

УДК 581.1.632.4

ГЛІКОЛІПІДИ ФОТОСИНТЕТИЧНИХ МЕМБРАН РІЗНИХ СОРТІВ ПШЕНЦІ *TRITICUM AESTIVUM* ЗА ДІЇ БІОТИЧНОГО СТРЕСОРУ

© С. В. Фомаїді, В. Н. Белава, О. О. Панюта, Н. Ю. Таран

Досліджували вміст гліколіпідів фотосинтетичних мембран у проростків пшениці за інфікування збудником церкоспорельозу. Ліпіди розділяли методом тонкошарової хроматографії. Встановили, що для стійкого сорту пшениці характерно поступове зниження вмісту ліпідів; в проростках сприйнятливої сорту за патогенезу динаміка вмісту гліколіпідів відрізнялась. Такі відмінності складу досліджуваних ліпідів пов'язано зі стійкістю сорту за патогенезу

Ключові слова: моногалактозилдіацилгліцерол, дигалактозилдіацилгліцерол, сульфохіновозилдіацилгліцерол, пшениця, суспензія конідій, церкоспорельоз, біотичний стресор

The content of photosynthetic membranes glycolipids in wheat seedlings under eyespot causal agent was investigated. Lipids were separated by thin layer chromatography. It was established that for the resistant variety was typical gradual reduction of all investigated lipids; in seedlings of susceptible variety the dynamic of glycolipids was different. Such differences of studied lipids in seedlings of different wheat varieties could be associated with resistance during pathogenesis

Keywords: monogalactosyl diacylglycerol, digalactosyl diacylglycerol, sulfoquinovosyl diacylglycerol, wheat, suspension of conidia, eyespot, biotic stressor

1. Вступ

Рослини адаптуються до стресових факторів за допомогою складного комплексу захисних реакцій. Одними із перших у відповідь на всі види стресу є реакції фотосинтетичного апарату. Наявність значної якісної аналогії в різноманітті фізіологічних реакцій рослин на різні типи стресорів дозволяє припустити існування єдиної початкової ланки, загальних принципів і механізмів у формуванні відповіді на стрес. В якості такого універсального компонента може розглядатися окиснювальний стрес, розвиток якого на даний момент показано за дії на рослини найрізноманітніших несприятливих чинників: посухи, засолення, гіпо- та гіпертермії, вірусної і бактерійної інфекцій тощо [1–3].

В фотосинтезуючих тканинах окиснювальний стрес, який характеризується посиленням продукування активних форм кисню (АФК), впливає на роботу хлоропластів, а саме, на функціонування електрон-транспортного ланцюга, в результаті роботи якого генерується значна частина АФК в рослинній клітині [4]. Збільшення продукції АФК в стресових умовах призводить до активації окиснювальних процесів, в тому числі перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ), що протікає і в нормі на певному рівні [5]. Інтенсифікація ПОЛ спричинює зміни властивостей ліпідного комплексу мембран і модифікації метаболізму всієї клітини.

Ліпідна складова тилакоїдних мембран репрезентована, в основному, гліколіпідами, а саме нейтральними галактоліпідами – моногалактозилдіацилгліцеролом (МГДГ) і дигалактозилдіацилгліцеролом (ДГДГ), а також аніонним ліпідом – сульфохіновозилдіацилгліцеролом (СХДГ), або сульфоліпідом. Однією з фізіологічних функцій МГДГ і ДГДГ є стабілізація тилакоїдних мембран, збірка білків, сигнальна трансдукція, стресостійкість, включаючи стійкість до хвороб [6, 7]. За впливу різних абіотичних або біотичних стресів поліненасичені жирні кислоти можуть

вивільнятися з гліколіпідів [8] і перетворюватися в оксиліпіни, до яких належить жасмонова кислота [9].

