

Лекция 13

Өсімдіктерге төмен температураның әсері

- **1. Төмен температураға төзімділік**
- Әр түрлі жерде өсетін өсімдіктерге қалыпты температура әр түрлі болады.
- Сол түстіктегі өсімдіктер -60°C градуста да өсе алады.
- Жылыны жақсы көретін өсімдіктер $1-10^{\circ}\text{C}$ температурада өліп қалады
- Мақта өсімдіктері $1-3^{\circ}\text{C}$ өліп қалады какао - 8°C –бірнеше сағаттың ішінде.



- **Өсімдіктердің суық жағдайдағы пайда болатын реакциялар**

- 1. Суды жапырақтарға жеткізуінің нашарлануы себебінен тургорды жоғалту
- 2. Гидролиз процестердің ұлғаюыб белоксыз азоттың (пролин және т.б.), моноқанттардың жиналуы.
- 3. Төмен молекулалық белоктың мөлшерінің және гетерогендігінің ұлғаюы (26, 32 кД).



- Мембрананың өткізгіштігінің ұлғаюуы

Ол бірініші реттік реакцияларға жатады, кальций иондарының жоғалтуымен байланысты.

- Мысалы, қыстық бидайда кальций иондарының мөлшері төмендейді, мембрана өткізгіштігі ұлғаяды; әртүрлі иондар, мысалы, калий иондары, органикалық қышқылдар және қанттар цитоплазмадан клеткалық қабығына және клетка аралық кеңістікке шығады.
- Кальций иондары да клеткалық қабығына шығады, бірақ цитоплазмада да оның концентрациясы ұлғаяды, H^+ -АТФазаның активтігі ұлғаяды



- Протондардың активті тасмалдануы екінші ретті активті тасмалдануын ырықтандырады, калий иондары қайтып кіреді.
-
- Нәтижесінде, судың сіңіруі және клеткадан шыққан заттар ұлғаяды. Клеткалық сөлі экстраклеткалық кеңістіктен клеткаға кіреді, содан кейін клетка зақымданудан қайта құрылады.



- Өте төмен температурада кальций өте көп мөлшерде мембранадан шығады.
- Цитоплазмада оның мөлшері ұлғаяды, мембрандық құрылымдар, мембрандық энзимдердің жұмысы бұзылады.
- **H-АТФаза активтігін жоғалтады**, ал **фосфолипазалар активтенеді**, иондар шығады, мембрандықлипидтер деградацияланады. Осындай зақымдану қайтымсыз болады.



- Мембрананың өткізгіштігінің өзгеруі май қышқылдардың құрамымен байланысты: қаныққан май қышқылдар сұйық кристалдық күйінен гель түріне айналып кетеді
- .
- Мембранада неғұрылым қаныққан май қышқылдар көп болса, ол қатты болады, лабильды емес болады., олар тез зақымдаады.
- Өсімдіктердің май қышқылдардың десатуразалар бойынша дефектті мутантары төмен температураны көтере алмайды.
- Гендік инженерия әдістер бойынша өсімдіктердің десатуразаларын зерттегенде мембрананың сұйықтығы өзгергенін дәлелденген.

- Қанықпаған деңгейлерін жоғарылатқана, төмен температураға төзімді болған, ал қаныққан деңгейі жоғарыланғанда – керісінше.
- Арабидопсис мутанттарында *fad5*, *fad6*, гендер бойынша, хлоропласттың десатуразаларының синтезіне жауапты, хлороз байқалған, хлоропласттардың формасы өзгерген.
- Фосфолипидтердің құрамы өзгереді, липидтер фосфаттарды жоғалтады, бос май қышқылдардың мөлшері азаяды.



