

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

КОЛЛИГАТИВНЫЕ ЭФФЕКТЫ РАСТВОРОВ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ САХАРОВ И ИХ РОЛЬ У РАСТЕНИЙ ПРИ ГИПОТЕРМИИ

© 2022 г. А. Н. Дерябин*, @, Т. И. Трунова*

*Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Ботаническая ул., 35, Москва, 127276 Россия

@E-mail: anderyabin@mail.ru

Поступила в редакцию 20.01.2020 г.

После доработки 17.03.2020 г.

Принята к публикации 10.04.2020 г.

В обзоре рассмотрены коллигативные эффекты высококонцентрированных растворов сахаров при действии отрицательных температур на морозостойкие растения, связанные с предотвращением обезвоживания клеток, образованием межклеточного льда, снижением точки замерзания протопласта и нейтрализацией токсических веществ. Обсуждается роль сахаров при действии гипотермии на растения, связанная со стабилизацией структуры мембран, молекул липидов и белков, нейтрализацией активных форм кислорода, а также их участием в сигналинге и метаболических процессах в качестве источника энергии и предшественников синтеза других соединений-протекторов.

Ключевые слова: сахара, низкая температура, активные формы кислорода, сигналинг, растения

DOI: 10.31857/S1026347021060044

НАКОПЛЕНИЕ САХАРОВ – ОДНА ИЗ СТРАТЕГИЙ ВЫЖИВАНИЯ РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ ГИПОТЕРМИИ

Температура является одним из ведущих экологических факторов, влияющих на все стороны жизнедеятельности растений и определяющих их географическое распространение и продуктивность (Levitt, 1980; Nievola *et al.*, 2017). На Земле сезонному снижению температуры ниже 0°C подвергается ~64% территории (Żrobek-Sokolnik, 2012), из них 26% приходится на сельскохозяйственные угодья (Nievola *et al.*, 2017). Растения восприимчивы к температурным перепадам окружающей среды на протяжении всей своей жизни: от прорастания семян до их созревания. Отсутствие возможности перемещения (миграции), а также механизмов регуляции теплового режима вынуждает растения адаптироваться к перепадам температуры посредством перепрограммирования своего транскриптома, протеома и метаболома (Sakina *et al.*, 2019).

В настоящее время все высшие растения по устойчивости к низким температурам (гипотермии) делят на три группы (Трунова, 2007; Kumar *et al.*, 2018):

1) теплолюбивые (chilling-sensitive plants), которые способны адаптироваться к ограниченному диапазону действия пониженных температур, при этом большинство из них повреждаются при температуре ниже 15°C. К растениям этой группы принадлежат тропические и субтропические сельскохозяйственные культуры, такие как гре-

чиха, кукуруза, огурец, просо, рис, соя, хлопчатник и др.;

2) холодостойкие (chilling-resistant plants), которые способны выдерживать любые низкие температуры, не сопровождающиеся тканевым льдообразованием. К этой группе относят картофель, морковь, редьку, шпинат и др.;

3) морозостойкие (frost-resistant plants) – растения северных широт – большинство деревьев и кустарников, а также травянистые озимые культуры (пшеница, рожь, ячмень и др.). Растения этой группы способны выживать при отрицательных температурах, сопровождающихся образованием межклеточного льда.

Процесс низкотемпературной адаптации (закаливания) или холодовой акклимации (cold hardening/cold acclimation) происходит при экспозиции растений в условиях низких неповреждающих (закаливающих) температур, что обеспечивает им защиту при возможном последующем действии более низких повреждающих температур. При этом низкие закаливающие температуры всегда должны предшествовать повреждающим, и только в этом случае можно существенно повысить холодо- или морозостойкость растений (Трунова, 2007). Важно, что свойства холодо- и морозостойкости растений развиваются только в процессе низкотемпературного закаливания, которое периодически происходит в течение всего онтогенеза растений и осуществляется в пределах нормы реакции. Однако само приобретенное свойство не

сохраняется при последующем повышении температуры. У холодостойких и морозостойких растений наследуется лишь генетически детерминированный уровень устойчивости к гипотермии, который реализуется исключительно в процессе их низкотемпературного закаливания в благоприятных для данного генотипа условиях (Трунова, 2007). Процесс низкотемпературного закаливания обратим, и при возврате растений в оптимальные для роста температурные условия происходит их раззакаливание (deacclimation) (Hidekazu *et al.*, 1996). В связи с этим, в летний период растения часто не могут противостоять внезапному действию низких повреждающих температур.

При переносе растений с оптимальной на низкую закаливающую температуру в их клетках происходят глубокие изменения в метаболизме, в том числе, возрастает содержание высокомолекулярных водорастворимых белков, липидов и некоторых олигосахаридов, но особенно заметно низкомолекулярных сахаров. Например, у модельного для физиологов и биохимиков растения *Arabidopsis thaliana* (экотип Columbia) накопление сахарозы, глюкозы и фруктозы становилось заметным уже после 1–4 ч их пребывания в условиях низких положительных температур (Wanner, Junttila, 1999; Kaplan *et al.*, 2007). Содержание низкомолекулярных сахаров положительно коррелирует с уровнем развиваемой холодо- и морозостойкости растений (Трунова, 1979). Если в условиях гипотермии у теплолюбивых растений накопление сахаров происходит в основном в результате гидролиза крахмальных зерен (Апакидзе, Буадзе, 2000), то у холодостойких — еще и за счет процесса фотосинтеза (Wanner, Junttila, 1999; Астахова и др., 2014), тогда как у морозостойких травянистых растений — преимущественно благодаря процессу фотосинтеза (Трунова, 1979), а у древесных — гидролиза различных олиго- и полисахаридов (Касперска-Палач, 1983).

Нами представлена таблица с данными по суммарному содержанию в листьях самых распространенных низкомолекулярных растворимых углеводов — сахарозы, глюкозы и фруктозы — у различных по устойчивости к гипотермии групп растений, конститутивно и в последствии холодовой экспозиции. Из данных таблицы видно, что устойчивые к низким положительным температурам виды, принадлежащие к группе холодостойких растений, в норме содержат в 2–4 раза больше сахаров, чем представители теплолюбивых растений, которые, в свою очередь, содержат в 15–18 раз меньше сахаров, по сравнению с морозостойкими растениями. Группа холодостойких растений занимает промежуточное положение по уровню накопления сахаров. Согласно приведенным в таблице данным, низкотемпературное закаливание всех групп растений сопровождается повышением в их листьях сахаров. При этом по абсо-

лютному показателю у представителей группы теплолюбивых растений суммарное содержание сахаров в несколько раз меньше, чем у морозостойких и холодостойких видов, а у холодостойких растений меньше, чем у морозостойких.

