ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, 2020, том 67, № 3, с. 289–297

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.192.2:581.522.4

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА И СОДЕРЖАНИЯ ЖИРНЫХ КИСЛОТ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ПЕРИКАРПИЯ *Malus orientalis* Uglitzk.

© 2020 г. Т. В. Иванова[a], *, А. С. Воронков[a], Т. Х. Кумахова[b], В. Д. Цыдендамбаев[a]

[a]*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия*

[b]*Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия*

**e-mail: itv_2006@mail.ru*

Поступила в редакцию 29.08.2019 г.
После доработки 11.11.2019 г.
Принята к публикации 13.11.2019 г.

В настоящей работе исследован состав и содержание жирных кислот (ЖК) суммарных липидов тканей перикарпия яблони восточной (*Malus orientalis* Uglitzk.), произрастающей в условиях гор Северного Кавказа. Установлено, что для наружной (эпидерма и гиподерма) и паренхимной частей перикарпия характерен достаточно низкий индекс ненасыщенности (ИН) ЖК – 0.902 и 1.115, соответственно. Это обусловлено относительно небольшим содержанием в перикарпии полиненасыщенных ЖК (34% в наружной части и 45% в паренхиме от суммы всех ЖК) и высоким уровнем насыщенных ЖК с очень длинной цепью (ЖКОДЦ) (15% в наружной части). Особенно контрастными выглядят данные показатели в сравнении с изученной нами ранее яблоней домашней (*Malus domestica* Borkh.), произрастающей на той же самой территории, для которой *M. orientalis* является исходным видом. Сумма диеновых и триеновых ЖК у *M. domestica* достигает 59 и 76% в наружной и паренхимной частях соответственно, а сумма всех ЖКОДЦ в наружной части перикарпия не превышает 1.7%. Столь существенные различия в ЖК-составе липидов родственных представителей *Malus* связаны с последствиями селекции яблони домашней. С одной стороны, из-за специфики состава ЖК липидов *M. orientalis* характеризуется сравнительно низким ИН, поэтому менее адаптирована к температурному стрессу и засухе, что скорректировано искусственным отбором при выведении сортов *M. domestica*. С другой – в липидах яблони восточной наблюдается высокое количество ЖКОДЦ, которое, вероятно, препятствует разрастанию перикарпия, регулируя пролиферацию клеток, но при этом способствует большей устойчивости к грибным болезням – свойству, утерянному в ходе селекционных работ у яблони домашней.

Ключевые слова: *Malus orientalis*, жирные кислоты, индекс ненасыщенности, жирные кислоты с очень длинной цепью, перикарпий

DOI: 10.31857/S0015330320030124

ВВЕДЕНИЕ

Яблоня является важнейшей плодовой культурой, возделываемой не только в нашей стране, но и во всем мире. В настоящее время выделяют шесть истинных видов яблони: *Malus asiatica*, *M. caspiriensis*, *M. chitralensis*, *M. sieversii*, *M. sylvestris* и *M. orientalis*, а также группу культурных сортов вида *M. domestica* Borkh. Благодаря высокой экологической пластичности, различные сорта яблони домашней адаптированы к произрастанию в самых разнообразных экосистемах, в том числе и горных [1].

В условиях высотной поясности так же благополучно произрастает и другой вид яблони – восточная (*Malus orientalis*).

Яблоня восточная (*Malus orientalis* Uglitzk.) – входит в состав видов Европейской группы рода Яблоня (*Malus* Mill.) подсемейства Яблоневые (Maloideae) семейства (Rosaceae) [2, 3]. Это дерево средней величины (8–9 м) с широкой и шатровидной кроной, которое цветет в апреле–мае, цветки 2.5–4.5 см в диаметре. Плод – яблоко, шаровидной, почти округлой формы, 20–30 мм в диаметре с остающимися чашелистиками. При созревании плода эндокарпий становится хрящеватым, а наружные ткани плодолистиков – мясистыми и совершенно сливаются с тканями гипантия. На поперечном срезе перикарпия четко выражены наружная зона (эпидерма и гиподерма) и па-

Сокращения: ЖК – жирные кислоты; ЖКОДЦ – жирные кислоты с очень длинной цепью; ИН – индекс ненасыщенности; МЭЖК – метиловые эфиры жирных кислот; ГЖХ-МС – газожидкостная хроматография и масс-спектрометрия.

ренхима, граничащая с плотной хрящевидной тканью, окружающей гнезда завязи. Основная сочная часть плода (яблоко) образована за счет суккулентизации тканей гипантия [4, 5]. Созревание плодов позднее, зимнее.

Яблоня восточная относится к ирано-кавказскому ареалу произрастания яблонь. На территории России растет на Северном Кавказе (Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкария и др.) и в Крыму в лиственных, особенно широколиственных лесах, среди кустарников, на лесных опушках и по берегам рек. В аридных условиях (например, Дагестан) имеет небольшой рост и своеобразный облик.

Ранее нами было показано, что изменение состава жирных кислот (ЖК) липидов имеет большое значение в адаптации Maloideae (Rosaceae) к произрастанию в условиях высотной поясности [1, 6]. Известно, что значения показателей индекса ненасыщенности (ИН) и количества жирных кислот с очень длинной цепью (ЖКОДЦ) характеризуют физиологические функции мембраны, отображают степень проницаемости и поддержание селективного транспорта. Данные критические параметры связаны с поддержанием жизнедеятельности клетки и восприятием ею стрессовых сигналов при адаптации растений к комплексному воздействию окружающей среды. Целью нашего исследования было изучение особенностей состава ЖК липидов перикарпия *M. orientalis*, необходимое для расширения представления о значении состава ЖК в адаптации *Malus* к комбинированному стрессу в условиях высотной поясности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. В качестве объекта исследования были использованы плоды яблони восточной (*M. orientalis*), произрастающие на высоте 700 м над уровнем моря (лесогорная экологическая зона) в центральной части предгорий Северного Кавказа, в частности в Кабардино-Балкарской республике. Образцы для исследований (зрелые плоды на стадии съемной зрелости) были собраны в 3-кратной повторности из средней части кроны трех модельных деревьев.

