

## О Г Л Я Д И

УДК581.45:57.012.4:58.0365

### РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

© 2020 г. Н. А. Белявская, О. М. Федюк, Е. К. Золотарева

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного  
Национальной академии наук Украины  
(Киев, Украина)*

Растворимые углеводы, являясь продуктами фотосинтеза, депо для кратковременного запаса энергии, источниками углерода и компонентами для синтеза олиго- и полисахаридов, принимают участие в ключевых физиологических, биохимических и молекулярно-генетических процессах, обеспечивающих рост, развитие, размножение и защиту от неблагоприятных биотических и абиотических факторов, среди которых важное место занимает холодный стресс. Хотя глобальная температура Земли постепенно повышается, заморозки и случаи похолодания становятся более частыми во всем мире. В обзоре обсуждается влияние холода на всех уровнях организации растения, в результате которого проявляются функции растворимых углеводов в качестве крипротекторов, осмолитов, антиоксидантов и сигнальных молекул. В холодной акклимации растений принимает участие весь комплекс компонентов сетей, обеспечивающих метаболизм растворимых углеводов, включая ферменты, транспортеры, гены, транскрипционные факторы и т.д. Методами геномики и геномной инженерии, позволившими трансформировать определенные гены, путем изменения углеводного обмена, транспорта углеводов и/или их сигналинга, были достигнуты определенные успехи в области создания новых холодоустойчивых сортов растений, что может служить важной предпосылкой для повышения урожайности сельскохозяйственных растений в зонах с нестабильными погодными условиями.

**Ключевые слова:** *растворимые углеводы, растение, холодный стресс, акклимация*

**DOI:** <https://doi.org/10.35550/vbio2020.02.006>

В последние десятилетия значительно возросла частота экстремальных по погодным условиям лет, а современный период считается периодом неустойчивого (аномального) климата. Кроме того, под влиянием антропогенных факторов усиливается нестабильность климата, которая может проявляться в резких перепадах температуры в течение относительно коротких промежутков времени (McQuigg, 2018). Если в структуре площадей, подвергнутых действию разнообразных абиотических факторов, наибольшую долю в мире занимают почвы с дефицитом элементов питания (39%), то на

втором месте по распространенности стрессов в растениеводстве находится воздействие низких температур (26%) (World agricultural ..., 2018).

Интерес к проблеме устойчивости растений к низкотемпературному стрессу, прежде всего, обусловлен ее значимостью для сельского хозяйства, которое терпит огромные убытки из-за заморозков и морозов (Hellmers, Warrington, 2018). Так, на 64% территории суши растения испытывают губительное действие низких температур. Холодовой стресс может быть вызван температурами широкого диапазона: от 10-15°C (у растений тропических и субтропических зон) до отрицательных температур. Помимо сельскохозяйственного аспекта проблема холодоустойчивости имеет экологическое значение, поскольку способность расте-

*Адрес для корреспонденции:* Белявская Нинель Александровна, Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, ул. Терещенковская, 2, Киев, 01004, Украина; e-mail: nbel2@ukr.net

ний адаптироваться к конкретным условиям перезимовки в разных частях планеты – один из факторов, определяющих ареалы распространения диких видов и возможность их интродукции (Chen et al., 2014).

У каждого вида растений есть свой собственный температурный диапазон, в котором он демонстрирует максимальный рост и развитие и любое отклонение от этого диапазона затрудняет его жизнедеятельность. Холодовой стресс вызывает ряд эффектов на клеточном уровне, включая повышение вязкости мембран, замедление метаболизма и приостановку рассеяния энергии при охлаждении, а также уменьшение объема протопласта вследствие образования внеклеточного льда, отрицательный тургор, увеличение концентрации клеточных растворов, подавление метаболических процессов, изменения мембранных потенциалов, дезинтеграция мембранного бислоя при действии низких температур (Bhandari, 2018). Многочисленные сложные механизмы вступают в игру в ответ на такие изменения и повреждения в растениях, вызванные холодовым стрессом.

Сохранение жизнеспособности растений при действии неблагоприятных факторов окружающей среды обеспечивается целым комплексом адаптивных реакций, направленных на поддержание гомеостаза внутренней среды организма (Pommerrenig et al., 2018; Sarabia et al., 2018; Fürtauer et al., 2019). Защита растений от последствий действия абиотических стрессоров – сложная система взаимосвязанных метаболических процессов, в которой существенную роль играют неструктурные углеводы (моносахариды и водорастворимые полисахариды) (Krasavina et al., 2014; Dong, Beckles, 2019). Наряду с осморегуляцией и энергообеспечением, они могут выполнять и криопротекторную функцию, играя важную роль в обеспечении структурной и функциональной стабильности клеток в условиях потери ими воды (Майор та ін., 2010), а также принимать участие в механизмах восприятия растительной клеткой холодового воздействия и трансдукции сигнала в генетический аппарат (Ruan, 2014; John et al., 2016; Markovskaya, Shibaeva, 2017).