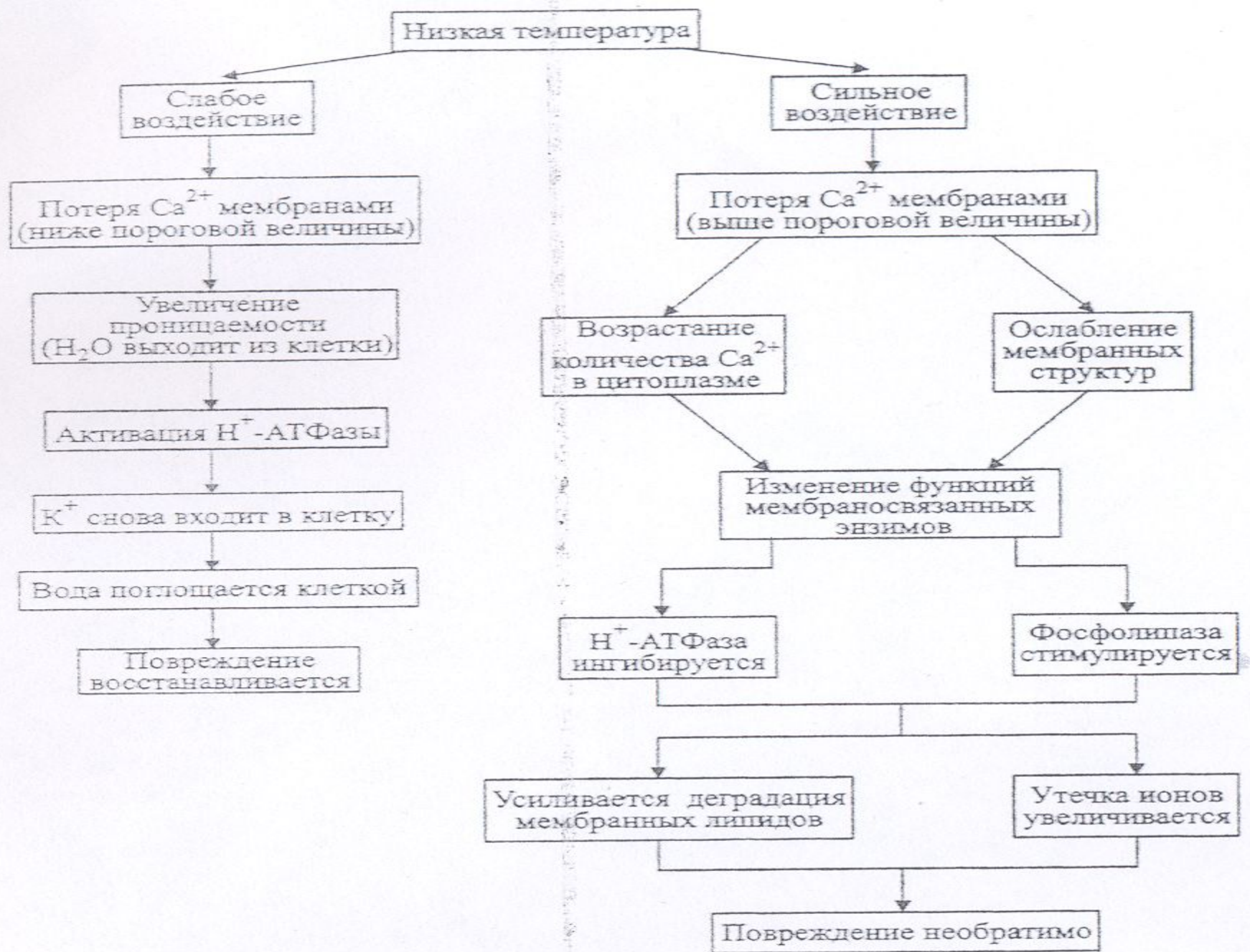


Рис. 5. 1. Влияние низкой температуры на мембраны в зависимости от силы воздействия

Мембрананың дезинтеграциясы

Бос радикалдардың мөлшері
көбейеді

СОД-тің
активтігі
төмендейді

МДА-тің
мөлшері
ұлғаяды

Липидтердің асқын
тотығу процесстер
ұлағаяды





Өсімдіктердің өмір үре
алматынының негізгі себептері

Мембрананың
өткізгіштігінің
қайтымсыз
ұлғаюы

Клетканың
метаболизмі
нарашлайды

Улы заттардың
жинақталуы

• Төмен температураға адаптациялардың жолдары

- 1. Төзімді өсімдіктердің мембраналары тұрақты болады, кальцийді аз жоғалтады
- 2. Май қышқылдарды біраз уақыт қанықпаған күйде ұстау арқылы мембраналарды дезинтеграциядан сақтап қалудесатуразалардың активтігін жоғарлату немесе жоғары деңгейде ұстап тұру.
- 3. Суыққа төзімді өсімдіктердің ферменттері температураның кең диапазонында активтігін сақтайды. Олардың оптимальды температурасы жылыны жақсы көретін өсімдіктерге қарағанада төмен болады.
- Нәтижесінде синтез процестердің белсенділігі жоғары болады, сонымен қатар қанықпаған май қышқылдардың синтезі.
- Оларға НАДФН-тың көп мөлшері қажет

Төзімді өсімдіктерде НАДФН-тың көзі – пентозофосфатты жол болып келеді. Ол стресс жағдайда активтенеді

Тұрақты өсімдіктерде фотосинтез төмен температура ұзақ әсер еткенде ғана бұзылады.

