

На правах рукописи



НОХСОРОВ Василий Васильевич

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

03.01.05 – физиология и биохимия растений

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск - 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении наук Институте биологических проблем криолитозоны и в Федеральном государственном бюджетном учреждении наук Сибирском институте физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН (ИБПК СО РАН, СИФИБР СО РАН, г. Якутск, г. Иркутск)

Научные руководители:

доктор биологических наук
Петров Клим Алексеевич,
кандидат биологических наук
Дударева Любовь Виссарионовна

Официальные оппоненты:

Ветчинникова Лидия Васильевна
доктор биологических наук, доцент,
Федеральное государственное
бюджетное учреждение науки
Институт леса Карельский научный
центр Российской академии наук
(ФГБУН ИЛ КарНЦ РАН),
заведующая лабораторией лесных
биотехнологий

Баханова Милада Викторовна
кандидат биологических наук,
доцент, Федеральное
государственное бюджетное
образовательное учреждение
высшего образования «Бурятский
государственный университет»
(ФГБОУ ВО «БГУ»), директор
Ботанического сада БГУ

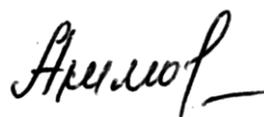
Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельский научный центр Российской академии наук (ФГБУН ИБ КарНЦ РАН)

Защита диссертации состоится «20» апреля 2017 г. в 14⁰⁰ ч. на заседании диссертационного совета Д. 003.047.01. при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Сибирском институте физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук по адресу: 664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132, а/я 317. Факс (3952) 510754; e-mail: matmod@sifibr.irk.ru веб-сайт: <http://www.sifibr.irk.ru>

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук

Автореферат разослан « ____ » _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
Д 003.047.01,



Акимова Г.П.

кандидат биологических наук

Общая характеристика работы

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

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

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

В настоящей работе впервые проведен анализ содержания липидных соединений: суммарных липидов (СЛ), фосфолипидов (ФЛ) и жирных кислот (ЖК) у летне- и осенневегетирующих одно-, многолетних травянистых, а также

древесных и кустарниковых растений в условиях Центральной и Северо-Восточной Якутии (Полюс холода).

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

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

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

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

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

Положения, выносимые на защиту

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

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

Научная новизна. Впервые комплексно изучены состав и особенности изменения содержания липидов в листьях и хвое активно растущих и осенневегетирующих травянистых и покоящихся древесных растений в условиях криолитозоны Центральной и Северо-Восточной Якутии.

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

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

Полученные данные о накоплении липидных компонентов в листьях травянистых растений Центральной Якутии при холодовом закаливании, а также посттравматическое накопление липидов и накопление, связанное со сдвигом времени вегетации, имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение, поскольку свидетельствует о возможности формирования высокой питательной ценности осенневегетирующей и замороженной естественным холодом зимнезеленой травянистой растительности. Такой криокорм обеспечивает энергией жизнедеятельность питающихся им домашних и диких животных Севера. Экспериментальные данные, полученные в настоящей работе, могут быть использованы при написании учебных пособий для лекционных курсов по экологической физиологии растений, читаемых студентам биологических факультетов, университетов и сельскохозяйственных вузов.

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликовано 17 научных работ, в том числе три статьи в рецензируемых научных изданиях Перечня ВАК РФ. Результаты исследований были представлены и обсуждались на российских и международных съездах и конференциях, в том числе: XX Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых секция

«Биология», Всероссийской научной конференции с международным участием «Инновационные направления современной физиологии растений» в рамках Годичного собрания Общества физиологов растений России (Москва, 2-6 июня 2013 г.), Всероссийской научной конференции «Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде» (Иркутск, 10-13 июня 2013 г. и 12 -15 сентября 2016 г.), Всероссийской научно-практической конференции с элементами научной школы (Якутск, 25-27 ноября 2013 г.), Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий». (Петрозаводск, 21-26 сентября 2015 г.), 4-ом международном совещании по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири, (Барнаул 24-29 августа 2015 г.).

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из списка сокращения, введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, результатов исследования, их обсуждения, выводов и списка литературы, включающего 179 наименования, в том числе 50 на иностранном языке. Работа изложена на 141 страницах машинописного текста, содержит 33 рисунка и 21 таблицу.

Работа выполнена в лабораториях биогеохимических циклов мерзлотных экосистем ИБПК СО РАН (г. Якутск) и физико-химических методов исследования СИФИБР СО РАН (г. Иркутск).

Личное участие автора в получении научных результатов.

Диссертация написана автором самостоятельно. В работе использованы экспериментальные материалы, полученные лично автором, а также совместно с сотрудниками лабораторий ИБПК СО РАН и СИФИБР СО РАН. Автор лично принимал участие в планировании и проведении экспериментов, обработке полученных результатов, обобщении и интерпретации полученных данных, а также в написании статей, опубликованных по результатам работы.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования служили одно-, многолетние травянистые и древесные растения: флаговые листья овса посевного (*Avena sativa* L.) и костреца безостого (*Bromopsis inermis* Leys.), хвоя второго года сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающие в Центральной Якутии, а также побеги реликтовых споровых растений: хвоща пестрого (*Equisetum variegatum* Schleich. ex Web) и хвоща камышкового (*E. scirpoides* Michx), произрастающие в Северо-Восточной Якутии.

Условия произрастания, холодого закаливания и зимовки растений. В период вегетации озимые культуры обладают невысокой устойчивостью к низким температурам, с наступлением зимнего сезона их морозоустойчивость значительно повышается. Это связано с тем, что периоду зимовки предшествует процесс холодого закаливания растительного организма при низких положительных температурах воздуха. Известно, что на

разных этапах онтогенеза способность растений к закаливанию не одинакова: она тем меньше, чем ближе растение к репродуктивной фазе [Трунова, 1967, 2007].

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

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

В период первой фазы закалывания (с 10 сентября до 3 октября) в Центральной Якутии складываются самые благоприятные погодные условия для повышения криорезистентности отстающих в развитии травянистых растений. Преобладающими метеорологическими элементами является наличие большого числа ясных солнечных дней, необходимых для фотосинтеза, и прохладных ночей, задерживающих расхождение углеводов на дыхание. Именно в этот период у растений постепенно формируется свойство переносить первые отрицательные температуры. Осенневегетирующие травянистые растения, подвергаясь холодному закаливанию, сохраняются до поздней осени в зеленом виде и в таком состоянии уходят под снег. Этому способствует то, что в условиях криолитозоны в начале зимнего сезона сведены к минимуму такие неблагоприятные явления как выпревание и выпирание растений, связанные с отсутствием возвратных потеплений, широко распространенных в регионах с мягким климатом.