Многочисленными исследованиями было установлено, что под действием низких температур в растениях происходят значительные изменения практически на всех уровнях их организации – от организменного до молекулярного (Tarkowski, Van den Ende, 2015; John et al., 2016; Колупаев и др., 2018). Низкотемператур-

ная акклимация – это процесс формирования свойств морозо- или холодоустойчивости растений в соответствующих генотипу условиях, который включает в себя изменение гомеостаза в целом и, в частности, перепрограммирование углеводного метаболизма (Nägele et al., 2011; Hoermiller et al., 2017; Markovskaya, Shibaeva, 2017; Leuendorf et al., 2020). Одним из обязательных условий развития максимальной морозо- и холодоустойчивости является накопление в тканях соответствующих растений достаточного количества растворимых углеводов, включая сахарозу, стахиозу, сорбитол, глюкозу, раффинозу, фруктозу и маннитол (Mollo et al., 2011, Krasensky, Jonak, 2012).

В данном обзоре представлены современные сведения о роли растворимых углеводов в метаболизме растений, развитии низкотемпературной акклимации и их участии в реакциях, которые наблюдаются на разных уровнях организации растений.

#### ***Растворимые углеводы растений***

Одним из механизмов адаптации растений к холодовому стрессу является накопление совместимых осмолитов, среди которых особая роль принадлежит растворимым углеводам. Эндогенные растворимые углеводы являются важнейшими регуляторами, которые принимают участие во многих физиологических процессах, таких как развитие растений (Ruan, 2012), фотосинтез (Fernández-Marín et al., 2020), прорастание семян (Udomdee et al., 2014; Huh et al., 2016), клеточная пролиферация (Lara-Núñez et al., 2017), цветение (Cho et al., 2018), старение (Kumar et al., 2019; Li W. et al., 2019), устьичная проводимость (Antunes et al., 2017; Hei et al., 2018), а также при различных абиотических стрессах (Keunen et al., 2013; Jia et al., 2015; Tarkowski, Van den Ende, 2015; Sami et al., 2016; Weizmann et al., 2018; Tisarum, et al., 2019; Wang L. et al., 2019; Xalxo et al., 2020).

Дисахариды (сахароза, трегалоза), олигосахариды семейства раффиноз (RFO, raffinose family oligosaccharides) и фруктаны (вместе именуемые как «растворимые углеводы») являются тремя основными группами углеводов, которые в основном участвуют в реакциях растений на действие стрессоров.

Сахароза (Suc, sucrose), которая состоит из моносахаридов  $\alpha$ -глюкозы (Glc, glucose) и  $\beta$ -фруктозы (Fru, fructose), является широко распространенным в природе дисахаридом. Синтез сахарозы происходит в цитозоле и начинается с транспорта дигидроксиацетонфосфата и 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК) из хло-

## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

ропластов. После конденсации двух триозо-фосфатов с образованием фруктозо-1,6-бисфосфата (катализируется альдолазой) происходит гидролиз фруктозо-1,6-бисфосфата с образованием фруктозо-6-фосфата. Затем сахарозо-6-фосфатсинтаза катализирует реакцию фруктозо-6-фосфата с УДФ-глюкозой с образованием глюкозо-6-фосфата (G6P, glucose-6-phosphate). Наконец, глюкозо-6-фосфатфосфатаза отщепляет фосфатную группу, в результате сахароза становится доступной для экспорта в другие ткани (Ruan, 2014).

Сахароза является основным транспортным растворимым углеводом, главным продуктом фотосинтеза и отправной точкой для метаболизма углерода в тканях акцепторов (Lunn, 2016). Следует отметить, что дисахарид сахароза является метаболически неактивным углеводом. Чтобы участвовать в метаболических процессах, сахароза гидролизуется на две гексозы (Hex, hexose). Ферментная система деградации сахарозы у растений включает в себя сахарозосинтазу (Sus, Suc synthase, К.Ф. 2.4.1.13), цитоплазматическую (CIN, cytoplasmic invertase), вакуолярную (VIN, vacuolar invertase) и апопластную (CWIN, cell wall invertase) инвертазы (К.Ф. 3.2.1.26) (Wan et al., 2018). При благоприятных условиях роста растениям приходится настраивать метаболизм для того, чтобы: 1) координировать синтез сахарозы в листьях с фотосинтетической фиксацией CO<sub>2</sub>; 2) контролировать взаимодействие между сахарозой и крахмалом, чтобы обеспечить достаточные резервы углерода для ночного периода и 3) поставлять углевод из донорных тканей, обеспечивая спрос на него из растущих органов акцептора (Lunn, 2016).

Как основной продукт фотосинтеза и благодаря ее участию в росте, развитии, запасании углеводного пула, передаче сигналов и адаптации к стрессам, сахароза считается ключевым растворимым углеводом в жизни растений (Ruan, 2014).