Определение состава ЖК суммарных липидов. Наружная и паренхимная части перикарпия *M. orientalis* были зафиксированы по отдельности в кипящем изопропаноле (поверхностные воска предварительно смыты хлороформом), содержавшем 0.001% ионола (m/V), как антиоксидант. В качестве внутреннего стандарта в пробу вносили маргариновую кислоту ($C_{17:0}$), которая не содержалась в исследуемом объекте. Экстракцию суммарных липидов, получение метиловых эфиров ЖК (МЭЖК) путем переэтерификации проб в среде безводного метанола с участием ацетилхлорида проводили, как описано ранее [7]. МЭЖК анализировали методом ГЖХ-МС на приборе Agilent 7890A GC (“Agilent Technologies, Inc.”, США), используя 60-метровую капиллярную колонку с внутренним диаметром 0.25 мм (DB-23, Ser. № US8897617H; “Agilent Technologies, Inc.”, США), которая включала привитую (50% цианопропил)-метилполисилоксановую полярную жидкую фазу с толщиной слоя 0.25 мкм. Условия разделения МЭЖК: давление газа-носителя (гелия) в инжекторе – 191 кПа; рабочее давление газа в колонке – 245 кПа; расход газа – 1 мл/мин; линейная скорость газа-носителя в колонке – 18 см/с; объем раствора образца – 1 мкл (10 мкг МЭЖК); делитель потока – 1 : 5, температура испарителя – 260°C. Программа градиента повышения температуры колонки: от 130 до 170°C со скоростью 6.5°C/мин, от 170 до 215°C со скоростью 2.75°C/мин, выдержка при 215°C в течение 25 мин, от 215 до 240°C со скоростью 5°C/мин и выдержка при 240°C в течение 50 мин. Рабочая температура МС-детектора (5975C MSD) – 240°C. Для МС-идентификации индивидуальных видов МЭЖК в ходе их ГЖХ-фракционирования использовали расширенный пакет встроенных рабочих программ MSD ChemStation G1701EA E.02.00.493 с библиотекой спектров NIST, при этом степень соответствия между массовым спектром образца и массовым спектром в базе данных составляла 98–99%. Для оценки уровня ненасыщенности ЖК в липидах околоплодника рассчитывали ИН [8]. Абсолютное содержание липидов выражали в мкмолях этерифицированных ЖК в расчете на 1 г сырой и сухой массы [9].

Морфометрическое исследование наружной части перикарпия. Микрофотографии для морфометрии получали в проходящем свете на микроскопе AxioImager D1 (“Carl Zeiss”, Германия) с помощью камеры AxioCam MRc (“Carl Zeiss”, Германия). Срезы изготавливали из 3–4 секций тканей, взятых с противолежащих сторон экватора плода на одинаковом расстоянии от долей чашечки и плодоножки с помощью микротома с вибрирующим лезвием Microm HM 650V (“Thermo Scientific”, Германия), толщина срезов 30–50 мкм. Данные изображения обрабатывали в программе ZEN lite 2012. Толщину кутикулы измеряли с помощью инструмента “Line”, площадь клеток – “Contour”. Для вычислений использовали не менее 50 микрофотографий.

Все опыты были выполнены в трех биологических и трех аналитических повторностях. Приведены средние значения измерений и их стандартные отклонения. Достоверность различий между средними значениями оценена по *t*-критерию Стьюдента при $P \leq 0.05$. Количественные данные обрабатывали с помощью однофакторного дисперсионного анализа, достоверно различающиеся между собой величины обозначены разными буквами.

Таблица 1. Состав ЖК суммарных липидов перикарпия *Malus orientalis* (% от суммы всех ЖК)

ЖК	Наружная часть	Паренхима[1]
$C_{14:0}$	$1.6^b \pm 0.09$	$1.2^a \pm 0.15$
$C_{15:0}$	$0.4^a \pm 0.05$	$1.2^b \pm 0.13$
$C_{16:0}$	$19.5^a \pm 1.69$	$28.1^b \pm 3.35$
$C_{16:1\Delta9}$	$0.4^a \pm 0.06$	$1.1^b \pm 0.06$
$C_{16:2\Delta7,10}$	–[2]	0.4 ± 0.05
$C_{18:0}$	$15.2^b \pm 1.80$	$5.0^a \pm 0.49$
$C_{18:1\Delta7}$	–	0.8 ± 0.13
$C_{18:1\Delta9}$	$13.7^a \pm 1.31$	$12.0^a \pm 1.35$
$C_{18:1\Delta11}$	$0.3^a \pm 0.04$	$1.1^b \pm 0.05$
$C_{18:2\Delta9,12}$	$24.3^a \pm 2.67$	$37.5^b \pm 3.25$
$C_{19:0}$	$0.2^a \pm 0.03$	$0.2^a \pm 0.02$
$C_{18:3\Delta9,12,15}$	$8.8^b \pm 0.79$	$6.9^a \pm 0.80$
$C_{20:0}$	$7.8^b \pm 0.93$	$2.8^a \pm 0.38$
$C_{20:2\Delta11,14}$	0.4 ± 0.03	–
$C_{21:0}$	$0.5^b \pm 0.04$	$0.1^a \pm 0.06$
$C_{22:0}$	$5.0^b \pm 0.53$	$1.3^a \pm 0.08$
$C_{24:0}$	$1.9^b \pm 0.22$	$0.1^a \pm 0.02$
ИН	0.902^a	1.115^b
∑ЖКОДЦ	15.6^b	4.3^a