Древесные и кустарниковые растения произрастали в лесопарковой зоне на территории Ботанического сада Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, расположенного на второй надпойменной террасе долины р. Лены в 7 км к западу от г. Якутска (62°15' с.ш., 129°37' в.д.), тогда как хвощовые растения произрастали на Северо-Востоке Якутии на территории резервата Туостях (Яно-Индибирский флористический район). Температуру воздуха на участках произрастания травянистых и древесных растений регистрировали с помощью термографов DS 1922 LiBitton ("Dallas Semiconductor", США). Интервал между измерениями 1 ч. Точность измерения

± 0.5 °С. Для Полюса холода (Верхоянск) использовали метеоданные из открытых источников.

Фиксация растительного материала. Собраный растительный материал (2-4 г) измельчали в ступке в жидком азоте и высушивали на лиофилизаторе (“VirTis”, США).

Методы количественного анализа. Экстракцию суммарных липидов проводили по модифицированному методу [Bligh, Dyer, 1959]. Количественное определение содержания фосфолипидов проводили по методу [Vaskovsky et al., 1975]. У всех растений были определены следующие ФЛ: фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилинозит (ФИ), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), фосфатидилглицерин (ФГ), фосфатидная кислота (ФК) и дифосфатидилглицерин (ДФГ). Анализ полученных метиловых эфиров ЖК проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973/6890N MSD/DS (Agilent Technologies, USA).

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

Результаты и обсуждение

Содержание суммарных липидов и фосфолипидов в побегах травянистых растений Центральной Якутии. Выявлены два типа изменения содержания СЛ в листьях овса в зависимости от сроков посева (табл. 1). Во-первых, у растений, как раннего, так и позднего сева, по мере роста и развития содержание СЛ постепенно увеличивалось в 1,3 и 2,1 раза соответственно. Во-вторых, при позднем севе овса посевного, когда среднесуточная температура воздуха снизилась с 9 до 1 и -3 °С, содержание СЛ в его листьях в период первой и второй фаз закаливания увеличивалось по сравнению с контрольными образцами в 2,1 раза.

В летнее время (июнь-июль) у многолетнего растения костреца безостого в вариантах без скашивания отмечали низкое содержание СЛ (менее 60 мг/г сух. массы) по сравнению с отавой (табл. 2). У всех отрастающих после срезки осенневегетирующих трав, начиная с последней декады августа по мере закаливания к низким положительным температурам, когда среднесуточная температура воздуха достигала 1 °С, наблюдали значительное увеличение количества СЛ по сравнению с контрольными растениями без скашивания (в 1,6-2,4 раза).

Таблица 1. Сезонная динамика содержания суммарных липидов в побегах однолетнего злака *Avena sativa* L. при разных сроках сева

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

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

Таблица 2. Сезонная динамика содержания суммарных липидов в побегах многолетнего злака *Bromopsis inermis* Leys до и после скашивания

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

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

Результаты анализа показали, что основным фосфолипидом в листьях злаковых являлся ФХ, причем его содержание в листьях костреца безостого было выше, чем у овса посевного. Осенью, в период наступления низких положительных температур, количество ФХ увеличивалось у овса в 3,9 раза (рис. 1А), костреца - 3,6 раза (рис. 1Б), соответственно, по сравнению с летними показателями. Содержание, как СЛ, так и мембранных ФЛ, особенно ФХ, в органах, всех закаленных низкими положительными температурами трав, значительно превышало летние показатели. Растения в период предзимней холодной адаптации содержали в своих вегетативных органах суммарно значительно большее количество ЖК, чем в летний период.

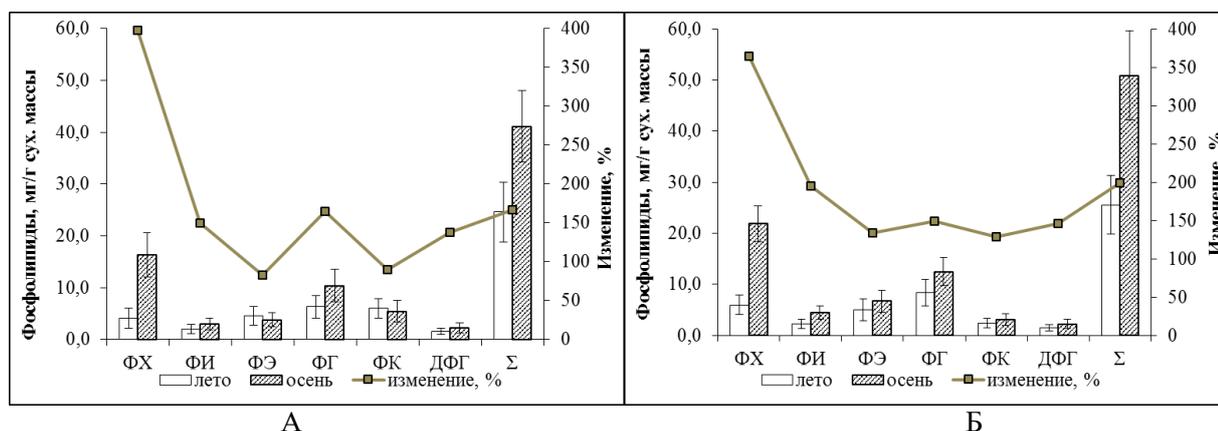


Рис. 1. Летне-осенние изменения содержания индивидуальных классов ФЛ в листьях у *Avena sativa* L. (А) и *Bromopsis inermis* Leys (Б) (мг/г сух. массы)

Сравнительный анализ содержания основных классов ЖК в листьях овса посевного и костреца безостого показал, что в осенний период происходит повышение уровня ненасыщенных ЖК по сравнению с летними показателями (рис. 2А и Б). Из ненасыщенных ЖК вне зависимости от срока сева и фазы вегетации овса посевного всегда преобладали триеновые ЖК - 55,8 мг/г - летом и 100,5 мг/г сух. массы - осенью. У осенневегетирующих растений костреца безостого, отрастающих после срезки надземной части содержание суммы насыщенных и ненасыщенных ЖК было выше, чем у контрольных, летневегетирующих растений, при этом содержание насыщенных увеличивалось на 3,6 мг/г, ненасыщенных на 32,4 мг/г сух. массы.

Известно, что доминирование полиненасыщенных ЖК (с несколькими двойными связями) (ПНЖК) меняет конформацию мембранных липидов и позволяет, таким образом, сохранять текучесть мембран в условиях низких положительных температур на физиологически необходимом уровне [Лось, 2014]. Из диеновых жирных кислот идентифицирована линолевая кислота С18:2(n-6), ее содержание у осенневегетирующих растений было выше в 2,1 раза по сравнению с контрольными растениями. С началом осенних похолоданий сумма ненасыщенных ЖК в 3 раза превысила сумму насыщенных.