Жапырақтарға метаболиттердің тасмалдануы температураның кең диапазонында тұрақты болады, донорлы-акцепторлық байланыстар да сақталады.

Суыққа төзімді өсімдіктерде қантардың мөлшері көп болады. Олар көп уақытта тыныс алу процесін, әр түрлі биосинтез процестерді керекті деңгейде ұстай алады



- Төмен температурада суықтың с стресс белоктары синтезделеді.
-
- Протекторлық белоктарға **десатуразаларда жатады.**
- Төзімді өсімдіктер улы заттарды детоксикацияландыра алады.
-
- Аммиак органикалық кетоқышқылдармен байланысады, олардың синтезі стресс жағдайда тыныс алу процесіте қарқындайды
-



- Өсімдіктердің төмен температураға төзімділігін арттыру жолдары

- Төмен температураға акклимация барысында дәндерді шынықтыру.
- Өнген дәндерді (огурцы, томаты, дня) бірнеше күн 12 сағат бойынша төмен оң ($1—5^{\circ}\text{C}$) және жоғары ($10—20^{\circ}\text{C}$) температурада ұстау.



Акклимация барысында адаптивті өзгерістер пайда болады - мембрананың май қышқылдық компоненттерінің қанықпағандығы ұлғаяды, стресс белоктар синтезделеді, детоксикация жүйелер құрылады.

Температура 0°C –қа дейін күрт төмендегенде, суықты шок туғызады, ол өсімдіктерді зақымдатады.



- **Өсімдіктердің суыққа төзімділігі микроэлементтердің**
- **0,25%-тік ерітіндісінде (бор қышқылдың, мырыштың сульфаты, мыстың сульфаты бар ерітінді, нитрат немесе аммоний молибдат ерітіндісінде, янтар қышқыл ерітіндісінде.**

- **Экзогендік фитогормондар мен өндегенде де төзімділігі жоғарылайды-АБК и ЦК.**

- **АБК өсуін тежейді, ал цитокинин белок синтезін шынықтыру температураларда ұлғайтады.**



**Белоктың ингибиторларымен өндегенде, және
гиббереллинменб ауксинмен өндегенде,
төзімділігі төмендейді.**

**Калий иондармен қамтамасыз етілгенде,
репарация процестер басталады, тургор қысымы
жоғарылайды, мембраналар сақталады.**

•

**Таким образом, закалке способствует
применение веществ, ингибирующих рост и
стабилизирующих целостность мембран и синтез
белка.**



- **Аязға төзімділік**

- Төмен теріс температураға төзімділік – қысқа төзімділігінің көрсеткіші. Ол өсімдіктердің қысты жақсы өткізудің көрсеткіші
- (вымерзание, выпревание, ледяную корку, и др.).
- Онда зақымдану процестерге мұздың пайда болуы және онымен байланысты су тапшылығы қосылады.

- Проблема морозостойкости изучается несколько столетий.
- Было создано много теорий, с помощью которых пытались объяснить причины гибели растений от мороза (потеря тепла, разрыв сосудов, обезвоживание, льдообразование, повышение кислотности и концентрации клеточного сока, достижения специфического минимума температур и др.).

- Бірінші рет ол проблеманы **Н. А. Максимов (1913)** кітабында қарастырды. «Обезвоживающее и механическое деформирующее влияние льда на протоплазму».



- **Төмен теріс температурадағы өсімдіктердің зақымдану себептері**

- - Клеткада және клеткааралық кеңістікте мұздың пайда болуы. Температура тез төмендегенде клеткада - цитоплазма, вакуольде-мұз пайда болады.
- Егер температураны өте тез төмендетсе, мысалы сұйық азотпен(-196 °C), онда мұз пайда бола алмайды.
- **Су аморфты мұз күйінде мұзданады.**



- Криоконсервация клетканың осы қасиетіне негізделген
- Плазмида алу үшін қолданатын және трансформацияға қолданатын бактерияларды сұйық азотта сақтауға болады.
- Бірақ проблема оны еріту әдістерінде
- Бактерияларды және жануарлар клеткаларын тез еріту керек мұздың кристалдары пайда болмай тұрып.



