005. - V. 330. - P. 1194-1198.

63. **Leroux, P.** Mode of action of agrochemicals towards plant pathogens [Text] / P. Leroux // C.R. Biologies. – 2003. – V. 326. – P. 9–21.

64. **Levitt, J.** Responses of Plants to Environmental Stresses. Chilling, Freezing and High Temperature Stresses [Text] / J. Levitt - New York: Academic, 1980. - V. 1. - P. 426

65. **Los, D.A.** Membrane Fluidity and Its Roles in the Perceptions of Environmental Signals [Text] / D.A. Los and N. Murata // Biochim. Biophys. Acta. - 2004. - V. 1666. - P. 142-157.

66. **Loubaresse, M.** Effects of Freezing on Membrane Lipid Peroxidation of Rhododendron Roots (Rhododendron cv. Demontague, Jean-Marie) [Text] / M. Loubaresse, A. Paulin, J. Dereuddre // Compt. Rend. Acad. Sci. III. – 1991. – V. 313. – P. 453 – 459.

67. **Lyons, J.M.** Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants [Text] / J.M. Lyons, T.A. Wheaton, H.K. Pratt // Plant Physiol. - 1964.- V. 39.- P. 262-268.

68. **Lyons, J.M.** Chilling Injury in Plants [Text] / J.M. Lyons // Annu. Rev. Plant Physiol. - 1973. - V. 24. - P. 445-466.

69. **Lynch, D.V.** An introduction to plant sphingolipids and a review of recent advances in understanding their metabolism and function. [Text] / D.V. Lynch and T.M. Dunn // New Phytol. - 2004. - V.161. - P. 677–702.

70. **Martin, S. W.** Lipid microdomains - plant membranes get organized [Text] / S. W. Martin, B. J. Glover, J. M. Davies, // Trends Plant Sci. – 2005. – V.10. – P. 263-265.

71. **Mazur, P.** Freezing injury in plants [Text] / P. Mazur // Ann. Rev. Plant Physiol. -1969. - V. 20. - P. 419-448.

72. **McKersie, B.D.** Deterioration of membranes during aging in plants: Evidence of free radical mediation [Text] / B.D. McKersie, T. Senaratna, M.A.



Walter, E.J. Kendal, P.K. Hetherington // *Senescence and Aging in Plants*. – 1988. – P. 441 – 464.

73. **McKersie, B.D.** The role of oxygen free radicals in mediating freezing and desiccation stress in plants. *Active Oxygen. Oxidative Stress and Plant Metabolism* [Text] / B.D. McKersie // Eds. E. Pell, K. Steifen. *Am. Soc. of Plant Physiol.* – 1991. P. 107 – 118.

74. **Merrill, AH Jr.** Sphingolipidomics : a valuable tool for understanding the roles of sphingolipids in biology and disease [Text] / A.H. Jr. Merrill, T.H. Stokes, A. Momin, H. Park, B.J. Portz, S. Kelly, E. Wang, M.C. Sullards, D. Wang // *Journal of Lipid Research* – 2009. - V. 50. - P. 97–102.

75. **Minami, A.** Dynamic compositional changes of detergent-resistant plasma membrane microdomains during plant cold acclimation [Text] / A. Minami, A. Furuto, M. Uemura // *Plant Signal Behav.* – 2010. – V. 5(9). – P. 1115–1118.

76. **Murata, N.** Molecular species composition of phosphatidylglycerols from chilling-sensitive and chilling-resistant plants [Text] / N. Murata // *Plant Cell Physiol.* - 1983. - V. 24. - P. 81-86.

77. **Neelakandan, A.K.** Molecular characterization and functional analysis of Glycine max sterol methyl transferase 2 genes involved in plant membrane sterol biosynthesis [Text] / A.K. Neelakandan, T.M. Nguyen, R. Kumar, L.S. Tran, S.K. Guttikonda, T.N. Quach, D.L. Aldrich, W.D. Nes, H.T. Nguyen // *Plant Mol Biol.* – 2010. – V. 74. – P. 503–518.

78. **Nichols, B.W.** Separation of the lipids of photosynthetic tissues: improvements in analysis by thin-layer chromatography [Text] / B.W. Nichols // *Biochem. Biophys. Acta.* – 1963. – V. 70. – P. 417–422.

79. **Palva E.T.** Biological mechanisms of low temperature stress response: Cold acclimation and development of freezing tolerance in plants [Text] / E.T. Palva et.al. // *JIRCAS Working Report.*- 2002. - P. 9-15.