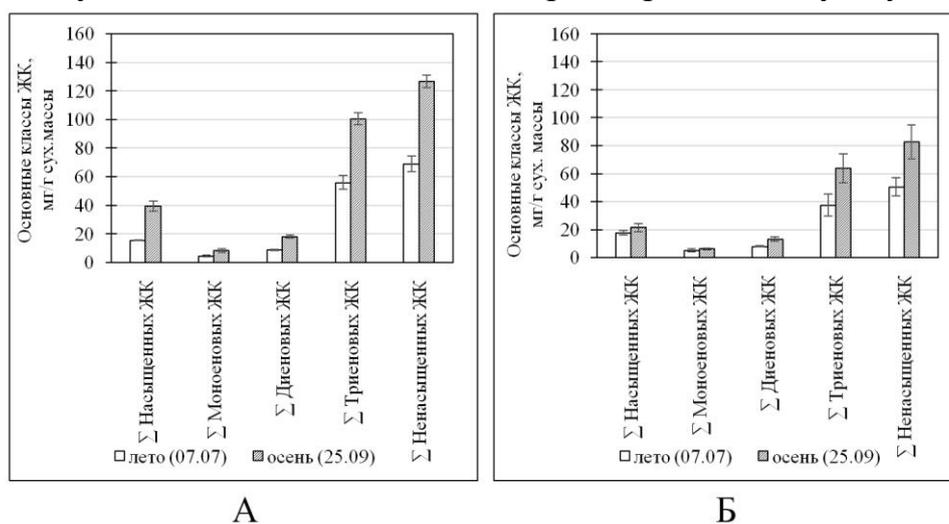


Рис. 2. Летне-осенние изменения содержания суммы насыщенных, ненасыщенных и моно-, ди-, триеновых ЖК в листьях *Avena sativa* L. (А) и *Bromopsis inermis* Leys (Б)

Имеются многочисленные данные об увеличении содержания суммарных и полярных липидов и их жирных кислот у проростков холодостойких травянистых растений, проходящих закалывание низкими положительными температурами в лабораторных условиях [Нюппиева, 1980; Нюппиева, Маркова, 1988; Новицкая 2000; Верещагин, 2007; Трунова, 2007].

На основании полученных экспериментальных данных можно сделать вывод, что для осенневегетирующих травянистых растений, произрастающих в условиях Центральной Якутии, по-видимому, характерно высокое содержание как СЛ, так и полярных ФЛ, особенно ФХ, а также ПНЖК в мембранах клеток, по сравнению с летневегетирующими растениями.

Содержание суммарных липидов и фосфолипидов в побегах древесных растений Центральной Якутии. Одним из возможных механизмов выживания древесных растений, произрастающих при экстремально низких температурах криолитозоны Якутии, является накопление ими в предзимний период энергетически емких веществ, первую роль среди которых играют липиды. Высокий уровень липидов у местных растений позволяет им не только сохранять высокий уровень морозоустойчивости в зимний период за счет поддержания оптимального состояния клеточных мембран, но и при выходе из вынужденного покоя за счет быстрого метаболизма запасных липидов ускоренно переходить в фазу роста и развития, переводя эти вещества в жизненно необходимые соединения до того, как фотосинтетическая активность достигнет оптимальных значений. В этой связи были изучены сезонные изменения содержания СЛ в органах некоторых видов древесных растений Якутии: хвоя сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) и ели сибирской (*P. obovata*) – основных вечнозеленых хвойных пород Якутии, относящихся к семейству Сосновых (*Pinaceae*).

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

**Таблица 3. Сезонные изменения содержания СЛ в хвое
Pinus sylvestris L. и *Picea obovata* Ledeb.**

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

Примечание: n=3, во всех вариантах обработки отличия значимы ($P < 0,05$).

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

Все обнаруженные ФЛ характеризовались индивидуальной динамикой содержания в течение исследуемого периода. Результаты исследований показали, что главной группой ФЛ в хвое растений в течение исследуемого периода являлся ФХ, причем его содержание в хвое сосны обыкновенной (рис. 3) было выше, чем у ели сибирской (рис. 5).

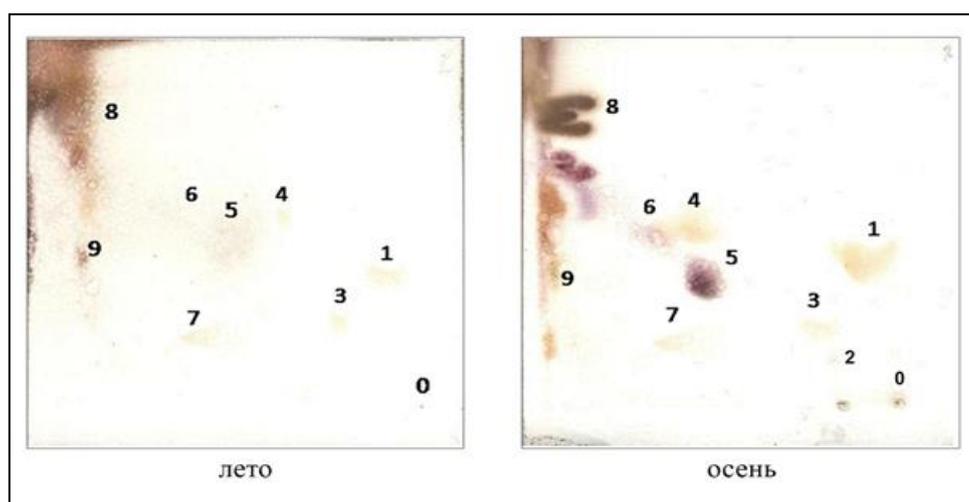


Рис. 3. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в хвое *Pinus sylvestris* L. Сроки взятия проб: лето-16.07; осень-20.09; 0- стартовая точка; 1- ФХ; 2- не идентифицированный липид; 3- ФИ; 4- ФЭ; 5- ГЛ; 6- ФГ; 7- ФК; 8- ДФГ; 9- НЛ.

Осенью, когда ростовые процессы завершаются и при этом интенсивность метаболизма снижается, количество ФХ увеличивалось в хвое сосны обыкновенной в 2,24 раза (рис. 4), у ели сибирской – на 1,45 раз (рис. 6) по сравнению с летними показателями.

Среди других фосфолипидов динамика содержания ФИ имела аналогичный характер, у ели сибирской изменения были намного более выражены, чем у хвои сосны- обнаружено увеличение содержания ФИ в осенний период на 1,4 раза у ели сибирской, у сосны обыкновенной на 1,2 раза по сравнению с летними образцами. Показатели содержания ФЭ в летний и осенний периоды у сосны обыкновенной достоверно не отличались и составляли от 10,6 до 11,5 мг/г сух. массы, что соответствовало 14 и 10% от суммы ФЛ, аналогичный характер имела динамика содержания ФЭ в хвое ели сибирской.