Цитоплазма біркелкі ериді. равномерно.

Өсімдіктердің вакуоль бар болғандықтан клетка мембранасының суды өткізгіш қасиеті тонопластқа қарағанда жоғары болады.

Сондықтан вакуоль жәй ериді и су клетканың органеллаларын кіреді.

Онда митохондриялар және хлоропласттар ісінеді , осмостық шоктан жарылады, клетка өліп қалады.



**Вакуоль оттаивает
медленно и вся вода
проникает во
внутриклеточные орг**

**Набухание митохондрий
и хлоропластов**

**Разрыв от
осмотического шока**

Смерть клетки

Постепенное понижение температуры в естественных условиях

Образованию льда в межклетниках

Образование льда внутри клеток

Обезвоживание клетки и ее деформация

Кристаллы льда вытесняют из межклетников воздух, и замерзающая ткань выглядит прозрачной

При оттаивании межклетники заполняются водой, которая затем поглощается клетками, если они еще не погибли от мороза.

Точка вымерзания зависит от силы воздействия, физиологического состояния растений и их готовности к перезимовке.

Теріс төмен температурада клетканың зақымдану себептері:

- Сусыздану
- Мұзбен механикалық қысылу, клеткалық құрылымдар зақымданады.
- Сусыздану клеткааралықта суды мұздар тарту арқасында пайда болады.

Это иссушающее действие льда, особенно опасное при длительном действии низких температур, сходно с обезвоживанием при засухе.

- При длительном действии мороза кристаллы вырастают до значительных размеров и могут не только сжимать клетки, но и повреждать плазмалемму.



- **Признаки повреждения :**
- **- потеря тургора,**
- **-инфильтрация межклетников водой, в**
- **- вымывание ионов и сахаров из клеток в результате повреждения мембранных систем активного транспорта - АТФаз тонопласта и плазмалеммы.**



Нарушение целостности мембран

Деградация структуры белковых и липидных компонентов мембран

Денатурация мембранных белков, связанная с дегидратацией

Ингибирование ферментов

Повреждение метаболизма клеток

Накопление вплоть до токсических концентраций неорганических и органических веществ, образующихся вследствие дегградации клеток в процессе замерзания

Высаливание макромолекул, что способствует инактивации активного транспорта

Повреждение
метаболизма клеток

Нарушение фото- и
окислительного
фосфорилирования

Усиление
гидролиза
фосфолипидов

Повышение активности
фосфолипаз

Потеря
мембранами
свойства
полупроницаемости
и

Ускорение выхода
веществ из клеток

Нарушение гомеостаза
вследствие снижения рН и уровня
АТФ, возрастание активности
свободно-радикальных реакций и
т. п

- **Приспособления растений к низким отрицательным температурам**
- Формирование физиологического механизма устойчивости к перезимовке складывается из двух этапов.
- **Первый** — уход от воздействия путем перехода в состояние покоя. Обезвоживание ткани, например семена,
- Для закаливания необходимо, чтобы свободная вода из клетки быстро транспортировалась в межклетники.
- Это обеспечивается поддержанием высокой проницаемости мембран. Увеличению проницаемости, потере воды способствует трансформация белков и мембранных белков-ферментов.
- Однако определяющими становятся **особенности липидного состава** мембран растений.
- Изменяются физические и химические свойства мембран в направлении возрастания содержания ненасыщенных жирных кислот.
- Чем устойчивее растение, тем выше индекс ненасыщенности двойных связей жирных кислот липидов.
- При закаливании повышается содержание липидов мембранных фосфолипидов и увеличивается их ненасыщенность.
- Накапливаются выполняющие защитную функцию криопротекторы. Снижается точка замерзания цитоплазмы

**Увеличение содержания
ненасыщенных жирных
кислот**

**Снижение температуры
фазового перехода липидов из
жидкокристаллического
состояния в гель.**

**Снижение
проницаемости
мембран**

**У морозостойких растений
она лежит ниже точки
замерзания, а у
неустойчивых она выше 0 °С**

Активация фосфолипазы приводит к накоплению свободных жирных.

Изменения в энергетике клетки

Упрощение превращения энергии дыхательных субстратов в тепло

Жирные кислоты в митохондриях становятся не только основными субстратами окисления, но и важнейшим регулятором — разобщителем дыхания и фосфорилирования

В обычных условиях откачивание H^+ из внутреннего объема митохондрий наружу посредством ферментов ЭТЦ сопряжено с окислением дыхательных субстратов в продукты (1).