2. Літературний огляд

За даними літератури за патогенезу серед інших реакцій відбуваються зміни в складі ліпідів та жирних кислот рослинних клітин, що може виступати ланкою формування стійкості рослин на атаку фітопатогену [10–13]. Дослідження впливу інфікування *Botrytis cinerea* на рослини *Arabidopsis thaliana* показало швидке збільшення синтезу фосфатидної кислоти, яка грає важливу роль у трансдукції сигналу (в реакції надчутливості) за патогенезу [14]. За інфікування *Pseudomonas syringae* виявили, що патогенез спричинює окиснення та деградацію галактоліпідів, в результаті чого утворюються сигнальні сполуки в рослинах *Arabidopsis thaliana* [15]. В той же час було доведено, що пластидні ліпіди чутливіші до цього ж патогену, а також встановлено, що різке збільшення інтенсивності окиснення МГДГ та ДГДГ за біотичного стресу відбувається значно пізніше ніж за впливу абіотичних стресових факторів [16]. Дослідження змін ліпідного складу листків картоплі за інфікування *Phytophthora infestans* показало зміну співвідношення галактоліпідів та триацилгліцеролів, а також активацію фосфоліпази. На думку автора [17] це пов'язано з формуванням захисних реакцій рослини у відповідь на інфікування. Наведені дані свідчать про зв'язок між ліпідним складом мембран та ступенем ураження рослин фітопатогеном.

3. Мета та задачі дослідження

Метою даного дослідження було з'ясувати зміни ліпідного комплексу при формуванні реакції відповіді проростків озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) різних сортів (сприйнятливої – Миронівська 808, відносно резистентного – Roazon) за інфікування збудником церкоспорельозу *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton.

Для досягнення поставленої мети були вирішені наступні задачі:

– дослідити відмінності ліпідного складу здорових проростків пшениці різних за сприйнятливістю до *P. herpotrichoides* сортів;

– визначити особливості трансформації компонентів ліпідного комплексу проростків озимої пшениці різних за сприйнятливістю сортів на ранніх етапах патогенезу.

4. Матеріали і методи

Проростки пшениці двох сортів різних за стійкістю до церкоспорельозу – сприйнятливого сорту Миронівська 808 та відносно резистентного сорту Roazon вирощували в умовах піщаної культури. Семидобові проростки пшениці інфікували суспензією конідій збудника церкоспорельозу [18]. Використовували високовірулентний штам 543 7/1 *P. herpotrichoides*, наданий лабораторією імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб Українського науково-дослідного інституту захисту рослин НААН України.

Ліпіди екстрагували методом Зілла і Хармона в модифікації Яковенко та Міхно і розділяли методом тонкошарової хроматографії на силікагелі в системі розчинників ацетон:толуол:вода (91:35:7) [19].

Результати оброблені статистично. Достовірність різниці між варіантами оцінювали за критерієм Стьюдента при рівні значущості $P \leq 0,05$.

5. Результати та їх обговорення

Біологічні мембрани, фотосинтезуючих органел зокрема, чутливі до дії будь-яких стресових чинників. Для підтримання цілісності та оптимальної плинності мембран за стресу рослинний організм здатний регулювати рівень гліцероліпідів – основних ліпідів фотосинтетичних мембран. Дослідження трансформацій вмісту складових цієї фракції ліпідів показало суттєві відмінності у динаміці розвитку реакції відповіді на ураження (шляхом інюкуляції суспензією конідій фітопатогенного гриба) суспензією конідій фітопатогенного гриба проростків двох різних за сприйнятливістю до *P. herpotrichoides* сортів пшениці. Для проростків сприйнятливого сорту Миронівська 808 було зафіксовано підвищення вмісту мажорного компонента фракції галактоліпідів – МГДГ на 20 % порівняно з контролем через добу після інфікування (рис. 1) з подальшим зниженням його вмісту. Для проростків відносно резистентного сорту Roazon відмічене зниження вмісту МГДГ на 30–45 % порівняно з контролем впродовж всього експерименту. На нашу думку стабільне зниження вмісту МГДГ за інфікування, ймовірно, є наслідком використання його як субстрату для утворення сигнальних речовин, наприклад, гліцерол-3-фосфату та азелаїнової кислоти, які відіграють ключову роль в індукції системної набуті стійкості до біотичних стресорів, та підвищують неспецифічну стійкість [20].