Примечание. [1]Обнаружены также $C_{17:1\Delta10}$ (0.1%) и $C_{23:0}$ (следы). [2]ЖК отсутствовала.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Относительное и абсолютное содержание ЖК суммарных липидов

Липиды наружной части перикарпия *M. orientalis* представлены 15 видами индивидуальных C_{14-24} ЖК. Главными были пальмитиновая ($C_{16:0}$), стеариновая ($C_{18:0}$), олеиновая ($C_{18:1\Delta9}$), линолевая ($C_{18:2\Delta9,12}$), а также α-линоленовая ($C_{18:3\Delta9,12,15}$) и арахиновая ($C_{20:0}$) кислоты (табл. 1). Необходимо отметить достаточно высокое содержание ЖКОДЦ [10, 11], среди которых доминируют арахиновая, бегеновая ($C_{22:0}$) и лигноцериновая ($C_{24:0}$).

В паренхиме перикарпия яблони восточной идентифицировано 18 видов C_{14-24} ЖК, главными из которых были пальмитиновая, олеиновая, линолевая и α-линоленовая кислоты. Стеариновой кислоты и ЖКОДЦ в паренхиме содержалось в ~3–3.5 раза меньше, чем в липидах наружной части перикарпия *M. orientalis* (табл. 1). Также следует обратить внимание на то, что относительное количество таких кислот, как пальмитиновая и линолевая, относящихся к главным [12], в паренхиме в ~1.5 раза превышало их количество в наружной части.

Значение ИН наглядно отражало наблюдаемые различия в относительном содержании ЖК суммарных липидов в наружной части и в паренхиме яблони восточной (табл. 1). Уровень ненасыщенности ЖК липидов паренхимы был на ~20% выше, чем у наружной части. Это происходило за счет идентифицированных в липидах паренхимной части 7,10-гексадекадиеновой ($C_{16:2\Delta7,10}$) и *цис*-7-октадеценовой ($C_{18:1\Delta7}$) кислот, которые не найдены в наружной части перикарпия *M. orientalis*, а также, из-за более высокого (относительно наружной части) содержания отдельных минорных моноеновых ЖК (табл. 1).

В расчете на сырую массу абсолютное содержание суммарных липидов в наружной части перикарпия *M. orientalis* более чем в два раза превышало этот показатель в паренхиме (5.56 и 2.53 мкмоль/г сырого веса соответственно). Однако при пересчете на сухую массу столь заметного различия отмечено не было: абсолютное содержание липидов в наружной части перикарпия яблони восточной – 19.70 мкмоль/г сухого веса, а в паренхиме – 17.21 мкмоль/г сухого веса. Данный факт можно объяснить тем, что количество сухого вещества у *M. orientalis* в наружной части перикарпия больше, чем в паренхиме (28.2 и 14.7% соответственно).

Морфометрические параметры наружной части перикарпия

В ходе исследования были измерены толщина кутикулы и площади клеток эпидермы и гиподермы наружной части перикарпия яблони восточной. Так, толщина кутикулярного слоя, покрывающего весь плод, составляла 18.96 ± 2.76 мкм. Площадь клеток покровной ткани эпидермы перикарпия равнялась 31.4 ± 9.44 мкм, а площадь подлежащих клеток гиподермы была равной 82.60 ± 21.33 мкм. Площади клеток наружной части перикарпия *M. orientalis* достоверно не отличались от таковых у *M. domestica* [1].

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно молекулярно-генетическим исследованиям *M. orientalis* сыграла важную роль в формировании генома группы сортов яблони домашней в результате ее распространения по "Шелковому пути" из Среднеазиатского региона в Европейский [13]. По данным А.М. Скибинской [14] яблоня восточная является важнейшим родоначальником большинства европейских опушенных сортов яблони, в частности яблони домашней позднезимнего сорта Ренет Симиренко, состав ЖК суммарных липидов которой был детально описан нами ранее [1]. Опираясь на эти данные, мы провели сравнительный анализ состава ЖК липидов *M. orientalis* и результата ее "одомашнивания" – *M. domestica* (позднезимний сорт Ренет Симиренко).

Из рисунка 1 видно, что наружная часть и паренхима перикарпия *M. orientalis* содержат на 20% больше насыщенных ЖК, по сравнению с яблоней домашней. Это обусловлено почти в 2 раза бóльшим содержанием стеариновой кислоты (табл. 1, [1]), а так же многократным увеличением суммы ЖКОДЦ (рис. 2).

Соотношение содержания насыщенных и ненасыщенных кислот лежит в основе регулирования точки фазы перехода состояния биологических мембран. Содержание большого количества ненасыщенных ЖК, а в особенности полиненасыщенных, в составе мембраны определяет ее повышенную текучесть. Следовательно, чем выше значение ИН (табл. 1, [1]), тем более устойчива клетка к воздействию низких температур [15–17]. На примере риса было показано, что разные по устойчивости к холоду генотипы по-разному реагируют на холодовой стресс, изменяя состав ЖК липидов [18]. Так, количество линоленовой кислоты увеличивается после подобного воздействия у холодоустойчивых генотипов при падении уровня пальмитиновой, и противоположным образом данные изменения происходят у теплолюбивых генотипов. Таким образом, становится понятным, что в результате селекционных работ яблоня домашняя (сорт Ренет Симиренко) приобрела бóльшую потенциальную устойчивость к низкотемпературному стрессу (за счет высокого уровня ИН, обусловленного содержанием в перикарпии диеновых ЖК в количестве 45–60% от суммы всех кислот) по сравнению с исходным видом – *M. orientalis* (рис. 1). Вероятно, данный признак способствовал повсеместному распространению яблони домашней, в отличие от яблони восточной, которая в нашей стране встречается в основном на Кавказе – одном из наиболее теплых регионов.