Накопление сахаров — это не только одна из стратегий выживания всех групп растений при действии гипотермии, но и неспецифическая составляющая их стрессового ответа (Трунова, 2007). Разные аспекты роли сахаров в формировании повышенной устойчивости растений к абиотическим стресс-факторам подробно изложены в обзорах последних лет (Krasavina *et al.*, 2014; Sami *et al.*, 2016; Gangola, Ramadoss., 2018; Fürtauer *et al.*, 2019). Однако в них не акцентировано внимание на коллигативные эффекты высококонцентрированных растворов сахаров, характерные, преимущественно, для группы морозостойких растений, подверженных воздействию отрицательных температур. Напомним, что коллигативными называют физические свойства растворов, которые определяются только числом частиц растворенного вещества (концентрацией) и не зависят от их химической природы, массы и размеров (Пучков, 2017). К коллигативным свойствам, в частности, относят понижение температуры замерзания раствора, по сравнению с чистым растворителем и осмотическое давление. В данной работе обобщены сведения о роли низкомолекулярных сахаров (преимущественно, сахарозы, глюкозы и фруктозы) и коллигативных эффектах высококонцентрированных растворов сахаров у растений при гипотермии.

РОЛЬ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ САХАРОВ У РАСТЕНИЙ ПРИ ГИПОТЕРМИИ

Сахара как источники энергии и углерода. В растениях самым распространенным углеводом является дисахарид сахароза ($C_{12}H_{22}O_{12}$), молекулы которой содержат остатки D-глюкозы и D-фруктозы, соединенные ковалентной (гликозидной) связью (Levitt, 1980; Bohnert, Sheveleva, 1998). Известно, что основной синтез сахарозы происходит в цитозоле клеток мезофилла, куда транспортируются триозы, образующиеся в хлоропластах в процессе фотосинтеза. В цитозоле молекулы сахарозы перераспределяются, накапливаются в вакуоли, используются для синтеза сложных углеводов или гидролизуются на глюкозу и фруктозу (Ruan, 2014). Сахароза считается главной транспортной формой ассимилятов, в виде которой восстановленный углерод и энергия транспортируются по растению. Главный поток сахарозы поступает из фотосинтезирующих клеток (донор) в русло дальнего транспорта (флоэму) симпластным и/или апопластным путем и далее в запасующие органы (акцепор), а также органы, которые не способны самостоятельно ее синтезировать.

Преимущество сахарозы, как транспортной формы, заключается в том, что она является химически инертным соединением, в котором аномерные атомы углерода связаны друг с другом. Благодаря этому молекула сахарозы защищена от атаки окислительных или гидролитических ферментов в процессе ее переноса из одной части растений в другую (Ленинджер, 1985). Молекуле сахарозы, чтобы быть использованной в обменных процессах, предварительно необходимо расщепиться на простые углеводы — глюкозу и фруктозу, например, с помощью инвертазы (β -фруктофуранозидаза, КФ 3.2.1.26). Молекулы низкомолекулярных сахаров богаты энергией, в связи с чем они являются основными субстратами для клеточного дыхания и синтеза стрессовых белков и липидов, протекающих в процессе низкотемпературного закаливания (Rolland *et al.*, 2002). Основными субстратами для реорганизации и формирования устойчивой к гипотермии структуры клеток выступают метаболически активные сахара — фруктоза и глюкоза (Колупаев, Трунова, 1992).

Стабилизация сахарами структуры мембран, белков и липидов. Температура фазового перехода и жидкостные свойства биологических мембран, наряду с другими факторами, зависят также от содержания сахаров в окружающем их растворе (Quinn, 1989). В модельных экспериментах показано, что сахара в условиях гипотермии стабилизируют структуру и текучесть мембран клеток (Crowe *et al.*, 1984, 1987; Sum *et al.*, 2003), за счет взаимодействия с входящими в их состав липидами и белками (Anchordoguy *et al.*, 1987; Kamata, Uemura, 2004). Возможный механизм защитного действия сахаров заключается в образовании многочисленных водородных связей между атомами водорода в гидроксильных группах молекул сахаров и кислородными атомами фосфатов в составе молекул фосфолипидов мембран (Strauss, Hauser, 1986; Crowe, Crowe, 1988; Sum *et al.*, 2003), благодаря чему сохраняется жидко-кристаллическое состояние липидов плазмалеммы. Способность сахаров замещать молекулы воды, образуя дополнительные гидрофобные связи, обеспечивает не только стабилизацию клеточных мембран в целом, но также защиту белковых комплексов тилакоидов от разрушения (Caffery *et al.*, 1988). Сахара, по сравнению с белками, играют большую роль в защите цитоплазмы клеток при действии гипотермии (Gusta *et al.*, 2004).

Нейтрализация сахарами активных форм кислорода (АФК). При оптимальных для роста температурах в клетках растений поддерживается баланс между скоростью генерации АФК и их утилизацией благодаря наличию специализированной системы антиоксидантной защиты, состоящей из антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза и др.) и низкомолекулярных соединений-антиоксидантов (аскорбиновая кислота,

восстановленный глутатион, флавоноиды и др.). При действии гипотермии этот баланс может быть нарушен из-за резкого возрастания в клетке содержания АФК, в результате которого развивается окислительный стресс, приводящий к необратимым повреждениям наиболее важных биополимеров — нуклеиновых кислот, белков и липидов. Установлено, что для холодостойких и морозостойких растений противодействие окислительному стрессу, вызванному гипотермией, в значительной мере связано с деятельностью низкомолекулярных антиоксидантов на фоне стабилизации активности антиоксидантных ферментов, тогда как для теплолюбивых растений, наоборот, в основном с повышенной активностью антиоксидантных ферментов (Hurry *et al.*, 1995). Кроме того, происходит быстрая инактивация конститутивного пула антиоксидантных ферментов свободными радикалами и поэтому требуется значительное время, необходимое для индукции их синтеза. В связи с этим, в этих условиях более эффективной, чем ферментативная, становится защита с помощью низкомолекулярных антиоксидантов, чья избыточность и относительная свобода миграции в клеточной и тканевой среде выступают на передний план (Кения и др., 1993).