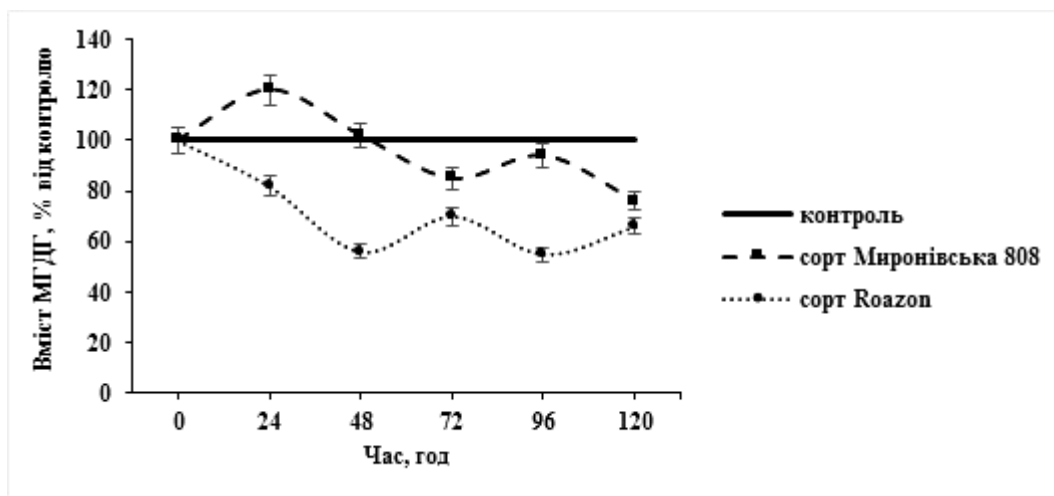


Рис. 1. Вміст МГДГ в проростках пшениці за інфікування *P. herpotrichoides*

Динаміка вмісту ДГДГ у проростках пшениці обох сортів була подібною до такої МГДГ (рис. 2). Проте, зниження вмісту ДГДГ у проростках сорту Roazon було більш стабільне, ніж МГДГ. Для проростків сорту Миронівська 808 зареєстровано рівень ДГДГ нижчий за контрольний, починаючи з 2 доби зараження до кінця експерименту (86–90 %). Оскільки, галактоліпіди є субстратом для утворення оксиліпінів, які беруть участь у формуванні стійкості рослин, передачі сигналів та їх підсиленні, інфікування активує сигнальні системи рослин, що призводить до формування реакції-відповіді на даний біотичний

стресор. Значні коливання вмісту галактоліпідів для сорту Миронівська 808, ймовірно, характеризують нестабільний стан захисних систем рослин цього сорту. Таким чином, дослідження зміни вмісту МГДГ і ДГДГ для проростків сорту Roazon показало стійке зниження вмісту галактоліпідів за інфікування *P. herpotrichoides*, що характеризує стан рослинного організму як стресовий і дозволяє припустити, що руйнація галактоліпідів також може бути наслідком вилучення галактози для укріплення стінок рослинної клітини для запобігання поширенню патогену.