В тех условиях, где были собраны объекты исследования, наблюдается большая амплитуда суточных температур. Следовательно, плоды *Malus* могут подвергаться не только охлаждению ночью, но и перегреву днем. Известно, что тепловой стресс приводит к снижению доли триеновых ЖК и постоянному увеличению уровня $C_{16:0}$ и диеновых, в частности, $C_{18:2}$ кислот [19]. Из полученных данных видно, что содержание триеновых кислот у *M. orientalis* (9% в наружной части и 7% в паренхиме, рис. 1а, 1б) ниже, чем у *M. domestica* (14 и 16%, соответственно, рис. 1в, 1г) во всех тканях перикарпия. В дополнение, в наружной части перикарпия яблони домашней было в 2.5 раза больше $C_{18:2\Delta9,12}$ (табл. 1, [1]). Таким образом, у близкородственных представителей *Malus* мы наблюдаем, разные стратегии адаптации к тепловым воздействиям, приводящим к изменениям в составе липидов наружной части их перикарпиев (рис. 2). Наши данные свидетельствуют о том, что, вероятнее всего, у *M. orientalis* при тепловом стрессе будет происходить снижение количества триеновых ЖК во всем перикарпии, в то время как домашняя яблоня при подобном роде воздействия будет накапливать C_{18}-диеновые ЖК в наружной части перикарпия (табл. 1, [1]).

Эта особенность перикарпия *M. domestica* может обуславливать и ее возможную засухоустойчивость. Известно, что обезвоживание тканей приводит к повреждению клеточных мембран, а, следовательно, поддержание их целостности и стабильности является жизненно важным для адаптации к засухе. На модельном объекте *Arabidopsis thaliana* [20], который можно отнести к засухоустойчивым, показано, что обезвоживание листьев приводит к увеличению доли полиненасыщенных ЖК. И, напротив, у малоустойчивых к засухе *Salvia officinalis* [21] и *Carthamus tinctorius* [22] при обезвоживании снижается количество $C_{18:2\Delta9,12}$ и $C_{18:3\Delta9,12,15}$ кислот. Таким образом, так как у *M. orientalis* кутикула на 60% толще, чем у *M. domestica* [1], то именно данная особенность покровной ткани в большей степени препятствует потерям влаги с поверхности плода.

Как мы уже отмечали ранее, липиды как паренхимы, так и, особенно, наружной части перикарпия *M. orientalis* содержат очень большое ко-