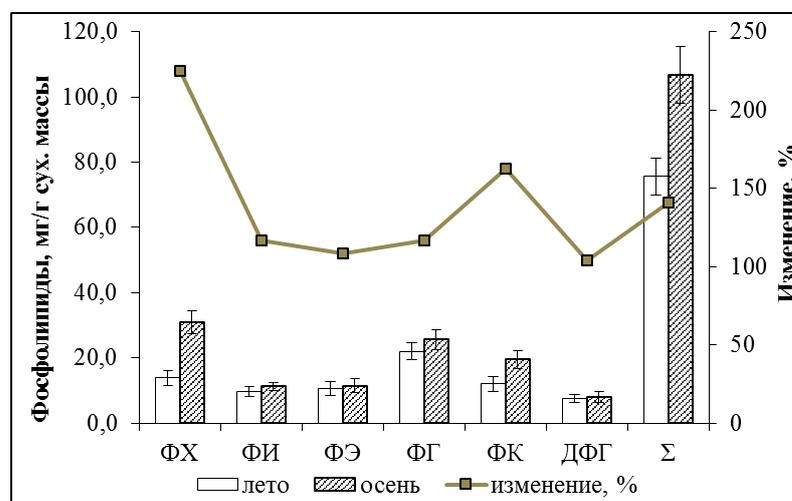


Рис. 4. Летне-осеннее изменение содержания индивидуальных классов ФЛ в хвое у *Pinus sylvestris* L. (мг/г сух. массы)

У сосны обыкновенной осенью наблюдалось повышенное содержание ФК. У ели сибирской при снижении температуры окружающей среды количество ФК осталось на одном уровне и составляло около 5,3 мг/г сух. массы (около 8-9% от суммы ФЛ). Содержание ДФГ у сосны обыкновенной было выше, чем у ели сибирской и составляло в летне-осенний период около 7-8 мг/г сух. массы. У ели в период осеннего холодого закаливания содержание ДФГ заметно повышалось - в 1,7 раза по сравнению с летним уровнем содержания.

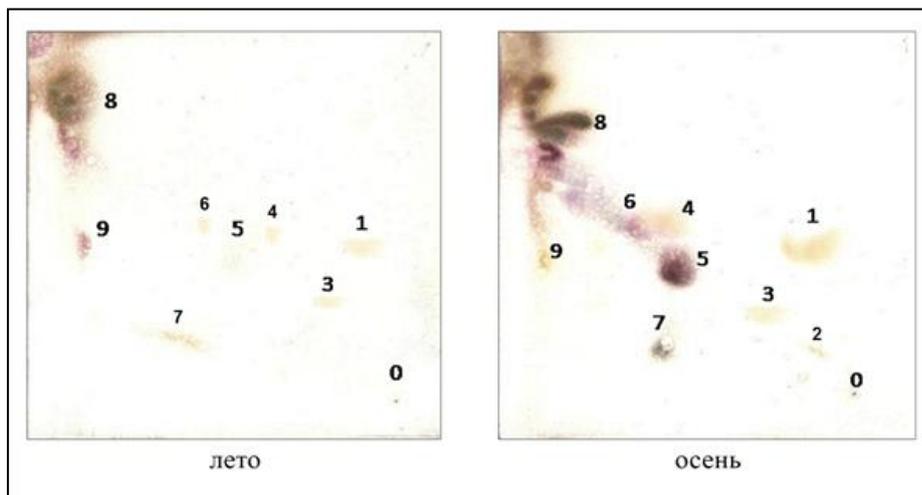


Рис. 5. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в хвое *Picea obovata* Ledeb. Сроки взятия проб: лето-16.07; осень-20.09; 0- стартовая точка; 1- ФХ; 2- не идентифицированный липид; 3- ФИ; 4- ФЭ; 5- ГЛ; 6- ФГ; 7- ФК; 8- ДФГ; 9- НЛ.

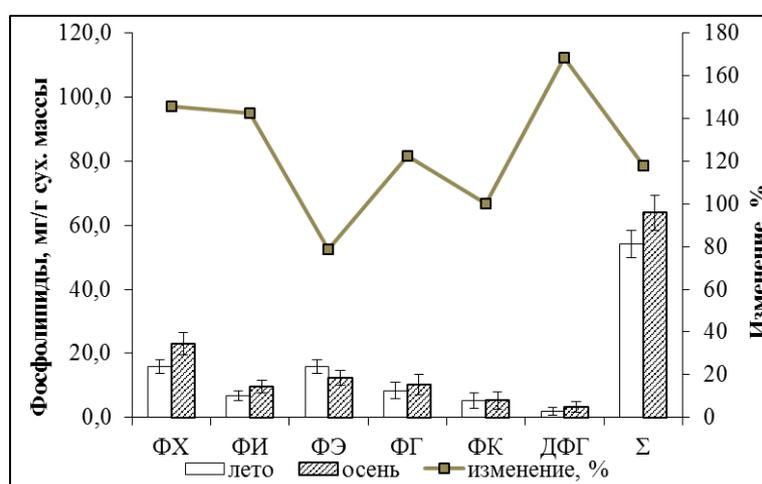


Рис 6. Летне-осеннее изменение содержания индивидуальных классов ФЛ в хвое у *Picea obovata* Ledeb. (мг/г сух. массы)

В целом, осеннее повышение суммы ФЛ было особенно заметно в хвое сосны обыкновенной, если летом содержание суммы ФЛ было 75,6 мг/г, то уже к осени оно достигало 106,7 мг/г сух. массы, - соответствующий показатель у ели сибирской был выражен слабо. Таким образом, формирование устойчивости древесных растений к низким температурам Якутии сопровождается активным образованием фосфолипидов в их побегах, что согласуется с данными Е.В. Алаудиновой [2011].

Состав и содержание ЖК в хвое у древесных растений Центральной Якутии. Всего в изученных образцах сосны было выявлено 25 ЖК, ели – 26 ЖК (рис. 7, 8). Во все сезоны основными насыщенными ЖК являлись С12:0 (лауриновая); С16:0 (пальмитиновая) кислоты, ненасыщенными ЖК – С18:2 (линолевая) и С18:3 (линоленовая) кислоты, а также ЖК Δ-5 серии, характерные для хвойных и некоторых других древних таксонов. Из полученных данных следует, что в составе насыщенных ЖК в хвое сосны и ели,

преобладала пальмитиновая (C16:0) кислота, относительное содержание которой варьировало в летне-осенние периоды от 16,3% до 20,0% от суммы кислот. Одновременно с увеличением относительного содержания пальмитиновой кислоты (C16:0) отмечалось повышение уровня арахидиновой (C20:0) и бегеновой (22:0) кислот от 0,6% до 2,5%. Следует отметить, что C20:0 и C22:0 присутствуют в фотосинтезирующих тканях практически всех голосеменных в отличие от покрытосеменных растений [Макаренко и др., 2014]. Сезонная динамика содержания ЖК суммарных липидов хвои показывает выраженную тенденцию увеличения их абсолютного содержания от летнего к осеннему периоду. Так, в сентябре в хвое ели сибирской, по сравнению с июлем (145,8 ± 8,4 мг/г сух. массы), сумма ЖК было выше на 43 мг/г, а в хвое сосны обыкновенной (211,7 ± 9,5 мг/г сух. массы) – в 1,3 раза. Причем, максимальное количество ненасыщенных ЖК также отмечалось в осенний период. Одним из важных признаков, характеризующих липиды хвои, является также присутствие в их составе «реликтовых» Δ-5 метилен разделенных ЖК, уровень содержания которых для сосны обыкновенной составлял 18,6%, для ели сибирской 13,9% в осенний период. Судя по опубликованным данным [Иванова и др., 2014; Макаренко и др. 2014; Семенова, не опубл. данные] у сосны обыкновенной и ели сибирской, произрастающих в Восточной Сибири, было выявлено относительно низкое содержание Δ-5- ЖК, по сравнению с растениями, произрастающими в криолитозоне Якутии. У сосны обыкновенной эта разница составила 27,5 мг/г, а у ели сибирской 12 мг/г пересчете на сух. массу.