В настоящее время низкомолекулярные сахара рассматриваются как полноправные компоненты неферментативной системы антиоксидантной защиты растительной клетки (Peshev, Van den Ende, 2013; Soares, 2019). Способность моносахаридов за счет окисления карбонильной группы восстанавливать такие сильные окислители, как феррицианид, пероксид водорода или ионы Cu^{2+} , известна давно (Ленинджер, 1985). Установлено, что сахара взаимодействуют с АФК как напрямую, так и опосредованно, усиливая экспрессию генов, кодирующих низкомолекулярные антиоксиданты (Sami *et al.*, 2016). Наиболее вероятны реакции радикальных АФК с молекулами α -глюкозы с образованием нестойких перокси-соединений и последующим их распадом до стабильных и легко метаболизируемых C_3 -фрагментов, а также образованием циклических лактонов (Синькевич и др., 2009). В модельных экспериментах *in vitro* показана способность сахаров, таких как глюкозы, сахарозы, фруктозы, раффинозы и маннита перехватывать гидроксильный радикал и таким образом предотвращать вызываемые им повреждения биомолекул (Аверьянов, Лапикова, 1989; Smirnoff, Cumbes, 1989; Bohnert, Sheveleva 1998; Bogdanović *et al.*, 2008; Peshev, Van den Ende 2013; Matros *et al.*, 2015). По способности *in vitro* перехватывать гидроксильный радикал сахара располагаются в следующем порядке: мальтоза > сахароза > фруктоза > глюкоза > сорбит (Morelli *et al.*, 2003). Видно, что дисахариды являются более активными перехватчиками АФК, чем моносахара. Среди моносахаридов фруктоза оказалась в два раза более эффективна в

роли перехватчика АФК, чем глюкоза (Bogdanović *et al.*, 2008). Авторы показали, что не только фруктоза, но и ее фосфорилированные формы являются важными антиоксидантами — перехватчиками АФК. Учитывая отсутствие в клетках растений антиоксидантных ферментов, нейтрализующих гидроксильный радикал, роль сахаров, как перехватчиков этой АФК, возрастает (Bogdanović *et al.*, 2008; Matros *et al.*, 2015). Наши исследования *in vitro* с трансформированными растениями картофеля, экспрессирующими ген инвертазы дрожжей апопластной локализации, показали, что наличие 2% сахарозы в МС-среде снижает интенсивность перекисного окисления липидов в листьях (Дерябин и др., 2011). Накапливаемые в норме (за счет экспрессии встроенного гена инвертазы дрожжей) и при низкотемпературном закаливании (5°C, 3 сут) сахара стабилизировали структурно-функциональное состояние клеточных мембран, снижали интенсивность процессов свободнорадикального окисления, протекающих с участием АФК, и повышали холодоустойчивость растений картофеля (Дерябин и др., 2007; 2016). Низкомолекулярным антиоксидантам присуща нелинейная зависимость между их внутриклеточной концентрацией и степенью ингибирования свободнорадикальных процессов (Кения и др., 1993), что было показано и в наших экспериментах с растениями картофеля, экспрессирующими ген инвертазы дрожжей (Дерябин и др., 2011). У растений, испытывающих сахарное голодание, наблюдалось накопление в тканях АФК, тогда как повышение внутриклеточной концентрации сахаров способствовало их нейтрализации (Bolouri-Moghaddam *et al.*, 2010). Обработка растений раствором глюкозы приводила к меньшему накоплению в их тканях АФК, в частности, синглетного кислорода и пероксида водорода (Ramel *et al.*, 2009). Таким образом, убедительно показана способность сахаров нейтрализовывать АФК, выступая в роли низкомолекулярных антиоксидантов.

Роль сахаров в восприятии и трансдукции внешнего сигнала. Известно, что в норме и под действием стрессоров различной природы (в том числе, низкотемпературного стрессора), сахара в миллимолярных концентрациях контролируют онтогенез растений посредством активации/репрессии генов, регулирующих такие морфофизиологические и биохимические процессы, как, клеточный цикл, рост, органогенез, прорастание пыльцы, цветение, формирование плодов, старение, фотосинтез, биосинтез метаболитов (белков, липидов, органических кислот и др.) (Koch, 1996; Gupta, Kaur, 2005; Rosa *et al.*, 2009; Ruan, 2012; Li, Sheen, 2016; Sami *et al.*, 2016; Марковская, Шибаева, 2017; Ciereszko, 2018; Ahmad, 2019). Кроме того, концентрация и пул сахаров служат сигналами для экспрессии генов углеводного метаболизма, в частности, кодирующих инвертазу и сахарозсинтазу

(*D*-фруктозо-2-глюкозил-трансфераза, КФ 2.4.1.13). Предполагается участие инвертаз в рецепции сахарного сигнала (Ruan, 2014; Wan *et al.*, 2018), что указывает на наличие нескольких путей для его восприятия и трансдукции. Показано, что высокая активность инвертазы клеточных стенок задерживала АБК-индуцируемое старение листьев томата, что свидетельствует о сигнальной функции продуктов деятельности фермента — глюкозы и фруктозы (Jin *et al.*, 2009). Сигнальная функция сахаров была убедительно показана при использовании растений с нокаутом генов, кодирующих цитоплазматическую инвертазу (Rossouw *et al.*, 2010). Сигнальная функция сахаров проявляется на разных уровнях организации растительного организма: на уровне клетки — при взаимоотношении между органеллами и посредством регуляции транскрипции (Yamaguchi-Shinozaki, Shinozaki, 2006); на уровне целого организма — между фотосинтезирующими (донор) и запасующими (акцептор) тканями (Baier *et al.*, 2004).

Установлено, что в передаче внешних сигналов участвуют гексозы, поступающие из апопласта в цитозоль с помощью сахарпереносящих белков (STPs) (Sherson *et al.*, 2003; Ruan, 2012). Центральными компонентами внутриклеточной сигнальной системы гексоз являются гексокиназа (КФ 2.7.1.1; НХК) (Jang *et al.*, 1997; Moore *et al.*, 2003) и фруктокиназа (КФ 2.7.1.4) (Rolland *et al.*, 2006). Являясь первым ферментом в катаболизме глюкозы, НХК рассматривается как ее сенсор, интегрирующий субстратные и гормональные сигналы для управления экспрессией генов и ростом растений в условиях действия абиотических стресс-факторов, в том числе, гипотермии (Jang *et al.*, 1997; Moore *et al.*, 2003). НХК обладает низкой специфичностью в отношении моносахаридного субстрата, в связи с чем способна катализировать реакцию фосфорилирования не только *D*-глюкозы, но также *D*-фруктозы, *D*-маннозы и *D*-глюкозамина. Участие НХК в восприятии и трансдукции глюкозного сигнала было исследовано как с применением ингибиторов НХК, так и на трансгенных растениях, экспрессирующих *A. thaliana* hexokinase1 (*AtHXK1*), и растениях, в которых этот ген имел антисмысловую ориентацию (Gibson, 2005). В настоящее время *AtHXK1* является наиболее изученным внутриклеточным рецептором сахаров. НХКs локализованы в цитозоле (Jang *et al.*, 1997; Moore *et al.*, 2003; Rolland *et al.*, 2006), а также связаны с мембранами хлоропластов, митохондрий и ядра (Jang *et al.*, 1997; Gupta, Kaur, 2005; Hanson, Smeekens 2009). Установлено, что локализованная в митохондриях НХК осуществляет контроль программированной клеточной смерти (Kim *et al.*, 2006). Ядерная НХК, в случае увеличения внутриклеточной концентрации глюкозы, посылает сигнал подавления процессов фотосин-

теза (Valluru, Van den Ende, 2011), роста и развития растения (Bolouri-Moghaddam *et al.*, 2010).