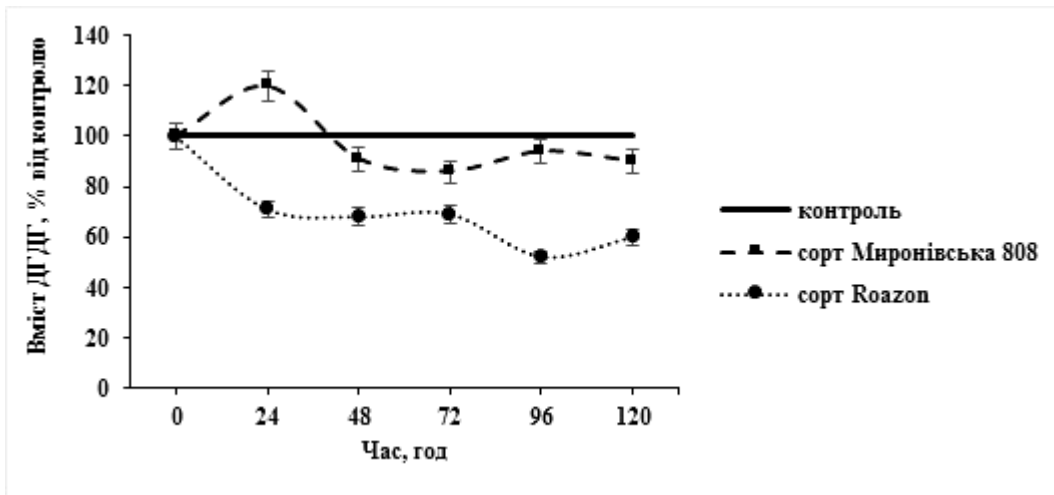


Рис. 2. Вміст ДГДГ в проростках пшениці за інфікування *P. herpotrichoides*

Відомо, що чим сильнішого стресу зазнає рослина, тим співвідношення МГДГ/ДГДГ менше [21]. За результатами наших досліджень, співвідношення МГДГ/ДГДГ через 120 год після інюкуляції суспензією конідій фітопатогенного гриба у проростках сприйнятливого сорту Миронівська 808 становило 0,84, а в проростках відносно резистентного сорту Roazon – 1,1, що підтверджує різний рівень стійкості досліджуваних сортів. Такі трансформаційні перебудови у складі галактоліпідів фотосинтетичних мембран можна пояснити тим, що частина МГДГ може бути використана для синтезу ДГДГ. Тобто, у сприйнятливого сорту такі перебудови суттєвіші і пояснюють зростання вмісту ДГДГ та зниження вмісту МГДГ на 5 добу експерименту.

Визначення вмісту СХДГ показало, що у проростків пшениці сприйнятливого сорту Миронівська 808 вміст цього ліпиду, який як відомо, забезпечує підтримання високого функціонального стану реакційного центру фотосистеми II за рахунок його властивості вступати в окисно-відновні реакції, був вищим або на рівні контролю впродовж всього експерименту (рис. 3). Найбільше значення (179 % від контролю) зафіксоване через 24 год після інюкуляції. Результати визначення вмісту МГДГ, ДГДГ та СХДГ для сприйнятливого сорту збігаються з отриманими нашою лабораторією даними про те, що гриб *P. herpotrichoides* на ранніх етапах патогенезу стимулює накопичення біомаси проростків сорту Миронівська 808, як субстрату для живлення і переходу до генеративної фази розвитку.