При пониженной температуре откачанные из митохондрий протоны водорода на внешней поверхности мембраны присоединяются к анионам жирных кислот $RCOO^-$ (2). Получающаяся при этом протонированная форма жирной кислоты $COOH$ диффундирует через мембрану (3) и диссоциирует на ее внутренней поверхности, давая $RCOO^- H^+$ (4). Протоны компенсируют внутри митохондрий нехватку ионов водорода, удаляемых оттуда дыхательной цепью.

В обычных условиях откачивание H^+ из внутреннего объема митохондрий наружу посредством ферментов ЭТЦ сопряжено с окислением дыхательных субстратов в продукты .

При пониженной температуре откачанные из митохондрий **протоны водорода** на внешней поверхности мембраны присоединяются к анионам жирных кислот $RCOO^-$ (2).

Получающаяся при этом **протонированная форма жирной кислоты** $COOH$ диффундирует через мембрану (3) и **диссоциирует на ее внутренней поверхности, давая $RCOO^-$ и H^+** (4).

Протоны компенсируют внутри митохондрий нехватку ионов водорода, удаляемых оттуда

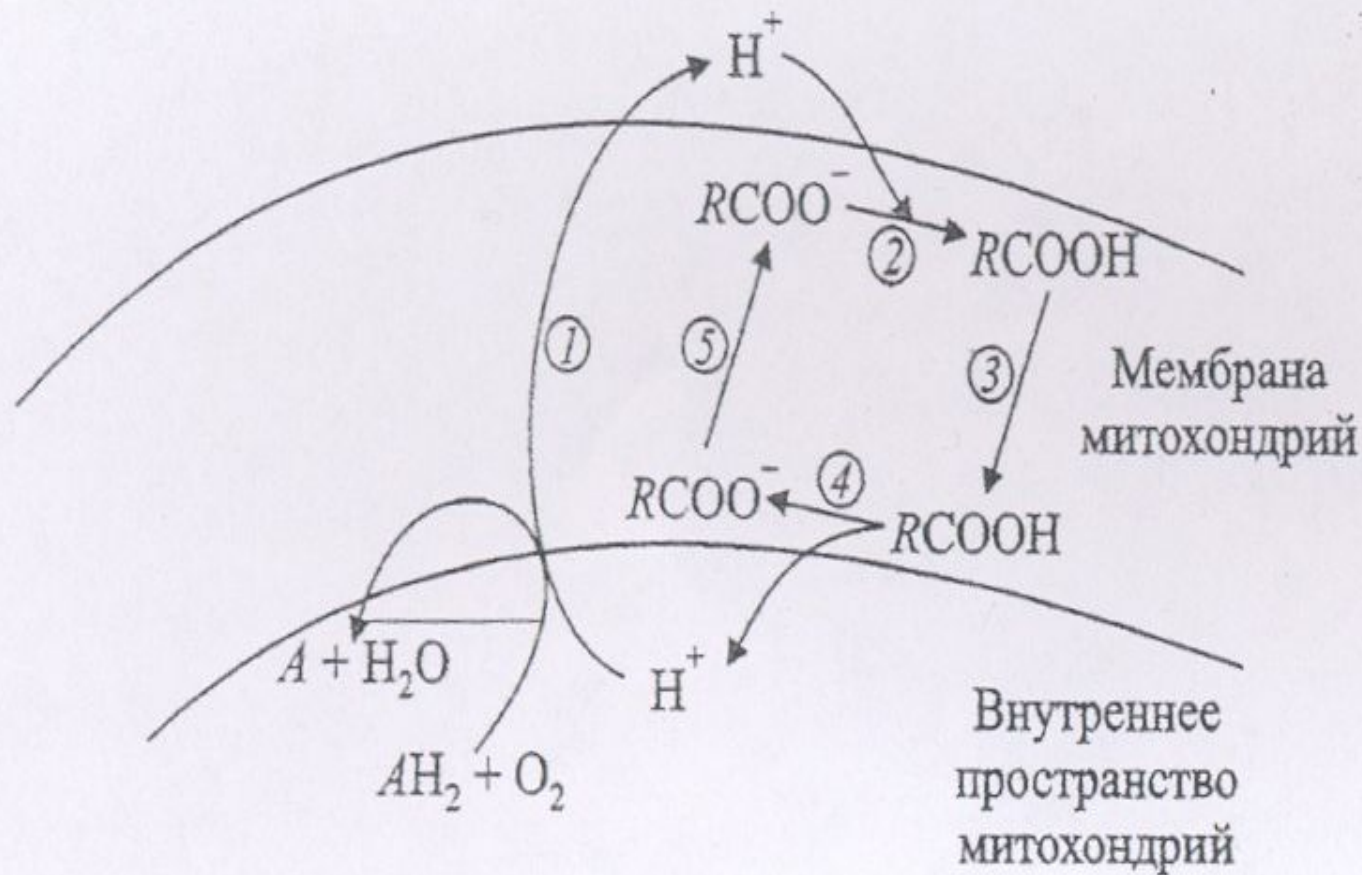


Рис. 5. 2. Роль свободных жирных кислот в генерации тепла в митохондриях при низкой температуре [по: В. П. Скулачев, 1998].

$RCOOH$, $RCOO^-$ – жирная кислота и ее анион, AH_2 – дыхательный субстрат, A – продукт дыхания. Объяснения в тексте.

Образующийся **анион COO^-** - возвращается наружу (5) при участии митохондриальных белков — анионных переносчиков, в частности **АТФ/АДФ-антипортера**.

Его главная функция - обмен аниона внешнего (цитозольного) АДФ на внутримитохондриальный анион АТФ, образованный **АТФ-синтазой**.

Антипортер хорошо различает гидрофильные анионы, например АДФ и ГДФ. Однако в отношении гидрофобных анионов такой избирательности не наблюдается.

Поэтому **АТФ/АДФ-антипортер** оказывается неспособным к транспорту анионов жирных кислот.

Разобщающий белок митохондрий, близкий к АТФ/АДФ-антипортеру, в отличие от последнего неспособен транспортировать нуклеотиды, но сохранял способность переносить анионы жирных кислот.

При адаптации к низкой температуре разобщающий белок включается наряду с АТФ/АДФ-антипортером в транспорт анионов жирных кислот через митохондриальную мембрану.



В результате конкурентного блокирования **АТФ/АДФ-антипортера** жирными кислотами **транспорт АДФ и АТФ** через внутреннюю мембрану митохондрий **ингибируется, повышается активность альтернативного пути транспорта электронов** и усиливается **рассеивание энергии в виде тепла**.