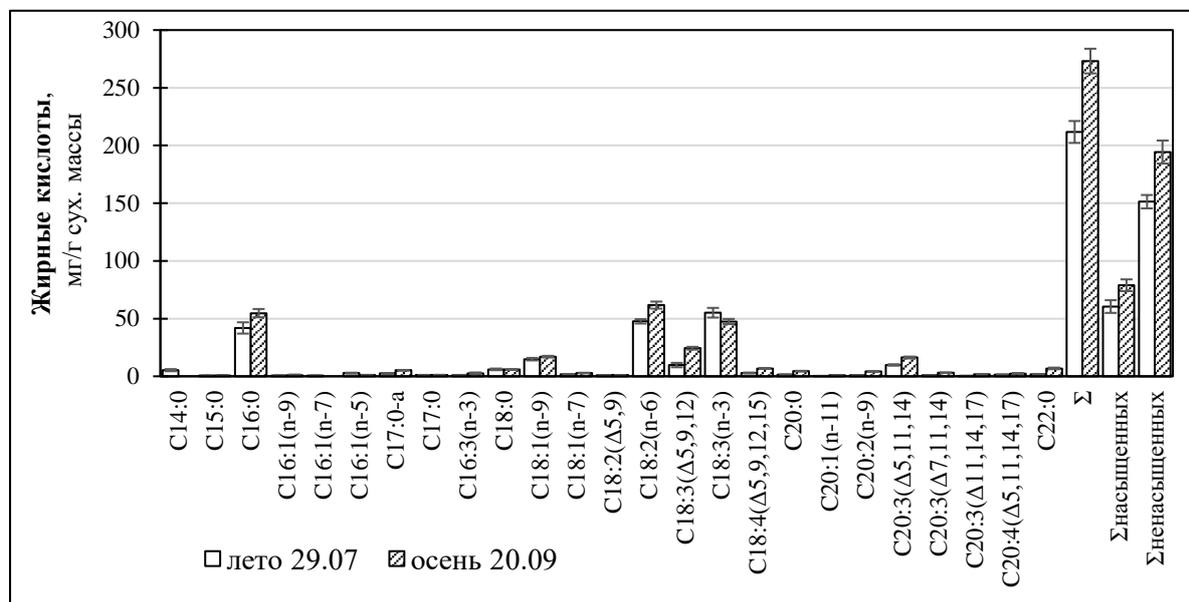


Рис. 7. Летне-осенние изменения жирнокислотного состава липидов в хвое у *Pinus sylvestris* L. (мг/г сух. массы)

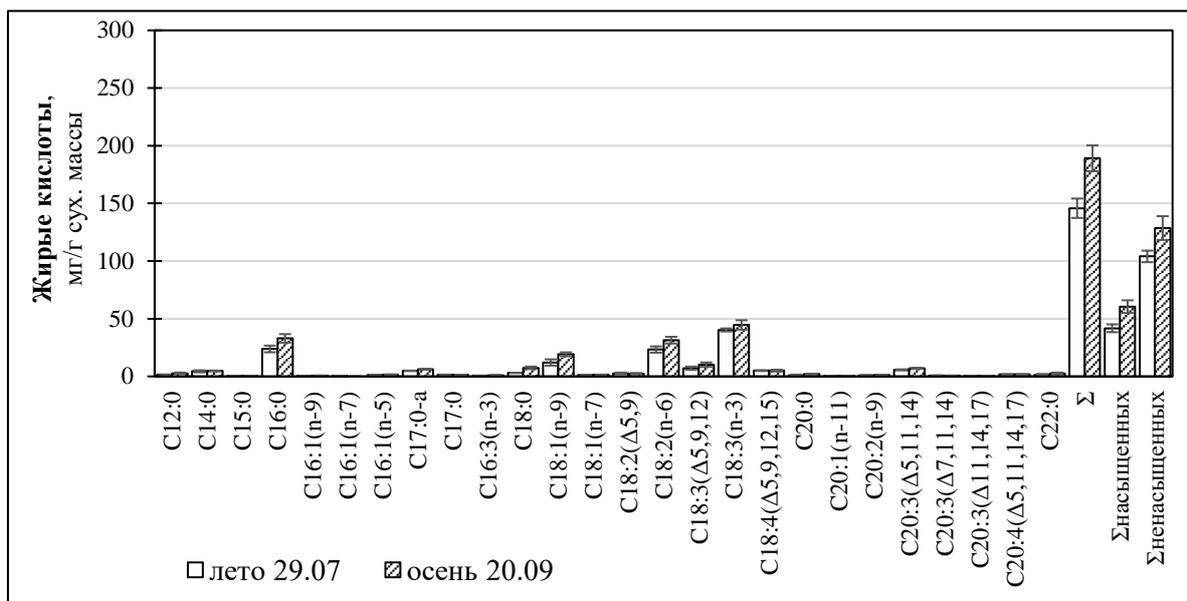


Рис. 8. Летне-осенние изменения жирнокислотного состава липидов в хвое у *Picea obovata* Ledeb. (мг/г сух. массы)

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

Состав и содержание фосфолипидов и ЖК в побегах хвоей Северо-Восточной Якутии. На территории Северо-Восточной Якутии в особенно суровых условиях Полюса холода, произрастают реликтовые споровые растения семейства Хвощевых – хвощ камышковый (*Equisetum scirpoides* Michx.) и хвощ пестрый (*Equisetum variegatum* Schleich. ex Web). Короткий вегетационный период, экстремально низкие зимой ($55-60\text{ }^{\circ}\text{C}$) и весьма высокие летом (до $38\text{ }^{\circ}\text{C}$) температуры, приводящие к дефициту влаги в воздухе и почве, характеризуют резко континентальный климат Якутии. В связи со способностью этих растений адаптироваться к таким экстремальным климатическим условиям особый интерес представляет изучение фосфолипидного и ЖК-состава тканей хвоей, произрастающих в Северо-Восточной Якутии.