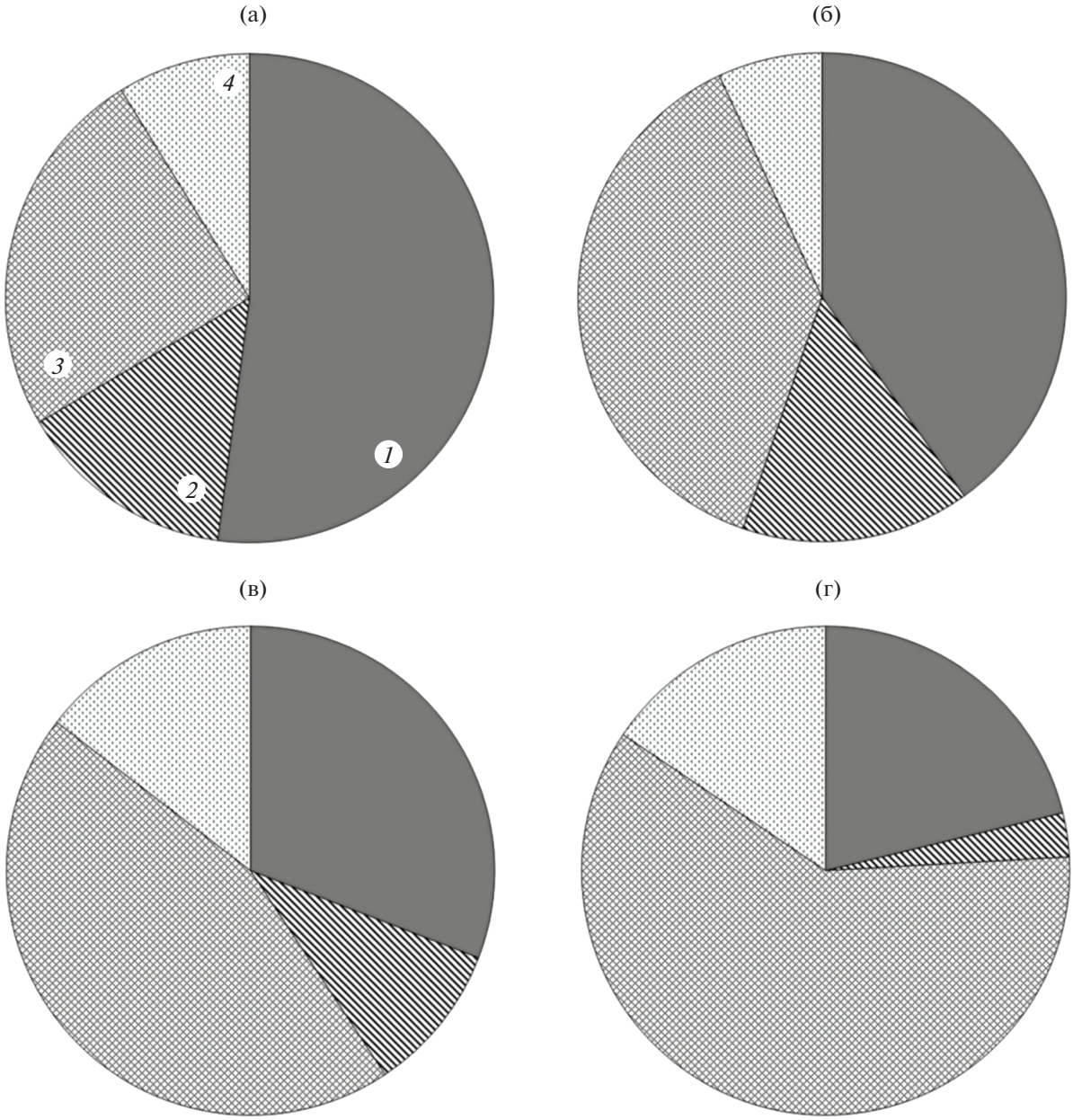

Рис. 1. Содержание (в % от общей суммы ЖК) насыщенных (*1*), моноеновых (*2*), диеновых (*3*) и триеновых (*4*) ЖК липидов в наружной части (а, в) и паренхиме (б, г) перикарпиев *Malus orientalis* (а, б) и *M. domestica* (в, г).

личество ЖКОДЦ, их суммарное содержание равно 4.3 и 15.6% соответственно от общего количества ЖК (табл. 1, рис. 2а, 2в). У *M. domestica* в паренхиме нами ранее было обнаружено всего 0.1%, а в наружной части – 1.7% ЖКОДЦ (рис. 2б, 2г, [1]). Такое разительное отличие в содержании ЖКОДЦ (рис. 2) у культурного представителя и его дикорастущего предшественника, как мы полагаем, может быть связано с селекцией. Понятно, что все селекционные мероприятия при выведении более ценных сортов яблони домашней были направлены на получение высокопродуктивных и крупноплодных гибридных форм с улучшенными вкусовыми качествами. Известно, что ЖКОДЦ и их производные могут контролировать рост органов, ограничивая пролиферацию клеток и тем самым размеры органов растений [23]. В настоящее время ЖКОДЦ приписывают функцию регуляции дифференцировки и ограничения роста размеров клетки, путем включения в состав их мембран [24, 25]. Причем ЖКОДЦ наружных тканей могут останавливать активное деление глубжележащих таковых, подавляя биосинтез цитокининов в проводящих тканях [26], а также они