Поэтому в тканях растений зимостойкой озимой пшеницы митохондрии генерируют тепло.

Температура побегов пшеницы в течение некоторого времени остается более высокой, чем температура окружающей среды.

Альтернативный путь в этот период выполняет защитную функцию, способствуя ускорению окисления. Однако вклад альтернативного пути слишком мал, чтобы быть ответственным за перестройку всего дыхательного процесса



- В ходе закаливания происходит более масштабная **перестройка дыхания**:
- - снижаются интенсивность поглощения кислорода и дыхательный коэффициент,
- - увеличивается активность дегидрогеназ, что сопровождается появлением новых изоферментов (пероксидаз, каталаз, полифенолоксидаз, цитохромоксидаз).
- Понижение интенсивности дыхания происходит в **меньшей степени у морозоустойчивых сортов**, активность дегидрогеназ возрастает в первую фазу закаливания и убывает во вторую, но **опять-таки меньше у устойчивых сортов.**

Повышение активности дегидрогеназ связано с усилением их роли в **поставке НАДФН**, необходимых для усиливающихся в это время синтетических процессов обмена и накопления защитных веществ (сахаров, аминокислот, белков).

При закалке у растений **зимостойкого сорта озимой пшеницы** в отличие от неустойчивого, отмечено повышение **энергетической эффективности дыхания**.

Активность **АТФазы** снижается медленнее у **морозоустойчивого сорта**. дыхание митохондрий (по кислороду) сначала возрастает, что связано с повышенным расходом энергии на адаптационные процессы.

Таким образом, закаливание растений устойчивого сорта отрицательными температурами сопряжено как с ускорением выработки энергии за счет более высокого уровня эффективности дыхания. так я

- **Закаливание** ведет также к появлению **необычных форм митохондрий** (гантелевидных, чашевидных, вплоть до образования митохондриального ретикулума). с которыми связывают высокий уровень энергетического обмена.
- У растений с **ретикулярным типом организации митохондрий** отмечена **эффективная метаболическая адаптация**, направленная на синтез криозащитных веществ и пролиферацию мембранных систем.
- При низких температурах в проростках высокоморозоустойчивых злаков изменяется электрофоретический состав растворимого белка и возможен его синтез, интенсивность которого составляет около 30% от уровня при нормальных температурных условиях.