Данные по содержанию индивидуальных групп фосфолипидов, обнаруженных в летне-осенний период в побегах хвоей (*E. variegatum* и *E. scirpoides*), приведены на рис. 9 и 10. Все фосфолипиды характеризовались индивидуальной динамикой изменения их содержания. В летних побегах *E. variegatum* и *E. scirpoides* было выявлено относительно низкое содержание суммарных ФЛ (14 и 21 мг/г сух. массы соответственно), в отличие от осенних образцов (21,5 и 23,6 мг/г сух. массы, соответственно). Преобладающей фосфолипидной группой в побегах хвоей в течение исследуемого периода являлся ФХ. Содержание ФХ от летнего к осеннему периоду изменялось: у *E. variegatum* от 21,1 до 37,3%, у *E. scirpoides* от 28,3 до 29,5% от суммы ФЛ соответственно. Среди других групп ФЛ аналогичный характер динамики

прослеживался у ФЭ в побегах хвоща пестрого. Максимум содержания ФЭ у хвощей пестрого наблюдался в осенний период – 24,2% от суммы ФЛ или 5,2 мг/г сух. массы, соответственно. К этому же времени помимо ФХ в побегах хвоща камышкового, выявлено повышение содержанияДФГ - в 1,4 раза по сравнению с летними данными. К осени в побегах хвощей содержание ФГ и ФК уменьшалось по сравнению с летними побегами и составило у *E. variegatum* 7,5 и 11,6%, у *E. scirpoides* 18,1 и 14,5% от суммы ФЛ, соответственно, это скорее всего, обусловлено не только всем комплексом факторов внешней среды данного региона: высокой интенсивностью солнечной радиации из-за прозрачности воздуха, низкими температурами почвы и воздуха в ночное время, но и видовой спецификой тенелюбивых споровых растений [Головко, 2007]. Кроме обнаруженных полярных фосфолипидов, интересным является присутствие в побегах хвощей бетаинового липида, синтез которого невозможен в цветковых растениях [Розенцвет, 2006].

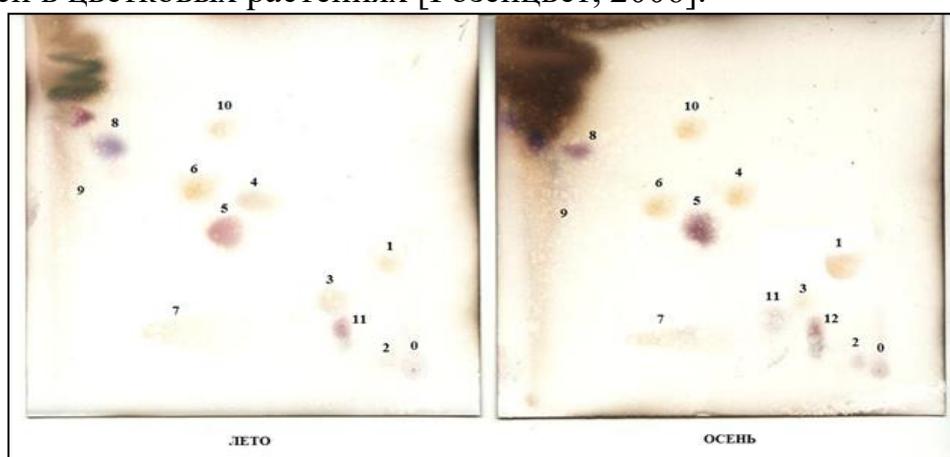


Рис. 9. Летне-осеннее изменение качественного состава ФЛ в побегах *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web.

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

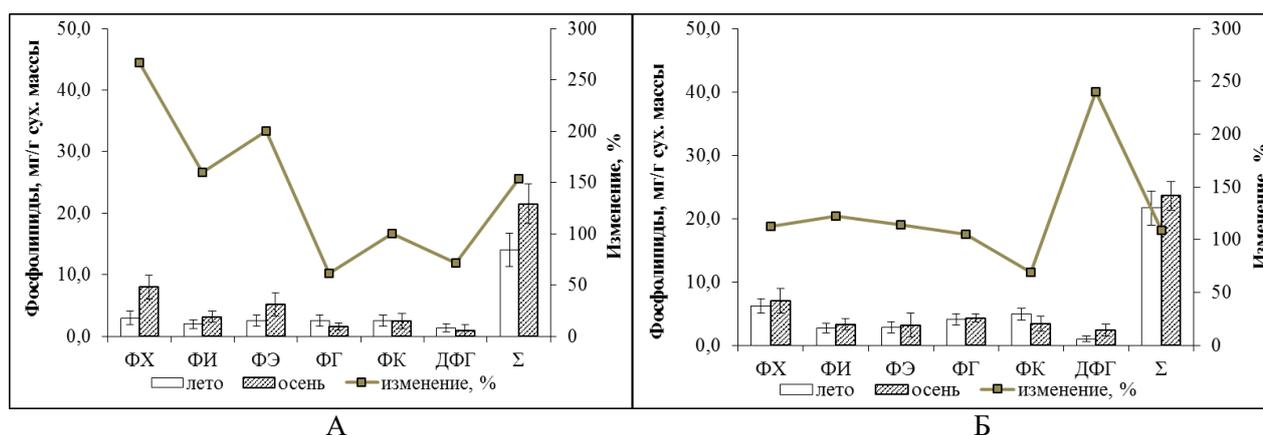


Рис. 10. Летне-осеннее изменение содержания индивидуальных классов ФЛ в побегах у *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. (А) и *Equisetum scirpoides* Michx. (Б) (мг/г сух. массы)

Липиды *E. variegatum* в осенний период по содержанию ЖК существенно отличались от летневегетирующих растений. Если летом идентифицировали 18 индивидуальных ЖК, то осенью – 15 ЖК (рис. 11). Наиболее интересным

является увеличение к осени относительного содержания олеиновой C18:1 на 6,1%, линолевой C18:2 – в 2,1 раза, эйкозеновой C20:1 – 4,2 раза, триеновой C20:3(Δ 11,14,15) – 3,2 раза и юнипероновой C20:4(Δ 5,11,14,17) – на 5,9% от суммы ЖК по сравнению с летними побегами.

Полиеновые ЖК представлены диеновыми, триеновыми и тетраеновыми кислотами Δ -9, Δ -12, Δ -15 и Δ -5 ряда. Главной триеновой кислотой у хвощей была α -линоленовая кислота. Ее содержание для *E. variegatum* и *E. scirpoides* составило соответственно $39,5 \pm 3,9\%$ и $37,5 \pm 2,7\%$ от суммы кислот. Кроме нее у исследованных растений обнаружена триеновая C20:3 (Δ 11,14,17) кислота, известный предшественник в биосинтезе юнипероновой C20:4 (Δ 5,11,14,17) кислоты, также присутствующей в тканях хвощей.