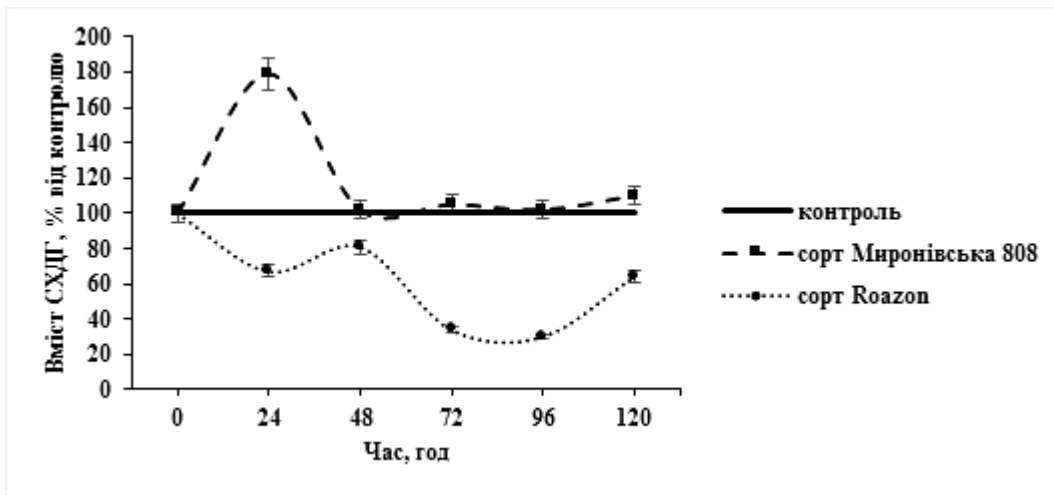


Рис. 3. Вміст СХДГ в проростках пшениці за інфікування *P. herpotrichoides*

Суттєве зниження вмісту сульфоліпідів впродовж експерименту в проростках сорту Roazon (від 81 % до 30 %), може бути зумовлене інтенсивним використанням сульфору для утворення специфічних пептидів, а саме захисних білків – лектинів та дефенсинів, індуція яких, за отриманими нами попередньо даними [22], відбувається на початку патогенезу та супроводжується накопиченням відповідних мРНК.

6. Висновки

Результати проведених досліджень показали, що за інфікування фітопатогенним грибом відбуваються трансформації ліпідного комплексу, а саме фракції гліколіпідів – МГДГ, ДГДГ, СХДГ, що свідчить про те, що в рослинному організмі ліпиди фотосинтетичних мембран включаються до захисних реакцій вже на перших годинах патогенезу. Динаміка вмісту галактоліпідів двох сортів різних за сприйнят-

ливістю відрізнялась. Для стійкого сорту характерне поступове зниження рівня всіх досліджуваних ліпідів, що може бути проявом індукції захисних реакцій до патогену. В проростках сприйнятливого сорту виявили різке одноразове зростання вмісту цих сполук з послідовним його зниженням. Ми вважаємо, що стійкість сорту пов'язана зі здатністю використовувати ліпіди для утворення сигнальних молекул за патогенезу.

Література

1. Белава, В. Н. Экспрессия геновлектина и дефензина у сортов пшеницы Мироновская 808 и Roazon при инфицировании *Pseudocercospora herpotrichoides* [Текст] / В. Н. Белава, С. Б. Зеленый, О. А. Панюта, Н. Ю. Таран, П. В. Погрёбной // *Biopolymers and cell.* – 2010. – Т. 26, №. 1. – С. 45–50. doi: 10.7124/bc.000143
2. Белава, В. Н. Модельна система інфікування та оцінки рівня стійкості озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) до збудника церкоспорельозу (*pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton) [Текст] / В. Н. Белава, О. О. Панюта, Н. Ю. Таран // *Карантин і захист рослин.* – 2008. – Т. 7. – С. 25–28.
3. Светлова, Н. Б. Компоненти ліпід-пігментного комплексу листків пшениці озимої за інокуляції мікроорганізма мизфосфатмобілізувальною здатністю [Текст] / Н. Б. Светлова, О. В. Калніченко, О. І. Серга та ін. // *Сільськогосподарська мікробіологія.* – 2011. – № 14. – С. 109–120.