Поскольку при охлаждении, так же как и при засухе или засолении, в клетке происходят осмотические изменения, воздействие низкой температуры воспринимают **осмосенсоры** в результате механических изменений плазматической мембраны, которые ведут к изменениям физического состояния цитоскелета и к **осмотическому взрыву**.

Последовательность реакций, которые приводят к изменению экспрессии генов и синтезу низкотемпературных стрессовых белков, фактически идентична представленной выше (см. рис. 4. 9) в связи с действием засухи и засоления.

Отличие состоит лишь в замене белковых факторов транскрипции

DREB2 на DREB1.

- В состав синтезирующихся белков входят **десатуразы жирных кислот, белки дегидратации, относящиеся к семейству LEA.**
- Эти гидрофильные и стабильные при изменении температуры белки взаимодействуют с различными клеточными структурами, уменьшают количество воды в клетках и предохраняют их от дегградации.
- .



Кроме дегидринов в состав индуцируемых холодом белков входят **белки-антифризы** или **белки холодового шока** (**БХШ** по аналогии с **БТШ**).

Эти белки, локализованные в эпидермисе или в клетках, окружающих межклетники, **секретируются в клеточную стенку**, адсорбируются на поверхности кристаллов льда и блокируют их рост.



Обнаружен высокий процент гомологии БТШ с белками патогенеза (PRбелками): эндоглюканазой, хитиназой и тауматиномом (сладким белком из плодов *Thaumatococcus danielli* семейства *Marantaceae*, который в 750—1000 раз слаще сахарозы).

Белки холодового стресса:

- ферменты антиоксидантной защиты, - -
различные гидролазы, а также ферменты биосинтеза веществ -криопротекторов.



Синтезу хололовых белков может способствовать тепло, генерируемое митохондриями в первый период воздействия холода.

Синтез белков, модулированных холодовым закаливанием, коррелирует с развитием холодо- и морозоустойчивости



- Перенесению замораживания способствуют также образование и накопление **криопротекторов**.
- Для их формирования необходимы как гидролитические, так и синтетические процессы. Это полимеры, способные связывать большое количество воды, — гидрофильные белки, моно- и олигосахариды.
- При закаливании происходит накопление не только олигосахаридов и полифруктанов, но и **моносахаридов**: фруктозы и глюкозы, дисахаридов: сахарозы, мальтозы, трегалозы, гентиобиозы; трисахаридов — раффинозы. Зимой сахара составляют 50—60% сухой массы в цитоплазме и органеллах.
- Вода, связываемая этими молекулами в форме гидратных оболочек, не замерзает и не трансформируется, оставаясь в клетке.



При действии низких температур у морозоустойчивых растений усиливается синтез крахмала, и в цитоплазме накапливаются сахара.

У многих растений возрастает водорастворимость белков. Чем выше их содержание, тем больше способность клетки к выдерживанию низких температур.

К **полимерам-криопротекторам** относятся также молекулы гемицеллюлоз (ксиланы, арабиноксиланы).



спирты. глицерол, сорбитол, маннитол, аминокислоты. например пролин, который способен заменять воду в гидратной оболочке белков.

- Образование этих соединений приводит к снижению точки замерзания цитоплазмы. Так клетки защищаются от образования внутриклеточного льда и чрезмерного обезвоживания.
- Криорезистентность определяет стабилизацию мембран.



Существуют два механизма защиты мембран криопротекторами.

Во-первых, сахара снижают эффективную концентрацию токсических веществ, образуя гликозиды, и обладают стабилизирующими свойствами.

Завидный эффект могут создавать и токсичные вещества при совместном действии, если их концентрация в процессе замерзания остается ниже повреждающего уровня.