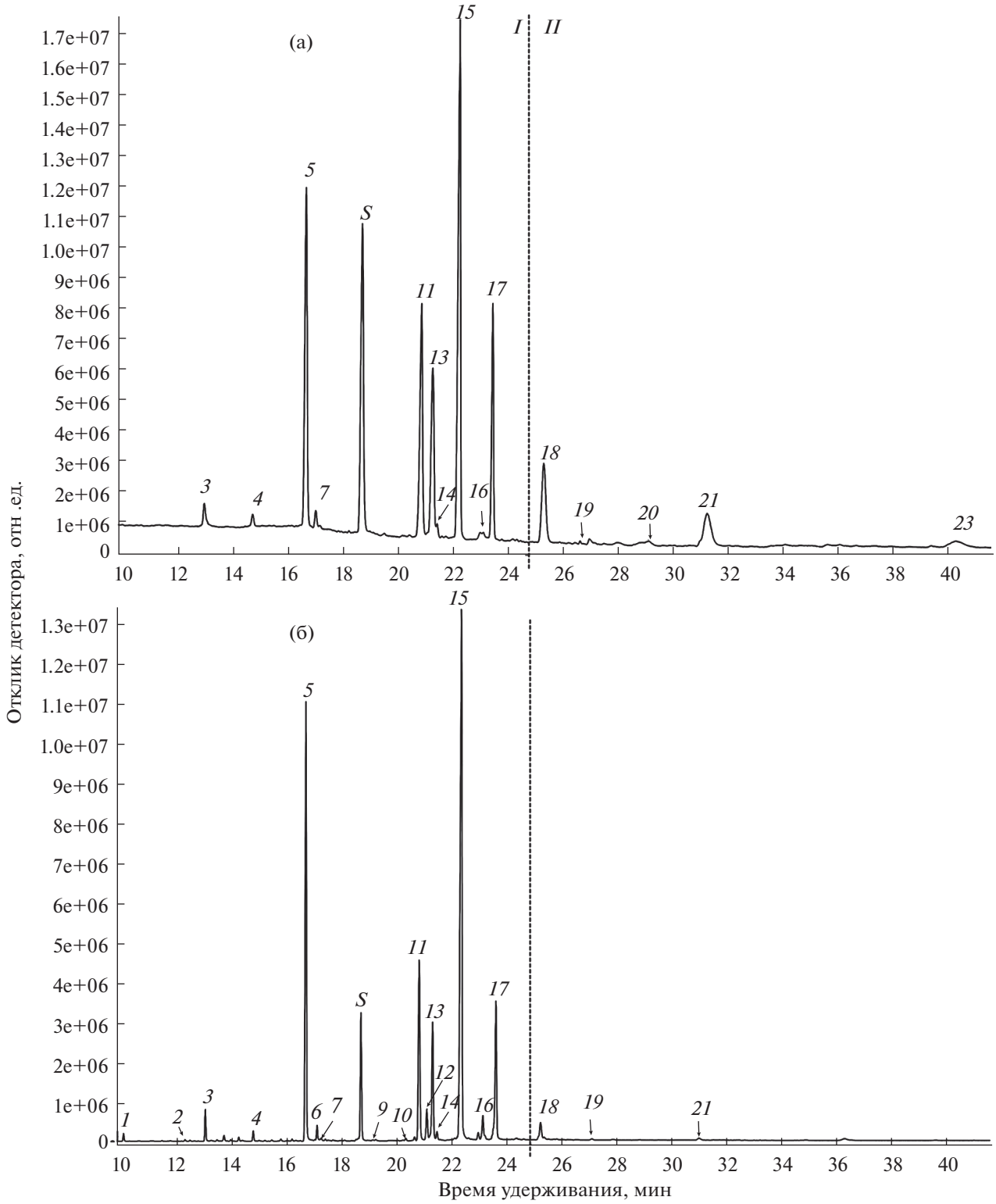

Рис. 2. Качественные изменения ЖК-состава липидов наружной части (а, б) и паренхимы (в, г) перикарпия *Malus orientalis* (а, в) и *M. domestica* (б, г). *I* – C_{12}–C_{19} жирные кислоты: *1* – лауриновая ($C_{12:0}$); *2* – тридекановая ($C_{13:0}$); *3* – миристиновая ($C_{14:0}$); *4* – пентадециловая ($C_{15:0}$); *5* – пальмитиновая ($C_{16:0}$); *6* – 7-гексадеценовая ($C_{16:1\Delta7}$); *7* – пальмитолеиновая ($C_{16:1\Delta9}$); *8* – 7,10-гексадекадиеновая ($C_{16:2\Delta7,10}$); *S* – внутренний стандарт – маргариновая ($C_{17:0}$); *9* – 10-гептадеценовая ($C_{17:1\Delta10}$); *10* – 9,12-гептадекадиеновая ($C_{17:2\Delta9,12}$); *11* – стеариновая ($C_{18:0}$); *12* – *цис*-7-октадеценовая ($C_{18:1\Delta7}$); *13* – олеиновая ($C_{18:1\Delta9}$); *14* – *цис*-вакценовая ($C_{18:1\Delta11}$); *15* – линолевая ($C_{18:2\Delta9,12}$); *16* – нонадекановая ($C_{19:0}$); *17* – α-линоленовая ($C_{18:3\Delta9,12,15}$). *II* – жирные кислоты с очень длинной цепью: *18* – арахиновая ($C_{20:0}$); *19* – 10,14-эйкозадиеновая ($C_{20:2\Delta11,14}$); *20* – генэйкозановая ($C_{21:0}$); *21* – бегеновая ($C_{22:0}$); *22* – трикозановая ($C_{23:0}$); 23 – лигноцериновая ($C_{24:0}$).