У растений имеется три пути передачи глюкозного сигнала: 1) гексокиназ-зависимый, с фосфорилированием сахаров; 2) гликолиз-зависимый и, 3) гексокиназ-независимый, без фосфорилирования сахаров (Rolland *et al.*, 2006; Rosa *et al.*, 2009; Häusler *et al.*, 2014). В качестве дополнительного сенсора, в обход гексокиназ-зависимого пути, когда гидролиз сахарозы происходит за счет работы сахарозсинтазы, действует фруктокиназа (Pego, Smeekens, 2000). Однако не только гексозы, но и сахароза является сигнальной молекулой (Koch, 2004; Gupta, Kaur, 2005; Wind *et al.*, 2010), при этом клетки растений имеют независимые сенсоры для гексоз и сахарозы (Rosa *et al.*, 2009). Предполагают, что в качестве сенсоров сахарозы, а также регуляторов ее внеклеточной концентрации, выступают сахарозсинтаза, кальциевые каналы и STPs (Lalonde *et al.*, 1999; Li, Sheen, 2016). Источником сигнала служит транспортировка сахарозы до акцепторных клеток и последующий ее гидролиз (Koch, 2004; Rolland *et al.*, 2006). Следует учесть, что сахарный сигналинг изменяет стрессовый ответ растения во взаимодействии с другими сигнальными путями, в том числе, гормональным (Ruan 2014; Ciereszko, 2018). Именно сахара и гормоны осуществляют “дальний” сигналинг (Rolland *et al.*, 2006; Ljung *et al.*, 2015). Следовательно, влияя на экспрессию генов, сахара избирательно усиливают либо ослабляют пути биосинтеза ключевых метаболитов (белки, липиды и др.), что оказывает непосредственное влияние на процесс формирования устойчивости растений к гипотермии.

КОЛЛИГАТИВНЫЕ ЭФФЕКТЫ ВЫСОКОКОНЦЕНТРИРОВАННЫХ РАСТВОРОВ САХАРОВ У МОРОЗОСТОЙКИХ РАСТЕНИЙ ПРИ ГИПОТЕРМИИ

Коллигативные (существенно зависящие от концентрации растворенного вещества) эффекты растворов сахаров наиболее выражены у группы морозостойких растений при действии отрицательных температур, и в меньшей мере у холодостойких растений при переохлаждении (сохранение воды в некристаллической форме) в условиях заморозка.

Впервые предположение о протекторной роли высококонцентрированных растворов сахаров в образовании льда в клетках растений высказано нашим соотечественником Н.А. Максимовым в 1912 г. (Maximow, 1912). Позднее было установлено, что в условиях гипотермии защитным эффектом обладают только те растворимые сахара, которые способны вступать в метаболизм клетки и накапливаться в них в больших количествах (Туманов, 1979; Трунова, 1979). Морозостойкие растения при низкотемпературном закаливании на-

капливают в большом количестве различные нетоксичные осмотически активные вещества (преимущественно, низкомолекулярные сахара), обладающие стресс-протекторным действием (Levitt, 1980; Kamata, Uemura, 2004; Ouellet, 2007; Rosa *et al.*, 2009; Jha, Sharma, 2019; Kolupaev *et al.*, 2020). Поздней осенью сахароза и фруктоза являются основными сахарами в узлах кушения озимой пшеницы (Halford *et al.*, 2011; Zeng *et al.*, 2011). Количество растворимых сахаров у озимых злаков достигает 50–60% от массы сухого вещества клеток (Трунова, 1979; Nawaz *et al.*, 2019). При гипотермии некоторые злаки накапливают олигосахарид раффинозу, однако по абсолютному содержанию она существенно уступает другим низкомолекулярным сахарам (Kamata, Uemura, 2004; Nägele *et al.*, 2011). Согласно ряду исследований, вклад сахаров раффинозного ряда в формировании устойчивости растений к гипотермии признан не существенным (Zuther *et al.*, 2004; Knaupp *et al.*, 2011).

В естественных условиях при отрицательных температурах у морозостойких растений увеличивается проницаемость мембран для свободного выхода воды, способной к кристаллизации, и происходит ее отток в межклетники по специализированным водным каналам — аквапоринам (Gandola, Ramadoss, 2018). Это необходимо для предотвращения формирования кристаллов льда внутри клеток (внутриклеточное льдообразование летально для всех групп растений). Кристаллы льда сначала образуются в межклетниках, так как внутриклеточная вода имеет более низкую температуру замерзания в связи с высокой концентрацией осмотически активных веществ. Для растений при температуре ниже 0°C характерна гетерогенная нуклеация (образование кристаллических зародышей, или центров кристаллизации), которая происходит обязательно при наличии в апопласте нуклеаторов льда, в основном, сапрофитных бактерий (Трунова, 2007). Увеличивающиеся в размерах кристаллы льда не только оказывают механическое действие на структуру клеток, но также продолжают оттягивать из них свободную воду, при этом изменяется внутриклеточный осмотический потенциал и развивается обезвоживание (дегидратация). Наиболее сильное обезвоживание клеток достигается у самых морозостойких деревьев, таких как береза и ива, у которых при –60°C сохраняется 7.6–8.9% незамерзшей воды, тогда как озимые злаки выдерживают лишь 50% потерю воды (Красавцев, 1972). Следовательно, для древесных растений более эффективным механизмом морозостойкости является своевременный отток свободной воды из протопласта в межклетники с последующим развитием сильного обезвоживания клеток. Для зимующих травянистых злаков морозостойкость базируется в значительной степени на водоудерживающей способности клеток (Трунова, 2007). Известно,

Таблица 1. Суммарное содержание сахарозы, глюкозы и фруктозы в листьях различных по устойчивости к гипотермии групп растений, в норме и после гипотермии