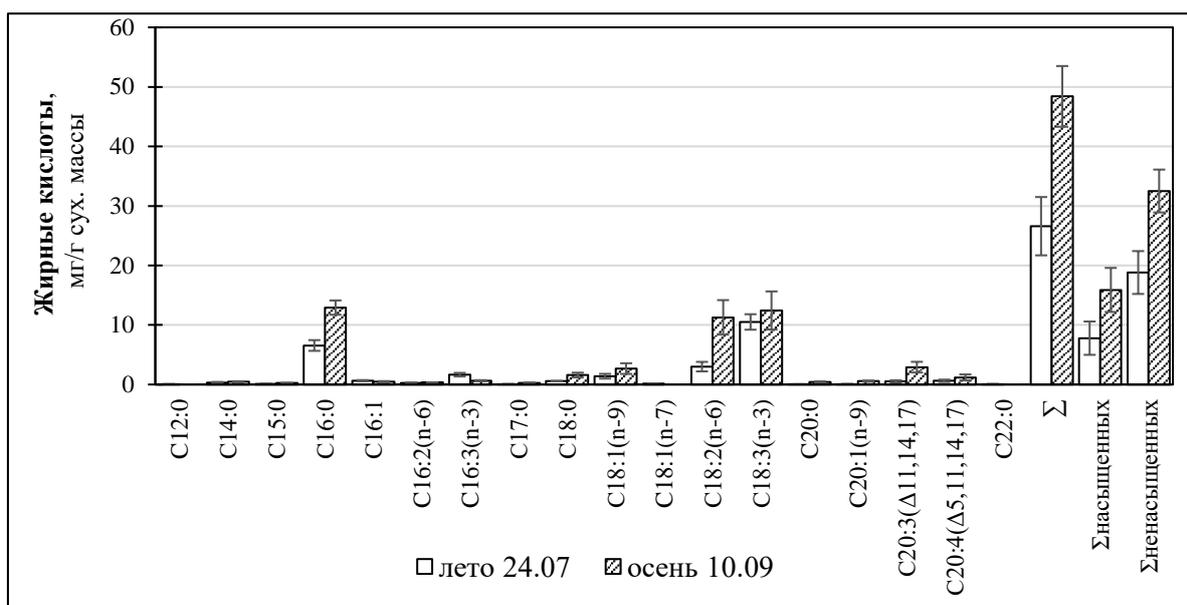


Рис. 11. Летне-осеннее изменение жирнокислотного состава липидов в побегах у *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. (мг/г сух. массы)

У другого представителя хвощей – *E. scirpoides*, летом и осенью идентифицировано 19 индивидуальных ЖК (рис. 12). Из насыщенных ЖК в составе липидов главной была пальмитиновая – (относительное содержание $22,6 \pm 1,4\%$ кислота. Из других насыщенных ЖК в осенний период значительно понизилось содержание стеариновой C18:0 (в 2,8 раза) и эйкозановой C20:0 (почти в 4 раза) по сравнению с летними показателями. Хотя осенью несколько падал уровень содержания линолевой C18:2(n-6) и таксолеиновой кислот C18:2 (Δ 5,9), относительное содержание других ненасыщенных ЖК: линоленовой C18:3(n-3) и кислот C20-ряда выросло: триеновой C20:3(Δ 11,14,17) в 1,3 раз и юнипероновой кислот C20:4(Δ 5,11,14,17) в 1,5 раза. Две последние в сумме составляли 7,1% от всех ЖК у данного растения в предзимний период, Интересным также является присутствие в побегах хвощей полиненасыщенной 5,11,14,17-эйкозатетраеновой кислоты. Четыре ненасыщенные связи в этой жирной кислоте могут участвовать в повышении устойчивости растительных тканей к низким температурам в условиях Полюса холода Якутии [Dudareva et al., 2015].

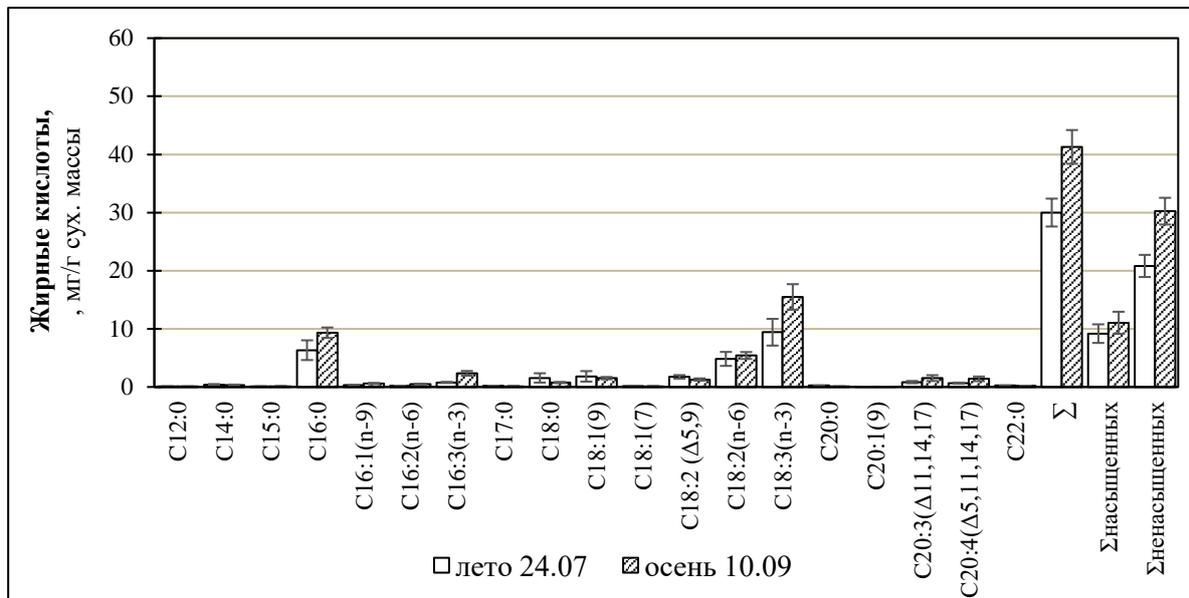


Рис. 12. Летне-осеннее изменение жирнокислотного состава липидов в побегах у *Equisetum scirpoides* Michx. (мг/г сух. массы)

Заключение

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

Согласно обобщающей схеме, представленной на рис. 13, частью которой являются полученные нами экспериментальные данные, важным этапом перехода от стрессовых факторов первой фазы холодого закаливания к адапционным реакциям, является изменение экспрессии генов, выражающееся в ингибировании тех из них, которые, в норме контролируют рост, развитие и фотосинтез [Саляев, Кефели, 1988]. При этом, судя по приведенным выше данным (значительное повышение содержания СЛ, ФЛ и ПНЖК), вероятно, активируются гены (*desA*, *desB*), кодирующие синтез десатураз, участвующих в образовании линолевой, линоленовой и эйкозатриеновой кислот, которые экспрессируются под влиянием низких положительных температур. В конечном итоге восстанавливается исходная (в функциональном смысле) текучесть мембран и физиологическая активность связанных с ними ферментных и электрон-транспортных систем, в частности фотосинтеза.

Таким образом, в процессе холодной адаптации осенневегетирующих травянистых и древесных растений криолитозоны Центральной и Северо-Восточной Якутии в их клетках накапливаются не только сахара, белки, низко-, высокомолекулярные антиоксиданты и каротиноиды (β -каротин, пигменты

виолаксантинового цикла), выполняющие энергетическую и защитную функции, но и значительное количество суммарных и полярных липидов, а также их ПНЖК, регулирующих функциональную активность мембран митохондрий, хлоропластов и т.д. при низких положительных температурах. Это обеспечивает продление функционирования фотосинтеза в период I фазы закаливания и завершение подготовки растений при первых отрицательных температурах к зиме во время II фазы закаливания (рис. 13).