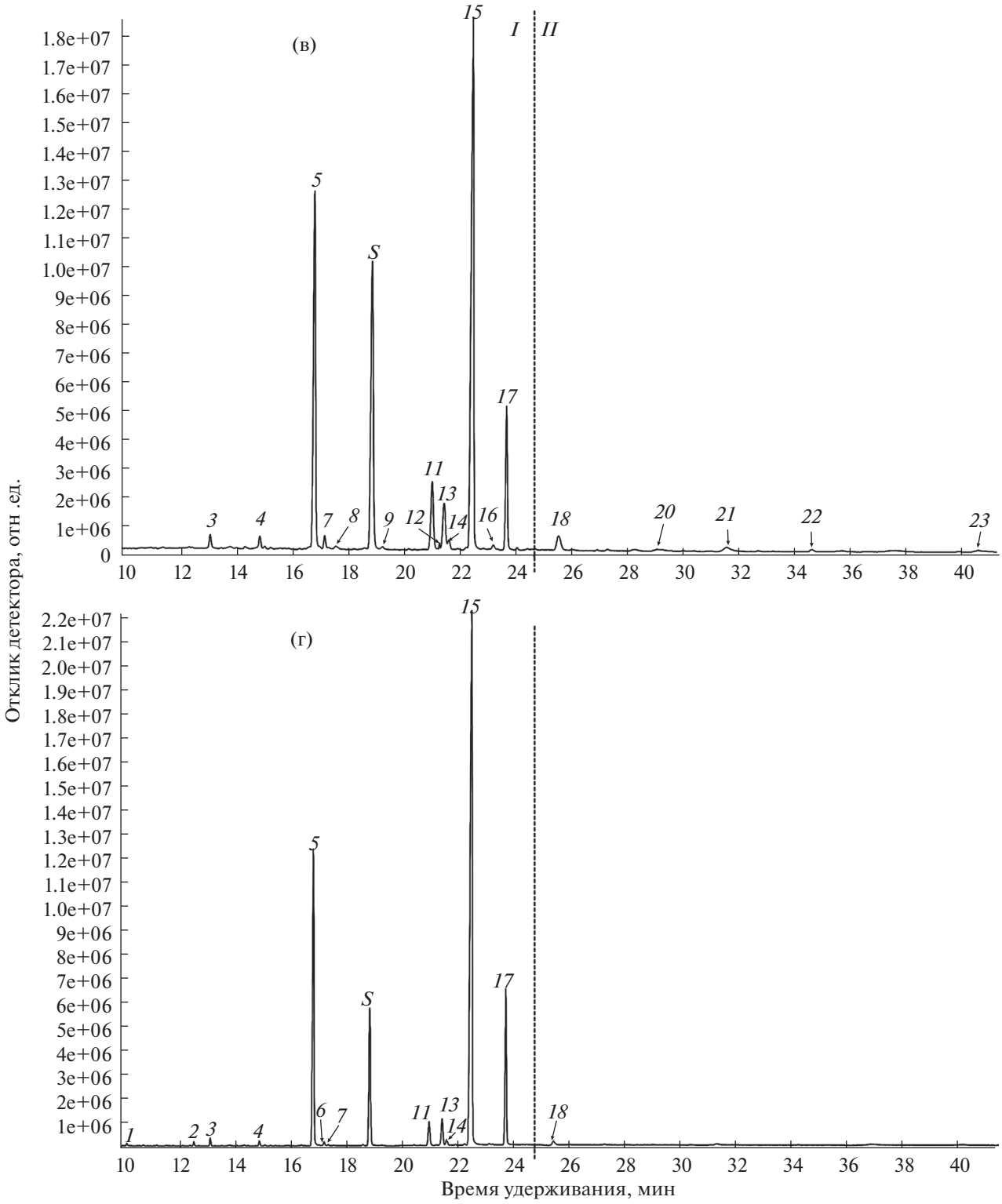

Рис. 2. Окончание

участвуют в поддержании полярного транспорта ауксина при формировании тканей во время развития [27]. Исходя из этих данных, можно предположить, что большое количество ЖКОДЦ может ограничивать рост плодов. Поэтому вероятно, что при селекции представителей с наиболее крупными и сочными плодами за счет разрастания гипантия, сопутствующим отбору признаком

было уменьшение количества ЖКОДЦ (рис. 2). Таким образом, в результате искусственного отбора плод *M. domestica* утратил изначально высокое содержание ЖКОДЦ, характерное для *M. orientalis*.

Однако уменьшение содержания ЖКОДЦ в тканях (особенно наружных) перикарпия *M. domestica* может быть связано и с негативными для культуры последствиями одомашнивания. Нами было отмечено, что *M. domestica* значительно подвержена микозам [28, 29]. В настоящее время в литературе существует точка зрения, что именно ЖКОДЦ принадлежит важная роль в устойчивости растений к различным заболеваниям, путем передачи сигналов, отвечающих за гибель клеток, при проникновении патогенов [30]. Вероятно, именно высокое содержание ЖКОДЦ в наружной части перикарпия *M. orientalis* обеспечивает ее меньшую восприимчивость к микозам плодов, в особенности к парше.

Таким образом, были обнаружены значительные отличия в составе ЖК липидов перикарпиев родственных видов *M. orientalis* и *M. domestica* (сорт Ренет Симиренко). Мы связываем эти отличия с селекционным процессом. В результате селекции *M. domestica* получила такие особенности липидного состава, которые обеспечивают ее бóльшую холодо- и засухоустойчивость, однако потеряла резистентность к грибным болезням по сравнению с *M. orientalis*.

Т.В. Иванова и А.С. Воронков внесли одинаковый вклад в эту работу.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Воронков А.С., Иванова Т.В., Кузнецова Э.И., Кумахова Т.Х.* Адаптивные возможности плода *Malus domestica* Borkh. (Rosaceae) в условиях высотной поясности // Физиология растений. 2019. Т. 66. С. 441. https://doi.org/10.1134/S0015330319060150
2. *Юзепчук С.В.* Род *Malus* // Флора СССР / Под ред. Юзепчук С.В. Москва-Ленинград: Акад. наук СССР, 1939. Т. 9. С. 359.
3. Деревья и кустарники СССР // Москва: Акад. наук СССР, 1954. 841 с.
4. *Левина Р.Е.* Морфология и экология плодов // Ленинград: Наука, 1987. 160 с.
5. *Кумахова Т.Х.* Некоторые особенности анатомии плодов *Malus domestica* (Rosaceae) в зависимости от высоты культивирования в горах // Бот. журнал. 2003. Т. 88. С. 75.
6. *Иванова Т.В., Воронков А.С., Кузнецова Э.И., Кумахова Т.Х., Жиров В.К., Цыдендамбаев В.Д.* Жирные кислоты липидов перикарпия *Cydonia oblonga* Mill. и *Mespilus germanica* L. вовлекаются в адаптацию растений к условиям высотной поясности // Доклады Академии наук. 2019. Т. 486. С. 620. https://doi.org/10.31857/S0869-56524865620-625
7. *Цыдендамбаев В.Д., Иванова Т.В., Халилова Л.А. Куркова Е.Б., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В.* Жирнокислотный состав липидов вегетативных органов галофита *Suaeda altissima* при разном уровне засоления // Физиология растений. 2013. Т. 60. С. 700. https://doi.org/10.7868/S001533031305014X
8. *Lyons J.M., Weaton T.A., Pratt H.K.* Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants // Plant Physiol. 1964. V. 39. P. 262.
9. *Иванова Т.В., Майорова О.В., Орлова Ю.В., Кузнецова Э.И., Халилова Л.А., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В., Цыдендамбаев В.Д.* Ультраструктура и жирнокислотный состав липидов клеток вегетативных органов *Chenopodium album* L. в условиях солевого стресса // Физиология растений. 2016. Т. 63. С. 783. https://doi.org/10.7868/S0015330316060051
10. *Иванова Т.В., Мясоедов Н.А., Пчёлкин В.П., Цыдендамбаев В.Д., Верещагин А.Г.* Повышенное содержание жирных кислот с очень длинной цепью в липидах вегетативных органов галофитов // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 871.
11. *Жуков А.В.* Жирные кислоты с очень длинной цепью в составе мембранных липидов растений // Физиология растений. 2018. Т. 65. С. 418. https://doi.org/10.1134/S0015330318050184
12. *Hitchcock C., Nichols B.W.* Plant Lipid Biochemistry. New York: Academic, 1971. 387 p.
13. *Cornille A., Gladieux P., Smulders M.J.M., Roldan-Ruiz I., Laurens F., Le Cam B., Nersesyan A., Clavel J., Olonova M., Feugey L., Gabrielyan I., Zhang X., Tenaillon M.I., Giraud T.* New insight into the history of domesticated apple: secondary contribution of the European wild apple to the genome of cultivated varieties // PLoS Genet. 2012. V. 8: e1002703. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002703
14. *Скибинская А.М.* Филогенетический метод анализа сортов яблони // Труды расширенной сессии научного совета Алтайской плодово-ягодной опытной станции. Барнаул. 1955. С. 163.
15. *Hayward S.A.L., Murray P.A., Andrew Y. Gracey A.Y., Cossins A.R.* Beyond the lipid hypothesis: mechanisms underlying phenotypic plasticity in inducible cold tolerance // Molecular aspects of the stress response: chaperones, membranes and networks / Eds. Csermely P., Vigh L. New York: Springer, 2007, P. 132.
16. *Mironov K.S., Sidorov R.A., Trofimova M.S., Bedbenov V.S., Tsydendambaev V.D., Allakhverdiev S.I., Los D.A.* Light-dependent cold-induced fatty acid unsaturation, changes in membrane fluidity, and alterations in gene expression in *Synechocystis* // Biochimica et Biophysica Acta. 2012. V. 1817. P. 1352. https://doi.org/10.1016/j.bbabio.2011.12.011
17. *Barrero-Sicilia C., Susana Silvestre S., Haslam R.P, Michaelson L.V.* Lipid remodelling: Unravelling the response to cold stress in *Arabidopsis* and its extremophile relative *Eutrema salsugineum* // Plant Science. 2017.