Вид	Условия опыта	Суммарное содержание сахаров	Источник	
Теплолюбивые растения				
Огурец (<i>Cucumis sativus</i> L., сорт Конкурент)	20°C	12*	Климов и др., 2002	
	6°C, 3 сут	26*		
Томат (<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill., сорт Сибирский скороспелый)	20°C	14*	Попов и др., 2013	
	6°C, 3 сут	82*		
Табак (<i>Nicotiana tabacum</i> L., сортотип Samsun)	23°C	12.3**	Rooy <i>et al.</i> , 2017	
	8°C, 6 сут	17.8**		
Виноград (<i>Vitis vinifera</i> L., сорт Flame seedless)	24°C	26.0**	Morsy <i>et al.</i> , 2007	
	4°C, 4 ч	32.8**		
Рис (<i>Oryza sativa</i> L., сорт INIAP12)	30/27°C	12.3**	Pompeiano <i>et al.</i> , 2015	
	(день/ночь)	17.7**		
	13/10°C			
	(день/ночь)			
Тростник (<i>Arundo donax</i> L.)	4 сут			
	22°C	34***		Pompeiano <i>et al.</i> , 2015
	10°C, 7 сут	70***		
Холодостойкие растения				
Резушка Талля (<i>Arabidopsis thaliana</i> L., экотип Col-0)	22°C	30.6*	Ristic, Ashworyh, 1993	
	4°C, 5 сут	148.6*		
Картофель (<i>Solanum tuberosum</i> L., сорт Дезире)	22°C	59*	Данные авторов (неопубл.)	
	5°C, 3 сут	115*		
Капуста (<i>Brassica oleraceae</i> L., сорт Banchurisou)	20/15°C	3.4**	Sasaki <i>et al.</i> , 2001	
	(день/ночь)	16.6**		
Теллунгиелла (<i>Thellungiella salsuginea</i> (Pall.) O.E.Schulz, экотип Tuva)	5°C, 10 сут		Lee <i>et al.</i> , 2012	
	20/18°C	13.5***		Guy <i>et al.</i> , 1992
	(день/ночь)	95.0***		
Шпинат (<i>Spinacia oleraceae</i> L., сорт Winter Bloomsdale)	4°C, 14 сут			
	25°C	3.9***		
	5°C, 14 сут	63.3***		
Морозостойкие растения				
Пшеница озимая (<i>Triticum aestivum</i> L., сорт Лютесценс 329)	20°C	180*	Колупаев и др., 2015	
	2°C, 7 сут	320*		
Рожь озимая (<i>Secale cereale</i> L., сорт Память Худоерко)	20°C	230*		
	2°C, 7 сут	330*		
Ячмень озимый (<i>Hordeum vulgare</i> L., сорт Жерар)	20°C	170*		
	2°C, 7 сут	240*		
Тритикале озимый (<i>Triticale</i> , сорт Раритет)	20–22°C	29**	Kolupaev <i>et al.</i> , 2020	
	2–4°C, 6 сут	42**		
Пшеница озимая (<i>Triticum aestivum</i> L., сорт Norstar)	21°C	23***	Kamata, Uemura, 2004	
	3°C, 4 нед	167***		

Примечание. * – мг/г сухой массы, ** – мг/г сырой массы, *** – мкмоль/г сырой массы.

что благодаря своей химической структуре (главным образом, наличию гидроксильных групп) молекулы низкомолекулярных сахаров связывают водородными связями молекулы воды, тем самым, часть внутриклеточной воды сохраняется в коллоидно-связанной форме. Вода, входящая в состав гидратных оболочек молекул сахаров, не замерзает и не транспортируется, оставаясь в клетке. Связанная вода не может участвовать в химических реакциях, транспортироваться по растению, но благодаря ей снижается точка замерзания раствора. Так, за счет высоких водоудерживающих свойств молекул сахаров в меристематических клетках хвойных растений в зимний период обеспечивается наличие незамерзающей (переохлажденной) жидкой фазы (почти до -40°C) в виде высококонцентрированного внутриклеточного раствора (Алаудинова, 2011). В январе в цитоплазме меристематических клеток почек ели сибирской (*Picea obovata* L.) концентрация водорастворимых сахаров составляла 17%, а у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) – 21% от сухой массы ткани (Алаудинова и др., 2010). Таким образом, высококонцентрированные растворы сахаров помогают морозостойким растениям в зимний период избежать внутриклеточных повреждений (денатурация белков, разрушение структуры плазмалеммы и органелл и др.), вызванных обезвоживанием и внеклеточным льдообразованием.

Осмотическое давление является важным коллигативным свойством не только растений, но всех живых систем (Костюк, 2016). Чем выше концентрация веществ в растворе, тем выше осмотическое давление. При развитии обезвоживания концентрации растворенных веществ (преимущественно, неорганических ионов) в клетках многократно возрастают, и они начинают оказывать токсическое действие. В этих условиях высокие концентрации низкомолекулярных сахара нейтрализуют токсичные вещества путем их разбавления. При высоких концентрациях сахара нетоксичны, поскольку не способны напрямую взаимодействовать с макромолекулами, при этом они могут выступать в роли биогенных коллигативных антифризов (Пучков, 2017). Сахара повышают осмотический потенциал клетки, тем самым снижают температуру замерзания раствора, при которой происходит нуклеация льда (Reyes-Diaz *et al.*, 2006). Таким образом, растворы сахаров защищают ткани морозостойких растений от адгезии с кристаллами льда, а благодаря своим коллигативным свойствам контролируют льдообразование в клетках и предохраняют их от чрезмерного обезвоживания.

Низкомолекулярные сахара (преимущественно, фруктоза, глюкоза и сахароза) отражают уровень метаболической активности растительной клет-

ки, а в условиях гипотермии выполняют полифункциональную роль. Роль сахаров в повышении устойчивости растений к гипотермии связана, прежде всего, с их способностью стабилизировать структуру мембран, молекул липидов и белков, нейтрализовать АФК, участвовать в сигналинге и метаболических процессах в качестве источника энергии и предшественников синтеза других соединений. Внутриклеточная концентрация сахаров влияет на экспрессию генов, задействованных в усилении или ослаблении пути биосинтеза биополимеров, что отражается на формировании устойчивости растений к гипотермии. Однако для устойчивости морозостойких растений к отрицательным температурам одним из важнейших факторов является высокое содержание в их тканях растворимых сахаров. Коллигативные эффекты высококонцентрированных растворов сахаров связаны с повышением водоудерживающей способности клеток, предотвращением их обезвоживания при внеклеточном льдообразовании, снижением величины водного потенциала и температуры замерзания протопласта, нейтрализацией токсичных веществ. Именно высокое содержание сахаров как до, и особенно после низкотемпературного закалывания, является характерным признаком группы морозостойких растений (см. табл. 1). И, наоборот, более низкое содержание сахаров у холодостойких растений, а тем более у теплолюбивых, является одной из важнейших причин генетической неустойчивости к образующимся в них кристаллам льда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.А., Лапикова В.П. Взаимодействие сахаров с гидроксильным радикалом в связи с фунгитоксичностью выделений листьев // Биохимия. 1989. Т. 54. С. 1646–1651.
- Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. Водорастворимые вещества меристем почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L.: содержание, состав и свойства при формировании состояния низкотемпературной устойчивости // Сиб. экологический журнал. 2010. Т. 17. С. 327–333.
- Алаудинова Е.В. Экологические особенности низкотемпературной адаптации лесообразующих хвойных видов Сибири: структурно-химические изменения меристем почек // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. д. б. н. Красноярск: ФГБОУ “Сиб. гос. технологический университет”. 2011. 36 с.
- Апакидзе А.В., Буадзе О.А. Ультраструктура клеток и углеводный обмен некоторых видов виноградного растения в связи с их морозоустойчивостью // Физиология и биохимия культурных растений. 2000. Т. 32. № 2. С. 114–120.
- Астахова Н.В., Попов В.Н., Селиванов А.А., Бураханова Е.А., Алиева Г.П., Мошков И.Е. Реорганизация ультраструктуры хлоропластов при низкотемпературном закалывании растений арабидопсиса // Физиология растений. 2014. Т. 61. С. 790–797.