4. Таран, Н. Ліпіди рослин [Текст] / Н. Таран, О. Косик, О. Оканенко, Л. Бацманова. – К.: Ленвіт, 2006. – 104 с.
5. Ahmad, P. Responses of proline, lipid peroxidation and antioxidative enzymes in two varieties of *Pisumsativum* L. under salt stress [Text] / P. Ahmad, R. John, M. Sarwat, S. Umar // *International Journal of Plant Production.* – 2012. – Vol. 2, Issue 4. – P. 353–366.
6. Andreou, A. Biosynthesis of oxylipins in non-mammals [Text] / A. Andreou, F. Brodhun, I. Feussner // *Progress in Lipid Research.* – 2009. – Vol. 48, Issue 3-4. – P. 148–170. doi: 10.1016/j.plipres.2009.02.002
7. Boudière, L. Glycerolipids in photosynthesis: composition, synthesis and trafficking. [Text] / L. Boudière, M. Michaud, D. Petroustos, F. Rébeillé, D. Falconet, O. Bastien et. al. // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics.* – 2014. – Vol. 1837, Issue 4. – P. 470–480. doi: 10.1016/j.bbabi.2013.09.007
8. Demidchik, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology [Text] / V. Demidchik // *Environmental and Experimental Botany.* – 2015. – Vol. 109. – P. 212–228. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.021
9. Dhondt, S. Soluble phospholipase A2 activity is induced before oxylipin accumulation in tobacco mosaic virus-infected tobacco leaves and is contributed by patatin-like enzymes [Text] / S. Dhondt, P. Geoffroy, B. Stelmach, M. Legrand, T. Heitz // *The Plant Journal.* – 2000 – Vol. 23, Issue 4. – P. 431–440. doi: 10.1046/j.1365-313x.2000.00802.x
10. Endo, H. Changes in hydrogen peroxide and superoxide anion contents and superoxide dismutase activity during the maturation of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) fruit [Text] / H. Endo, Y. Imahori // *In XXIX International Horticultural Congress on Horticulture: Sustaining Lives. Livelihoods and Landscapes (IHC2014).* – 2014. – Vol. 1120. – P. 399–404.
11. Gao, Q. Mono- and digalactosyl diacylglycerol lipids function nonredundantly to regulate systemic acquired resistance in plants. [Text] / Q. Gao, K. Yu, Y. Xia, M. Shine, C. Wang, D. Navarre, P. Kachroo // *Cell reports.* – 2014. – Vol. 9, Issue 5. – P. 1681–1691. doi: 10.1016/j.celrep.2014.10.069
12. Kalisch, B. DGDG and Glycolipids in Plants and Algae [Text] / B. Kalisch, P. Dörmann, G. Hölzl. – *Subcellular*