V. 263. P. 194.
https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.07.017

18. *Cruz R.P., Golombieski J.I., Bazana M.T., Cabreira C., Silveira T.F., Silva L.P.* Alterations in fatty acid composition due to cold exposure at the vegetative stage in rice // Braz. J. Plant Physiol. 2010. V. 22. P. 199.
https://doi.org/10.1590/S1677-04202010000300007

19. *Falcone D.L., Ogas J.P., Somerville C.R.* Regulation of membrane fatty acid composition by temperature in mutants of Arabidopsis with alterations in membrane lipid composition // BMC Plant Biology. 2004. V. 4. P. 17.
https://doi.org/10.1186/1471-2229-4-17

20. *Gigon A.S, Matos A.-R., Laffray D., Zuily-Fodil Ya., Pham-Thi A.-T.* Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (Ecotype Columbia) // Ann. Bot. 2004. V. 94. P. 345.
https://doi.org/10.1093/aob/mch150

21. *Bettaieb I., Zakhama N., Aidi Wannes W., Kchouk M.E., Marzouk B.* Water deficit effects on *Salvia officinalis* fatty acids and essential oils composition // Sci. Hort. 2009. V. 120. P. 271.
https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.10.016

22. *Hamrouni I., Salah H.B., Marzouk B.* Effects of water-deficit on lipids of safflower aerial parts // Phytochemistry. 2001. V. 58. P. 277.
https://doi.org/10.1016/S0031-9422(01)00210-2

23. *Shang B., Xu Ch., Zhang X., Cao H., Xin W., Hu Y.* Very-long-chain fatty acids restrict regeneration capacity by confining pericycle competence for callus formation in Arabidopsis // PNAS. 2016. V. 113. P. 5101.
https://doi.org/10.1073/pnas.1522466113

24. *Bach L., Faure J.-D.* Role of very-long-chain fatty acids in plant development, when chain length does matter // C. R. Biol. 2010. V. 333. P. 361.
https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.01.014

25. *Bach L., Gissot L., Marion J., Tellier F., Moreau P., Satiat-Jeunemaitre B., Palauqui J.-C., Napier J. A., Faure J.-D.* Very-long-chain fatty acids are required for cell plate formation during cytokinesis in *Arabidopsis thaliana* // J. Cell Sci. 2011. V. 124. P. 3223.
https://doi.org/10.1242/jcs.074575

26. *Nobusawa T., Okushima Y., Nagata N., Kojima M., Sakakibara H., Umeda M.* Synthesis of very-long-chain fatty acids in the epidermis controls plant organ growth by restricting cell proliferation // PLoS Biol. 2013. V. 11: e1001531.
https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001531

27. *Roudier F., Gissot L., Beaudoin F., Haslam R., Michaelson L., Marion J., Molino D., Lima A., Bach L., Morin H., Tellier F., Palauqui J.-C., Bellec Y., Renne C., Miquel M. et al.* Very-long-chain fatty acids are involved in polar auxin transport and developmental patterning in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2010. V. 22. P. 364.
https://doi.org/10.1105/tpc.109.071209

28. *Kumachova T.Kh., Beloshapkina O.O., Voronkov A.S.* The Maloideae (Rosaceae) structural and functional features determining passive immunity to mycosis // Asian Journal of Research in Botany. 2019. V. 2. P. 1.

29. *Кумахова Т.Х., Белошапкина О.О., Воронков А.С., Рябченко А.С.* Морфофункциональная характеристика листьев и плодов Maloideae Werber. (Rosaceae Juss.): 6. Роль поверхностных тканей в формировании устойчивости к грибным болезням // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019. Т. 180. С. 95.
https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-2-95-101

30. *Raffaele S., Leger A., Roby D.* Very long chain fatty acid and lipid signaling in the response of plants to pathogens // Plant Signaling Behav. 2009. V. 4. P. 94.
https://doi.org/10.4161/psb.4.2.7580