- Дерябин А.Н., Бураханова Е.А., Трунова Т.И. Участие апопластной инвертазы в формировании устойчивости холодостойких растений к гипотермии // Известия РАН. Сер. биол. 2016. № 1. С. 32–40.
- Дерябин А.Н., Сабельникова Е.П., Бураханова Е.А. Зависимость формирования холодоустойчивости у растений *in vitro* от концентрации сахарозы в среде выращивания // Вестник Мордовского университета. 2011. № 4. С. 200–205.
- Дерябин А.Н., Синькевич М.С., Дубинина И.М., Бураханова Е.А., Трунова Т.И. Влияние сахаров на развитие окислительного стресса, вызванного гипотермией (на примере растений картофеля, экспрессирующих ген инвертазы дрожжей) // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 39–46.
- Касперска-Палач А. Механизм закаливания травянистых растений // В кн.: Холодостойкость растений / Пер. с англ. Г.Н. Зверевой, М.М. Тюриной; Под ред. и с предисл. Г.А. Самыгина. М.: Колос, 1983. С. 112–123.
- Кения М.В., Лукаш А.И., Гуськов Е.П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. Вып. 4. С. 456–470.
- Климов С.В., Попов В.Н., Дубинина И.М., Бураханова Е.А., Трунова Т.И. Пониженная холодостойкость теплолюбивых растений связана с ингибированием ассимиляции CO₂ в листьях и накопления сахаров в корнях // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 871–877.
- Колупаев Ю.В., Трунова Т.И. Особенности метаболизма и защитные функции углеводов растений в условиях стрессов // Физиология и биохимия культурных растений. 1992. Т. 24. С. 523–533.
- Колупаев Ю.Е., Рябчун Н.И., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И. Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе // Физиология растений. 2015. Т. 62. С. 533–541.
- Красавцев О.А. Калориметрия растений при температурах ниже нуля. М.: Наука, 1972. 117 с.
- Ленинджер А. Основы биохимии: в 3-х т. Т. 1. Пер с англ. М.: Мир, 1985. 367 с. Lehninger A. Principles of biochemistry. Worth Publishers, Inc. 1982.
- Марковская Е.Ф., Шибаева Т.Г. Низкотемпературные сенсоры у растений: гипотезы и предположения // Известия РАН. Сер. биол. 2017. № 2. С. 120–128.
- Попов В.Н., Антипина О.В., Бураханова Е.А. Участие инвертазы клеточной стенки в низкотемпературном закаливании растений табака // Физиология растений. 2013. Т. 60. С. 214–221.
- Пучков Е. Биогенное управление образованием льда // Природа. 2017. № 2. С. 27–37.
- Синькевич М.С., Дерябин А.Н., Трунова Т.И. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 186–192.
- Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс // 64-е Тимирязевские чтения. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Трунова Т.И. Физиология закаливания озимых злаков к морозу низкими положительными температурами: Автореф. дис. на соиск. уч. ст. д. б. н. М., 1979. 48 с.
- Туманов И.И. Физиология закаливания и зимостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с.
- Ahmad I.Z. Role of sugars in abiotic stress signaling in plants // Plant signaling molecules / Eds Iqbal M., Khan R., Reddy P.S., Ferrante A., Khan N.A.; Woodhead Publishing, 2019. P. 207–217.
- Anchordoguy T.J., Rudolph A.S., Carpenter J.F., Crowe J.H. Modes of interaction of cryoprotectants with membrane phospholipids during freezing // Cryobiology. 1987. V. 24. P. 324–331.
- Baier M., Hemman G., Holman R., Corke F., Card R., Smith C., Rook F., Bevan M.W. Characterization of mutants in *Arabidopsis* showing increased sugar-specific gene expression, growth, and developmental responses // Plant Physiol. 2004. V. 134. P. 81–91.
- Bogdanović J., Mojović M., Milosavić N., Mitrović A., Vučinić L., Spasojević I. Role of fructose in the adaptation of plants to cold-induced oxidative stress // Eur. Biophys J. 2008. V. 37. P. 1241–1246.
- Bohnert H.J., Sheveleva E. Plant stress adaptations – making metabolism move // Curr. Opin. Plant Biol. 1998. V. 1. P. 267–274.
- Bolouri-Moghaddam M.R., Le Roy K., Xiang L., Rolland F., Van den Ende W. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells // FEBS J. 2010. V. 277. P. 2022–2037.
- Caffery M., Tonseca V., Leopold A.C. Lipid-sugar interactions reveal a new avenue to anhydrous biology // Plant Physiol. 1988. V. 86. P. 754–758.
- Ciereszko I. Regulatory roles of sugars in plant growth and development // Acta Soc. Bot. Pol. 2018. V. 87. P. 3583–3596.
- Crowe J.H., Crowe L.M., Carpenter J.F., Wistrom C.A. Stabilization of dry phospholipid bilayers and proteins by sugars // Biochem. J. 1987. V. 242. P. 1–10.
- Crowe L.M., Crowe J.H. Effects of water and carbohydrates on membrane fluidity // Physiological regulation of membrane fluidity / Ed. Cherry J.H. N.Y.: Alan R. Liss, Inc., 1988. P. 75–99.
- Crowe L.M., Mouradian R., Crowe J.H., Jackson S.A., Womersley C. Effects of carbohydrates on membrane stability at low water activities // Biochim. Biophys. Acta. 1984. V. 769. P. 141–150.
- Fürtauer L., Weiszmann J., Weckwerth W., Nägele T. Dynamics of plant metabolism during cold acclimation // Int. J. Mol. Sci. 2019. V. 20. P. 5411–5426.
- Gangola M.P., Ramadoss B.R. Sugars play a critical role in abiotic stress tolerance in plants // Biochemical, physiological and molecular avenues for combating abiotic stress in plants / Eds. Wani S.H. Academic Press. 2018. P. 17–38.
- Gibson S.I. Control of plant development and gene regulation by sugar signaling // Curr. Opin. Plant Biol. 2005. V. 8. P. 93–102.
- Gupta A.K., Kaur N. Sugar signaling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants // J. BioSci. 2005. V. 30. P. 761–776.
- Gusta L.V., Wisniewski M., Nesbitt N.T., Gusta M.L. The effect of water, sugars, and proteins on the pattern of ice