Biochemistry, 2016. – P. 51–83. doi: 10.1007/978-3-319-25979-6_3

13. Mir, R. Pathogen and Circadian Controlled 1 (PCC1) regulates polar lipid content, ABA-related responses, and pathogen defence in *Arabidopsis thaliana*. [Text] / R. Mir, M. Hernández, E. Abou-Mansour, J. Martínez-Rivas, F. Mauch, J. Métraux, J. León // *Journal of experimental botany.* – 2013. – Vol. 64, Issue 11. – P. 3385–3395. doi: 10.1093/jxb/ert177
14. Rasool, S. Changes in growth, lipid peroxidation and some key antioxidant enzymes in chickpea genotypes under salt stress. [Text] / S. Rasool, A. Ahmad, T. Siddiqi, P. Ahmad // *Acta physiologiae plantarum.* – 2013. – Vol. 35, Issue 4. – P. 1039–1050. doi: 10.1007/s11738-012-1142-4
15. Rivas, S. Phospholipase A in Plant Immunity [Text] / S. Rivas, T. Heitz. – *Signaling and Communication in Plants,* 2014. – P. 183–205. doi: 10.1007/978-3-642-42011-5_10
16. Rojas, C. Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense [Text] / C. Rojas, M. Senthil-Kumar, V. Tzin, K. Mysore // *Frontiers in Plant Science.* – 2014. – Vol. 5. – P. 17. doi: 10.3389/fpls.2014.00017
17. Siebers, M. Lipids in plant-microbe interactions [Text] / M. Siebers, M. Brands, V. Wewer, Y. Duan, G. Hölzl, P. Dörmann // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids.* – 2016. – Vol. 1861, Issue 9. – P. 1379–1395. doi: 10.1016/j.bbalip.2016.02.021
18. Suzuki, N. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress [Text] / N. Suzuki, S. Koussevitzky, R. Mittler, G. Miller // *Plant, Cell & Environment.* – 2011. – Vol. 35, Issue 2. – P. 259–270. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02336.x
19. Upchurch, R. G. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress [Text] / R. G. Upchurch // *Biotechnology letters.* – 2008. – Vol. 30, Issue 6. – P. 967–977. doi: 10.1007/s10529-008-9639-z
20. Vu, H. Direct infusion mass spectrometry of oxylipin-containing *Arabidopsis* membrane lipids reveals varied patterns in different stress responses. [Text] / H. Vu, P. Tamura, N. Galeva, R. Chaturvedi, M. Roth, T. Williams, R. Welti // *Plant physiology.* – 2011. – Vol. 158, Issue 1. – P. 324–339. doi: 10.1104/pp.111.190280
21. Walley, J. Fatty acids and early detection of pathogens [Text] / J. Walley, D. Kliebenstein, R. Bostock, K. Dethesh // *Current opinion in plant biology.* – 2013. – Vol. 16, Issue 4. – P. 520–526. doi: 10.1016/j.pbi.2013.06.011
22. Zoeller, M. Lipid profiling of the *Arabidopsis* hypersensitive response reveals specific lipid peroxidation and fragmentation processes: biogenesis of pimelic and azelaic acid [Text] / M. Zoeller, N. Stingl, M. Krischke, A. Fekete, F. Waller, S. Berger, M. Mueller // *Plant Physiology.* – 2012. – Vol. 160, Issue 1. – P. 365–378. doi: 10.1104/pp.112.202846