Рис. 13. Предполагаемая схема реакции незакаленных травянистых и древесных растений Центральной и Северо-Восточной Якутии на холодное воздействие осенними низкими положительными температурами при активном сокращении фотопериода

Выводы

1. Впервые выявлено, что при холодной адаптации осенневегетирующих травянистых и древесных растений к низкотемпературным условиям криолитозоны Якутии увеличивается абсолютное содержание суммарных липидов фотосинтезирующих тканей: у овса посевного - в 2 раза, у костреца безостого- 1,5 раза, у сосны обыкновенной- 1,3 раза, у ели сибирской- 1,2 раза по сравнению с летними показателями.
2. Установлено, что изученные растения при закаливании низкими положительными температурами накапливают в листьях, хвое и почках значительное количество индивидуальных фосфолипидов и полиненасыщенных жирных кислот. Наиболее существенно, в 2-4 раза, повышалось содержание фосфатидилхолина и фосфатидилинозита. Увеличение содержания фосфатидилхолина при формировании криорезистентности

растительных клеток, вероятно, связано с его участием в механизмах, предотвращающих переход липидного бислоя отдельных участков мембран в инвертированную гексагональную фазу.

3. В модельных экспериментах обнаружено, что поздние сроки сева (*Avena sativa* L.) и скашивание (*Bromopsis inermis* Leys) изученных одно- и многолетних травянистых растений стимулируют активное накопление суммарных липидов, повышение содержания ненасыщенных жирных кислот, регулирующих функциональную активность мембран клеток и клеточных органелл. При этом посттравматическое повышение содержания липидных компонентов значительно выше такового, обусловленного сдвигом времени вегетации.

4. В составе жирных кислот суммарных липидов в тканях побегов хвощей *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. и *Equisetum scirpoides* Michx., произрастающих на территории Северо-Восточной Якутии впервые идентифицирована юнипероновая (тетраеновая) кислота Δ -5 серии, характерная для древних таксонов. По содержанию триеновых кислот изученные виды отнесены к растениям C16:3 типа.

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

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Fatty- acid profiles of aerial parts of three horsetail species growing in Central and Northern Yakutia / Dudareva L.V., Rudikovskaya E.G., **Nokhsorov V.V.**, Petrov K.A. // Chemistry of Natural Compounds. - 2015. - Т. 51. № 2. С. 220-223.

2. Роль липидов и каротиноидов в адаптации проростков пшеницы к холодному шоку / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Перк А.А., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верхотуров В.В., Петров К.А. // Технология и товароведение инновационных пищевых продуктов Издательство: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования "Государственный университет - учебно-научно-производственный комплекс" (Орел) № 5 (28). - 2014. С. 79-86.

3. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верхотуров В.В., Перк А.А., Петров К.А. // Вестник Бурятской

государственной сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова. - 2015. № 1 (38). С. 127-134.

4. The Role of Plant Fatty Acids in Regulation of the Adaptation of Organisms to the Cold Climate in Cryolithic Zone of Yakutia / Petrov K.A., Dudareva L.V., **Nokhsorov V.V.**, Perk A.A., Chepalov V.A., Sophronova V.E., Voinikov V.K., Zulfugarov I.S., Lee C-H. // Journal of Life Science. - 2016 Vol. 26. № 5. P. 519-530.

5. Жирнокислотный состав липидов и кормовая ценность растений Якутии / **Нохсоров В.В.**, Столбикова А.В. // Ломоносов – 2013: XX Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых, секция «Биология». – Москва: МГУ имени М.В. Ломоносова, 2013. С. 307-308.

6. Липидный состав некоторых растений Центральной Якутии / **Нохсоров В.В.**, Иванова Н.Н., Чепалов В.А., Петров К.А. // Химия: образование, наука, технология. Сборник трудов всероссийской научно-практической конференции с элементами научной школы. Якутск: Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, 2014. С. 399-402.

7. Сезонная динамика содержания общих липидов в листьях одно- и многолетних травянистых растений растений криолитозоны / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Чепалов В.А., Перк А.А., Петров К.А. // Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 389.

8. Содержание общих липидов в хвое и почках древесно-кустарниковых растений Якутии / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Чепалов В.А., Перк А.А., Петров К.А. // Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 390.

9. Фосфолипиды и жирные кислоты у одно- и многолетних травянистых растений криолитозоны / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Чепалов В.А., Перк А.А., Петров К.А. // Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 391.

10. Особенности сезонной динамики содержания фосфолипидов и жирных кислот у хвоей Полюса холода (Якутия) / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Чепалов В.А., Перк А.А., Петров К.А. // Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 392.

11. Содержание фосфолипидов и жирных кислот в хвое и почках древесных растений Якутии / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Чепалов В.А., Перк А.А., Петров К.А. // Растения в условиях глобальных и локальных

природно-климатических и антропогенных воздействий: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 393.

12. Липидная адаптация травянистых растений к условиям криолитозоны Якутии при гипотермии / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Чепалов В.А. // Факторы устойчивости растений и микроорганизмов в экстремальных природных условиях и техногенной среде: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием и школы молодых ученых. - Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2016. С. 137-138.

13. Свободные жирные кислоты и криорезистентность организмов в Якутии / **Нохсоров В.В.**, Чепалов В.А., Перк А.А., Петров К.А. // Новые материалы и технологии в условиях Арктики. Материалы международного симпозиума. – Якутск: Центр научного знания "Логос" (Ставрополь), 2014. С. 123-129.

14. Влияние холодового шока на содержание общих липидов и фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы / **Нохсоров В.В.**, Чепалов В.А., Перк А.А., Петров К.А. // Новые материалы и технологии в условиях арктики. Материалы международного симпозиума. - Якутск: Центр научного знания "Логос" (Ставрополь), 2014. С. 129-133

15. Сезонное содержание жирных кислот липидов у древесных растений Якутии / **Нохсоров В.В.**, Дударева Л.В., Чепалов В.А., Перк А.А., Петров К.А. // Сборник содержит тезисы докладов, посвященных изучению, сохранению, мониторингу и рациональному использованию лесных генетических ресурсов Сибири, Урала, Дальнего Востока и других территорий России, а также зарубежных государств, представленных на 4-ом международном совещании по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири. - Барнаул, Россия. - 2015. С. 124-126.

16. Жирнокислотный состав липидов и питательная ценность зеленого криокорма / **Нохсоров В.В.**, Столбикова А.В., Перк А.А., Соколова Н.А., Чепалов В.А., Дударева Л.В., Петров К.А. // Сборник тезисов Всероссийской научной конференции с международным участием "Инновационные направления современной физиологии растений" в рамках Годичного собрания Общества физиологов растений России. – Москва. - 2013. С. 311.

17. Жирнокислотный состав липидов и кормовая ценность *Equisetum variegatum*, *E. scirpoides* и *E. arvense* / **Нохсоров В.В.**, Столбикова А.В., Чепалов В.А., Соколова Н.А., Перк А.А., Дударева Л.В., Петров К.А. // Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде / Материалы Всероссийской научной конференции. - Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2013. С. 176-178.