- nucleation and propagation in acclimated and nonacclimated canola leaves // *Plant Physiol.* 2004. V. 135. P. 1642–1653.
- Guy Ch.L., Huber J.L.A., Huber S.C. Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature // *Plant Physiol.* 1992. V. 100. P. 502–508.
- Halford N.G., Curtis T.Y., Muttucumaru N., Postles J., Mottram D.S. Sugars in crop plants // *Ann. Appl. Biol.* 2011. V. 158. P. 1–25.
- Hanson J., Smeekens S. Sugar perception and signaling – an update // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009. V. 12. P. 562–567.
- Häusler R.E., Heinrichs L., Schmitz J., Flügge U.I. How sugars might coordinate chloroplast and nuclear gene expression during acclimation to high light intensities // *Mol. Plant.* 2014. V. 7. P. 1121–1137.
- Hidekazu S., Kazuo I., Masayuki O. Changes in sugar content during cold acclimation and deacclimation of cabbage seedlings // *Ann. Bot.* 1996. V. 78. P. 365–369.
- Hurry V.M., Strand A., Tobiaeson M., Gardestrom P., Oquist G. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content // *Plant Physiol.* 1995. V. 109. P. 697–706.
- Jang J.C., León P., Sheen J. Hexokinase as a sugar sensor in higher plants // *Plant Cell.* 1997. V. 9. P. 5–19.
- Jha A.B., Sharma P. Regulation of osmolytes syntheses and improvement of abiotic stress tolerance in plants // Approaches for enhancing abiotic stress tolerance in plants / Eds Hasanuzzaman M., Nahar K., Fujita M., Oku H., Islam T. CRC Press, 2019. P. 1971–2005.
- Jin Y., Ni D.A., Ruan Y.L. Posttranslational elevation of cell wall invertase activity by silencing its inhibitor in tomato delays leaf senescence and increases seed weight and fruit hexose level // *Plant Cell.* 2009. V. 21. P. 2072–2089.
- Kamata T., Uemura M. Solute accumulation in wheat seedlings during cold acclimation: contribution to increased freezing tolerance // *CryoLetters.* 2004. V. 25. P. 311–322.
- Kaplan F., Kopka J., Sung D.Y., Zhao W., Popp M., Porat R., Guy C.L. Transcript and metabolite profiling during cold acclimation of *Arabidopsis* reveals an intricate relationship of cold-regulated gene expression with modifications in metabolite content // *Plant J.* 2007. V. 50. P. 967–981.
- Kim M., Lim J.H., Ahn C.S., Park K., Kim G.T., Kim W.T., Pai H.S. Mitochondria-associated hexokinases play a role in the control of programmed cell death in *Nicotiana benthamiana* // *Plant Cell.* 2006. V. 18. P. 2341–2355.
- Knaupp M., Mishra K.B., Nedbal L., Heyer A.G. Evidence for a role of raffinose in stabilizing photosystem II during freeze–thaw cycles // *Planta.* 2011. V. 234. P. 477–486.
- Koch K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2004. V. 7. P. 235–246.
- Koch K.E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1996. V. 47. P. 509–540.
- Kolupaev Y.E., Horielova E.I., Yastreb T.O., Ryabchun N.I. State of antioxidant system in triticale seedlings at cold hardening of varieties of different frost resistance // *Cereal Research Communications.* 2020. P. 1–7.
- Krasavina M.S., Burmistrova N.A., Raldugina G.N. The role of carbohydrates in plant resistance to abiotic stresses // Emerging technologies and management of crop stress tolerance / Eds Ahmad P., Rasool S. Elsevier Inc., 2014. P. 229–270.
- Kumar R., Chaurasiya P.C., Singh R.N., Singh S. A review report: low temperature stress for crop production // *Int. J. Pure App. Biosci.* 2018. V. 6. P. 575–598.
- Lalonde S., Boles E., Hellmann H., Barker L., Patrick J.W., Frommer W.B., Ward J.M. The dual function of sugar carriers: transport and sugar sensing // *The Plant Cell.* 1999. V. 11. P. 707–726.
- Lee Y.P., Babakov A., de Boer B., Zuther E., Hinch D.K. Comparison of freezing tolerance, compatible solutes and polyamines in geographically diverse collections of *Thellungiella* sp. and *Arabidopsis thaliana* accessions // *BMC Plant Biology.* 2012. V. 12. P. 131.
- Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. V. 1. Chilling, freezing and high temperature stresses. N.Y.: Acad. Press, 1980. 426 p.
- Li L., Sheen J. Dynamic and diverse sugar signaling // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2016. V. 33. P. 116–125.
- Ljung K., Nemhauser J.L., Perata P. New mechanistic links between sugar and hormone signaling networks // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2015. V. 25. P. 130–137.
- Matros A., Peshev D., Peukert M., Mock H.P., Van den Ende W. Sugars as hydroxyl radical scavengers: proof-of-concept by studying the fate of sucralose in *Arabidopsis* // *Plant J.* 2015. V. 82. P. 822–839.
- Maximow N.A. Chemische schutzmittel der pflanzen gegen Erfrieren: I // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1912. V. 30. S. 504–516.
- Moore B., Zhou L., Rolland F., Hall Q., Cheng W.H., Liu Y.X. Role of the *Arabidopsis* glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling // *Science.* 2003. V. 300. P. 332–336.
- Morelli R., Russo-Volpe S., Bruno N., Lo Scalzo R. Fenton-dependent damage to carbohydrates: free radical scavenging activity of some simple sugars // *J. Agric. Food Chem.* 2003. V. 51. P. 7418–7425.
- Morsy M.R., Jouve L., Hausman J.F., Hoffmann L., Stewart J.M. Alteration of oxidative and carbohydrate metabolism under abiotic stress in two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes contrasting in chilling tolerance // *J. Plant Physiol.* 2007. V. 164. P. 157–167.
- Nägele T., Kandel B.A., Frana S., Meißner M., Heyer A.G. A systems biology approach for the analysis of carbohydrate dynamics during acclimation to low temperature in *Arabidopsis thaliana* // *FEBS J.* 2011. V. 278. P. 506–518.
- Nawaz F., Majeed S., Ahmad Kh.Sh., Hamid A., Shabbir R.N., Aqib M., Ikram R.M. Use of osmolytes in improving abiotic stress tolerance to wheat (*Triticum aestivum* L.) // Wheat production in changing environments. Springer, Singapore, 2019. P. 497–519.
- Nievol C.C., Carvalho C.P., Carvalho V., Rodrigues E. Rapid responses of plants to temperature changes // *Temperature.* 2017. V. 4. P. 371–405.