References

1. Belava, V. N., Zeleniy, S. B., Panyuta, O. O., Taran, N. Y., Pogribniy, P. V. (2010). Expression of lectin and defensin genes in Mironovskaya 808 and Roazon wheat cultivars infected with *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Biopolymers and Cell*, 26 (1), 45–50. doi: 10.7124/bc.000143
2. Belava, V., Panyuta, O., Taran, N. (2008). Model system of infection and level of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) resistance estimation to eyespot agent (*Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton). *Karantyni Zakhyst Roslyn*, 7, 25–28.
3. Svetlova, N. B., Kalinichenko, O. V., Serga, O. I. (2011). Components of lipid-pigment complex of winter wheat leaves which was inoculated by fosfomobilisation microorganisms. *Silskogospodarska nauka – Agricultural Microbiology*, 14, 109–120.
4. Taran, N. (2006). *Plants lipids.* Kyiv: Lenvit, 104.

5. Ahmad, P., John, R., Sarwat, M., Umar, S. (2012). Responses of proline, lipid peroxidation and antioxidative enzymes in two varieties of *Pisum sativum* L. under salt stress. *International Journal of Plant Production*, 2 (4), 353–366.
6. Andreou, A., Brodhun, F., Feussner, I. (2009). Biosynthesis of oxylipins in non-mammals. *Progress in Lipid Research*, 48, 148–170. doi: 10.1016/j.plipres.2009.02.002
7. Boudière, L., Michaud, M., Petroustos, D., Rébeillé, F., Falconet, D., Bastien, O., Block, M. A. (2014). Glycerolipids in photosynthesis: composition, synthesis and trafficking. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 1837 (4), 470–480. doi: 10.1016/j.bbabi.2013.09.007
8. Demidchik, V. (2015). Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany*, 109, 212–228. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.021
9. Dhondt, S., Geoffroy, P., Stelmach, B. A., Legrand, M., Heitz, T. (2000). Soluble phospholipase A2 activity is induced before oxylipin accumulation in tobacco mosaic virus-infected tobacco leaves and is contributed by patatin-like enzymes. *The Plant Journal*, 23 (4), 431–440. doi: 10.1046/j.1365-3113x.2000.00802.x
10. Endo, H., Imahori, Y. (2014). Changes in hydrogen peroxide and superoxide anion contents and superoxide dismutase activity during the maturation of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) fruit. In XXIX International Horticultural Congress on Horticulture: Sustaining Lives, Livelihoods and Landscapes (IHC2014), 1120, 399–404.
11. Gao, Q. M., Yu, K., Xia, Y., Shine, M. B., Wang, C., Navarre, D., Kachroo, P. (2014). Mono- and digalactosyl-diacylglycerol lipids function nonredundantly to regulate systemic acquired resistance in plants. *Cell reports*, 9 (5), 1681–1691. doi: 10.1016/j.celrep.2014.10.069
12. Kalisch, B., Dörmann, P. (2016). Hölzl, G. DGDG and Glycolipids in Plants and Algae. *Subcellular Biochemistry*, 51–83. doi: 10.1007/978-3-319-25979-6_3
13. Mir, R., Hernández, M. L., Abou-Mansour, E., Martínez-Rivas, J. M., Mauch, F., Métraux, J. P., León, J. (2013). Pathogen and Circadian Controlled 1 (PCC1) regulates polar lipid content, ABA-related responses, and pathogen defence in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of experimental botany*, 64 (11), 3385–3395. doi: 10.1093/jxb/ert177
14. Rasool, S., Ahmad, A., Siddiqi, T. O., Ahmad, P. (2013). Changes in growth, lipid peroxidation and some key antioxidant enzymes in chickpea genotypes under salt stress. *Acta physiologiae plantarum*, 35 (4), 1039–1050. doi: 10.1007/s11738-012-1142-4
15. Rivas, S., Heitz, T. (2014). Phospholipase A in Plant Immunity. *Signaling and Communication in Plants*, 183–205. doi: 10.1007/978-3-642-42011-5_10
16. Rojas, C. M., Senthil-Kumar, M., Tzin V., Mysore K. S. (2014). Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense. *Frontiers in Plant Science*, 5, 17. doi: 10.3389/fpls.2014.00017
17. Siebers, M., Brands, M., Wewer, V., Duan, Y., Hölzl, G., Dörmann, P. (2016). Lipids in plant–microbe interactions. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids*, 1861 (9), 1379–1395. doi: 10.1016/j.bbalip.2016.02.021
18. Suzuki, N., Koussevitzky, S., Mittler, R. O. N., Miller, G. A. D. (2012). ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant, Cell & Environment*, 35 (2), 259–270. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02336.x
19. Upchurch, R. G. (2008). Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. *Biotechnology letters*, 30 (6), 967–977. doi: 10.1007/s10529-008-9639-z
20. Vu, H. S., Tamura, P., Galeva, N. A., Chaturvedi, R., Roth, M. R., Williams, T. D., Welti, R. (2012). Direct infusion mass spectrometry of oxylipin-containing *Arabidopsis* membrane lipids reveals varied patterns in different stress responses. *Plant physiology*, 158 (1), 324–339. doi: 10.1104/pp.111.190280
21. Walley, J. W., Kliebenstein, D. J., Bostock, R. M., Dehesh, K. (2013). Fatty acids and early detection of pathogens. *Current opinion in plant biology*, 16 (4), 520–526. doi: 10.1016/j.pbi.2013.06.011
22. Zoeller, M., Stingl, N., Krischke, M., Fekete, A., Waller, F., Berger, S., Mueller, M. J. (2012). Lipid profiling of the *Arabidopsis* hypersensitive response reveals specific lipid peroxidation and fragmentation processes: biogenesis of pimelic and azelaic acid. *Plant Physiology*, 160 (1), 365–378. doi: 10.1104/pp.112.202846

Дата надходження рукопису 06.10.2016

Фомаїді Світлана Вячеславівна, аспірант, кафедра фізіології та екології рослин, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01033
E-mail: fomaidis.v@mail.ru

Белава Вікторія Назарівна, кандидат біологічних наук, доцент, кафедра фізіології та екології рослин, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01033
E-mail: v987@ukr.net

Панюта Ольга Олександрівна, кандидат біологічних наук, доцент, кафедра фізіології та екології рослин, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01033
E-mail: panyuta@ukr.net

Таран Наталія Юрївна, доктор біологічних наук, професор, кафедра фізіології та екології рослин, ННЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01033
E-mail: tarantul@univ.kiev.ua.