80. **Pang, S. – Z.** An improved green fluorescent protein gene as a vital marker in plants [Text] / S. – Z. Pang, D. de Boer, Y. Wan, G. Ye // *Plant Physiol.* – 1996. – V. 258. – P. 1350 – 1353.
81. **Parkin, K.L.** Chilling injury. A review of possible mechanisms [Text] / K.L. Parkin, A. Marangoni, K. Jackman, K. Yada, D. Stanley // *J. Food Biochem.* – 1989. – V. 13. – P. 127 – 153.
82. **Pata, M.O.** Plant sphingolipids: decoding the enigma of the Sphinx [Text] / M.O. Pata, Y.A. Hannun, C.K-Y. Ng // *Plant Journal* - 2009.- V.55. - P. 1000–1009.
83. **Patterson, B.D.** An inhibitor of catalase induced by cold in chilling-sensitive plants [Text] / B.D. Patterson, L.A. Payne, Y. Chen, D. Gracham // *Plant Physiol.* – 1984. – V. 76, № 4. – P. 1014 – 1018.
84. **Pike, L.J.** Cholesterol depletion delocalizes phosphatidylinositol bisphosphate and inhibits hormone-stimulated phosphatidylinositol turnover [Text] / L. J. Pike and J. M. Miller // *J. Biol. Chem.* - 1998. - V. 273. - P. 22298-22304.
85. **Pose, D.** Identification of the Arabidopsis *dry2/sqe1-5* mutant reveals a central role for sterols in drought tolerance and regulation of reactive oxygen species [Text] / D. Pose, I. Castanedo, O. Borsani, B. Nieto, A. Rosado, L. Tacconat, A. Ferrer, L. Dolan, V. Valpuesta, M.A. Botella // *Plant J.* – 2009. – V. 59. – P. 63–76.
86. **Raison, J.K.** Chilling injury: a plea for uniform terminology [Text] / J.K. Raison, J.M. Lyons // *Plant Cell Environ.* – 1986. – V. 9. – P. 685.
87. **Rochester, C.P.** Lipid composition of plasma membranes from barley leaves and roots, spinach leaves and cauliflower inflorescence [Text] / C.P. Rochester, P. Kjellbom, C. Larsson // *Physiol Plant* – 1987. – V. 71. - P. 257-263.
88. **Schaller, H.** The role of sterols in plant growth and development [Text] / H. Schaller // *Prog Lipid Res.* – 2003. – V. 42. – P. 163-75.
89. **Shewfelt, R.L.** Role of lipid peroxidation in the mechanism of membrane-associated disorders in edible plant tissue [Text] / R.L. Shewfelt, M.E. Erickson // *Trends in Food Sci. Technol.* 1991. – V. 2. – P. 152 – 154.

90. **Uemura, M.** Contrast of the plasma membrane lipid composition of oat and rye leaves in relation to freezing tolerance [Text] / M. Uemura, P.L. Steponkus // *Plant Physiol.* – 1994. – V. 104. – P. 479–496.
91. **Uemura, M.** Effect of Cold Acclimation on the Lipid Composition of the Inner and Outer Membrane of the Chloroplast Envelope Isolated from Rye Leaves [Text] / M. Uemura and P.L. Steponkus // *Plant Physiol.* - 1997. - V. 114. - P. 1493-1500.
92. **Valitova, J.** Sterol binding by methyl- $\beta$ -cyclodextrin and nystatin – comparative analysis of biochemical and physiological consequences for plants [Text] / J. Valitova, A. Sulkarnayeva, E. Kotlova, A. Ponomareva, F. Mukhitova, L. Murtazina, I. Ryzhkina, R. Beckett, F. Minibayeva // *FEBS Journal* - 2014. - V. 281. - P. 2051–2060.
93. **Vance, J.E.** Lipid imbalance in the neurological disorder, Niemann-Pick C disease [Text] / J.E. Vance // *FEBS Lett.* – 2006. – V. 580. – P. 5518–5524.
94. **Vivancos, M.** Beta-sitosterol modulates antioxidant enzyme response in RAW 264.7 macrophages [Text] / M. Vivancos, J.J. Moreno // *Free Radic Biol Med.* – 2005 – V. 39(1). – P. 91–97.
95. **Wegener, A.** Molecular cloning of ozone-inducible protein from *Pinus sylvestris* L. with high sequence similarity to vertebrate 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA-synthase [Text] / A. Wegener, W. Gimbel, T. Werner, J. Hani, D. Ernst, H.Jr. Sandermann // *Biochim Biophys Acta.* – 1997. – V. 1350(3). – P. 247–252.
96. **Wise, R.R.** Chilling-Enhanced Photooxidation. The Peroxidative Destruction of Lipids during Chilling Injury to Photosynthesis and Ultrastructure [Text] / R.R. Wise and A.W. Naylor // *Plant Physiol.* - 1987. - V. 83. - P. 272-277.
97. **Yu, H.-L.** Inhibition of eukaryotic galactolipid biosynthesis in mature-green tomato fruits at chilling temperature [Text] / H.-L. Yu, C. Willemot // *Plant Science* - 1996. - V. 113. -P. 33-41.
98. **Yu, H.-L.** Effect of chilling on lipid biosynthesis in tomato pericarp disks [Text] / H.-L. Yu, C. Willemot // *Plant Science.* - 1997. - V. 125. - P. 21-30.