- **Во-вторых, специфические гидрофильные белки непосредственно взаимодействуют с мембранами, предохраняя их от повреждения.**
- Они обладают необычно высокой эффективностью.
- У морозоустойчивых растений в период подготовки к зиме накапливаются запасные вещества, которые используются затем при возобновлении роста.
- Таким образом. **в первой фазе закаливания основные перестройки связаны с удалением воды из клеток в межклетники, с синтезом криопротекторов и других запасных веществ. необходимых для поддержания метаболизма при остановке роста растений.**



- Во время второй фазы закаливания, когда происходят постепенное понижение температуры до $-1-2^{\circ}\text{C}$ и ниже со скоростью $2-3^{\circ}\text{C}$ в сутки, **в межклетниках образуется лед** и начинают **функционировать механизмы защиты от обезвоживания**, подготовленные в течение первой фазы.
- Межклеточный лед предотвращает образование льда в клетках.
- **Вторая фаза** характеризуется значительными структурными изменениями.
- Осуществляются два основных приспособления.
- **Во-первых**, транспорт оставшейся после прохождения первой фазы закаливания свободной воды из клетки.



- **Основную роль в транспорте свободной воды** из клеток к местам внеклеточного образования льда играют **мембраны**.
- Закаленные клетки не повреждаются концентрированным клеточным соком, так как в этот период они находятся в химически инертном состоянии.
- По мере усиления морозов **объем клеток** вследствие оттока воды **уменьшается**, а потом остается без изменений, несмотря на продолжение льдообразования в межклетниках.
- Возможно, в этот период происходит замещение воды клеток воздухом, которое имеет большое значение для выживания растений, так как предохраняет клетки от деформации.



- Когда наступает оттепель, растения утрачивают свойства, приобретенные во время закаливания, и уровень их морозостойкости резко падает, причем происходит это всего за один-два дня.
- При последующем понижении температуры растения опять проходят **вторую фазу закаливания** и уровень их морозостойкости снова повышается.
- Однако если температура понижается очень быстро, растение может погибнуть.
- Поэтому перенесение растением зимнего периода определяется не только способностью вытягивать в условиях очень низких температур, но и зимостойкостью в целом. Т. е. возможностью адаптироваться к повторяющимся оттепелям

- **Искусственное закаливание растений**
- На морозостойкость положительное влияние оказывает обработка семян **микроэлементами**:
- **ЦИНК** повышает содержание связанной воды и усиливает накопление сахаров, а **молибден** способствует увеличению содержания общего и белкового азота.
- Сходный эффект оказывают **кобальт, медь, ванадий и другие элементы**.
- Повреждение мембран предотвращает экзогенное внесение **1-2 ммоль/л раствора АТФ**, что более эффективно, чем обработка низкомолекулярными углеводами (сахарозой и глюкозой).
- Криопротекторное действие АТФ связывают с предотвращением его освобождения из мембран

- Известен прием повышения устойчивости в случае кратковременного предварительного выдерживания растений при низких температурах. В это время происходит закалка, аналогичная той, что характерна для естественных условий осенью.
- Предпосевная обработка фитогормонами способствует повышению не только холодостойкости, но и морозоустойчивости.
- При использовании веществ, повышающих устойчивость к действию низких отрицательных температур, следует учитывать этапы формирования приспособления в естественных условиях среды.
- Если в первой фазе это могут быть вещества

- Тепловое закаливание требует меньше времени, чем холодовое. В этом случае увеличение теплоустойчивости отмечается через несколько часов после повышения температуры, а максимальный эффект достигается в течение первых суток.
- Современные способы получения устойчивых к низким температурам организмов, как и при других воздействиях, сводятся к созданию высокорезистентных трансгенных растений, т. е. растений с введением в геном чужеродных генов, придающих им новые свойства. Несмотря на то что стресс-резистентность — мультигенный признак, имеются определенные успехи в этом направлении.



- Они связаны с поднятием осмотического потенциала и со стабилизацией мембран и макромолекулярных структур.
- Так, например, холиндегидрогеназа из превращает холин в бетаин. Ген *CodA* вводится в растение табака, сои, картофеля, что ведет к повышению активности холиндегидрогеназы и повышению устойчивости к замораживанию, а также засолению.
- Введение гена *CodA* из *E. coli* в арабидопсис повышало активность холиноксидазы — фермента, который также катализирует превращение холина в глицин-бетаин. Эта

- **Сверхэкспрессия гена СОД** в люцерне снижала уровень свободнорадикальных процессов и **защищала растения от повреждения при замораживании.**
- Поскольку установлена четкая корреляция между чувствительностью к охлаждению и содержанием ненасыщенных жирных кислот, интенсивно ведутся работы и в направлении повышения степени **ненасыщенности жирнокислотных компонентов.**
- В частности, **введение гена десатуразы** увеличивало содержание **ди- и триеновых кислот**, что сопровождалось возрастанием как **стойкости мембранных структур, так и устойчивости растений к охлаждению.**