- Ouellet F. Cold acclimation and freezing tolerance in plants // Encyclopedia of life sciences. Wiley, London, 2007. P. 1–6.
- Pego J., Smeekens S.C.M. Plant fructokinases: a sweet family get-together // Trends Plant Sci. 2000. V. 5. P. 531–536.
- Peshev D., Van den Ende W. Sugars as antioxidants in plants // Crop improvement under adverse conditions / Eds. Tuteja N., Gill S.S. N.Y.: Springer Science+Business Media, 2013. P. 285–307.
- Pompeiano A., Vita F., Miele S., Guglielminetti L. Freeze tolerance and physiological changes during cold acclimation of giant reed [*Arundo donax* (L.)] // Grass and Forage Science. 2015. V. 70. P. 168–175.
- Quinn P.J. Effect of sugars on the phase behaviour of phospholipid model membranes // Biochem. Soc. Transactions. 1989. V. 17. P. 957–960.
- Ramel F., Sulmon C., Bogard M., Couée I., Gouesbet G. Differential patterns of reactive oxygen species and antioxidative mechanisms during atrazine injury and sucrose-induced tolerance in *Arabidopsis thaliana* plantlets // BMC Plant Biol. 2009. V. 9. P. 28–46.
- Reyes-Diaz M., Ulloa N., Zuniga-Feest A., Gutierrez A., Gidekel M., Alberdi M., Corcuera L.J., Bravo L.A. *Arabidopsis thaliana* avoids freezing by supercooling // J. Exp. Bot. 2006. V. 57. P. 3687–3696.
- Ristic Z., Ashworth E.N. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. (Heyn) cv. Columbia during rapid cold acclimation // Protoplasma. 1993. V. 172. P. 111–123.
- Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms // Annu. Rev. Plant Biol. 2006. V. 57. P. 675–709.
- Rolland F., Moore B., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants // Plant Cell. 2002. V. 14. P. S185–S205.
- Rosa M., Prado C., Podazza G., Interdonato R., Gonzalez J.A., Hilal M., Prado F.E. Soluble sugars – metabolism, sensing and abiotic stress. A complex network in the life of plants // Plant Signaling & Behavior. 2009. V. 4. P. 388–393.
- Rossouw D., Kossmann J., Botha F.C., Groenewald J.H. Reduced neutral invertase activity in the culm tissues of transgenic sugarcane plants results in a decrease in respiration and sucrose cycling and an increase in the sucrose to hexose ratio // Functional Plant Biol. 2010. V. 37. P. 22–31.
- Rooy S.S.B., Salekdeh G.H., Ghabooli M., Gholami M., Karimi R. Cold-induced physiological and biochemical responses of three grapevine cultivars differing in cold tolerance // Acta Physiol. Plant. 2017. V. 39. P. 264.
- Ruan Y.-L. Signaling role of sucrose metabolism in development // Molecular Plant. 2012. V. 53. P. 763–765.
- Ruan Y.L. Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling // Annu. Rev. Plant Biol. 2014. V. 65. P. 33–67.
- Sakina A., Wani W., Mushtaq M., Wani S.H., Shikari A.B. Omics approaches for cold stress tolerance in plants // Recent approaches in omics for plant resilience to climate change / Eds. Wani S. Springer, Cham, 2019. P. 331–356.
- Sami F., Yusuf M., Faizan M., Faraz A., Hayat S. Role of sugars under abiotic stress // Plant. Physiol. Biochem. 2016. V. 109. P. 54–61.
- Sasaki H., Ichimura K., Imada S., Yamaki S. Sucrose synthase and sucrose phosphate synthase, but not acid invertase, are regulated by cold acclimation and deacclimation in cabbage seedlings // J. Plant Physiol. 2001. V. 158. P. 847–852.
- Sherson S.M., Alford H.L., Forbes S.M., Wallac G., Smith S.M. Roles of cell-wall invertases and monosaccharide transporters in the growth and development of *Arabidopsis* // J. Exp. Bot. 2003. V. 54. P. 525–531.
- Smirnoff N., Cumbes Q.J. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes // Phytochemistry. 1989. V. 28. P. 1057–1060.
- Soares C., Carvalho M.E., Azevedo R.A., Fidalgo F. Plants facing oxidative challenges – a little help from the antioxidant networks // Environmental and Experimental Botany. 2019. V. 161. P. 4–25.
- Strauss G., Hauser H. Stabilization of lipid bilayer vesicles by sucrose during freezing // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1986. V. 83. P. 2422–2426.
- Sum A.K., Faller R., de Pablo J.J. Molecular simulation study of phospholipid bilayers and insights of the interactions with disaccharides // Biophysical J. 2003. V. 85. P. 2830–2844.
- Valluru R., Van den Ende W. Myo-inositol and beyond – emerging networks under stress // Plant Sci. 2011. V. 181. P. 387–400.
- Wan H., Wu M., Yang Y., Zhou G., Ruan Y.L. Evolution of sucrose metabolism: the dichotomy of invertases and beyond // Trends Plant Sci. 2018. V. 23. P. 163–177.
- Wanner L.A., Junttila O. Cold-induced freezing tolerance in *Arabidopsis* // Plant Physiol. 1999. V. 120. P. 391–399.
- Wind J., Smeekens S., Hanson J. Sucrose: metabolite and signaling molecule // Phytochemistry. 2010. V. 71. P. 1610–1614.
- Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses // Annu. Rev. Plant Biol. 2006. V. 57. P. 781–803.
- Zeng Y., Yu J., Cang J., Liu L., Mu Y., Wang J., Zhang D. Detection of sugar accumulation and expression levels of correlative key enzymes in winter wheat (*Triticum aestivum*) at low temperatures // Biosci. Biotechnol. Biochem. 2011. V. 75. P. 681–687.
- Żrobek-Sokolnik A. Temperature stress and responses of plants // Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change / Eds Ahmad P., Prasad M.N.V. Springer Science & Business Media., 2012. P. 113–134.
- Zuther E., Büchel K., Hundertmark M., Stitt M., Hinch D.K., Heyer A.G. The role of raffinose in the cold acclimation response of *Arabidopsis thaliana* // FEBS Lett. 2004. V. 576. P. 169–173.

Colligative Effects of Solutions of Low-Molecular Sugars and Their Role in Plants at Hypothermia

A. N. Deryabin^{1, #} and T. I. Trunova¹

¹Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Botanicheskaya str., 35, Moscow, 126276 Russia

[#]e-mail: anderyabin@mail.ru

The review discusses the colligative effects of high sugar level at negative temperatures are typical only to frost-resistant plants and are associated with preventing cells from dehydration and formation of intercellular ice, decreasing the protoplast freezing point, and neutralizing toxic substances. The ability of plant sugars to manifest a protective effect, namely to stabilize the membrane structure, lipid and protein molecules, to neutralize reactive oxygen species, to participate in signaling and metabolic processes as an energy source and precursors for the synthesis of other protector compounds under the conditions of hypothermia are also discussed.

Keywords: sugars, low temperature, reactive oxygen species, signaling, plants