Олигосахариды семейства раффиноз (RFO) – раффиноза (Raf, raffinose), стахиоза (Sta, stachiose) и вербаскоза – представляют собой галактозилные производные сахарозы, которые широко распространены в царстве растений. Физиологические функции RFO в высших растениях были детально изучены в последние десятилетия. RFO являются важным хранилищем углерода в различных растительных тканях, включая листья, стебли, клубни, фрукты и семена (ElSayed et al., 2014; Sengupta et al., 2015; Ivamoto et al., 2017). Кроме того, RFO ис-

пользуются для флоэмного транспорта в некоторых растениях семейств *Cucurbitaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Scrophulariaceae* и других (ElSayed et al., 2014; Sengupta et al., 2015). Также хорошо установлена важная роль RFO в механизме защиты от последствий действия стрессоров (Keunen et al., 2013). RFO характеризуются как осмопротекторы или антиоксиданты и могут служить сигналами в ответ на ряд абиотических или биотических стрессов (Sengupta et al., 2015). У большинства сахарозотранслоцирующих растений, таких как рис (*Oryza sativa*) и арабидопсис (*Arabidopsis thaliana*), которые не транспортируют, а накапливают большие количества RFO в своих тканях при нормальных условиях, накопление RFO и индуцированная экспрессия ферментов их биосинтеза, галактинолсинтазы (GS) и раффинозосинтазы (RS), были обнаружены в ответ на действие различных абиотических стрессов, таких как экстремальные температуры, засуха и засоление (Saito, Yoshida, 2011; Gangl, Tenhaken, 2016).

Стахиоза – невосстанавливающий тетрасахарид, состоящий из двух остатков галактозы, одного глюкозы и одного фруктозы, является основным углеводом, перемещаемым по ситовидным трубкам. Стахиосинтаза (STS) катализирует последний этап биосинтеза стахиозы в листьях и играет ключевую роль в так называемом механизме загрузки «улавливанием полимера» (Zhang et al., 2020). Обнаружено, что концентрация стахиозы в листьях увеличивалась от вершины растущего стебля к основанию растений огурца (от листьев акцептора к донору). У бахчевых растений активность STS была намного выше у плодоносящих листьев узла, чем в не плодовых листьях, указывая на то, что состояние плодов может усиливать активность STS листьев. Лу и соавт. (Lu et al., 2017) сообщили, что подавление гена стахиозосинтазы огурца (*CsSTS*) с помощью RNAi, ингибирующей загрузку флоэмы, привело к накоплению крахмала в листьях и снижению холодоустойчивости растений. Это свидетельствует о том, что STS принимает участие в регуляции распределения ассимилятов между донором и акцептором стахиозотранспортирующих растений.

Фруктаны – невосстанавливающие полисахариды, полимеры фруктозы, синтезирующиеся в вакуолях, встречаются примерно в 15% всех видов покрытосеменных. Среди них есть несколько экономически важных растений, принадлежащих к семействам *Poaceae*, *Liliales*

и *Asterales*, в которых фруктаны функционируют как основной запас углеводов (Pollock et al., 2017). Такие растения также обнаруживаются в экосистемах, которые испытывают частые изменения условий окружающей среды (Silva et al., 2013). Растительные фруктаны различаются по молекулярной структуре и массе, степени полимеризации и типам связи между фруктозильными остатками. Известно пять основных типов фруктанов: инулин, леван, неосерии инулина, неосерии левана и разветвленные фруктаны типа граминана (Van den Ende, 2013). Структурное разнообразие фруктанов в основном контролируется фруктозилтрансферазами (ФТ, FT). Ряд ФТ, участвующих в биосинтезе фруктана, такие как сахароза:сахароза-1-фруктозилтрансфераза (1-SST), фруктан:фруктан-1-фруктозилтрансфераза (1-FFT), сахароза:фруктан-6-фруктозилтрансфераза и фруктан:фруктан-6-фруктозилтрансфераза (6G-FFT), были охарактеризованы у разных видов растений (Lasseur et al., 2011; Van den Ende, 2013). Фруктановые экзогидролазы (FEN) участвуют в деградации фруктанов, высвобождая терминальные фруктозильные остатки. FT и FENs принадлежат к семейству гликозидгидролаз и имеют высокое сходство аминокислотных последовательностей.

#### **Функции растворимых углеводов в растениях**

Представление о том, что растворимые углеводы выполняют разносторонние функции в растениях, имеет многочисленные подтверждения (Krasensky, Jonak, 2012). Перестройка углеводного обмена в растениях интерпретируется как стратегия преодоления чрезвычайных стрессовых ситуаций (Колупаев и др., 2018). Ранее был предложен ряд механизмов для объяснения роли растворимых углеводов в устойчивости к абиотическому стрессу. К осмопротекторным механизмам относятся стабилизация клеточных мембран для уменьшения утечки воды, предотвращение уменьшения объема клеток путем повышения осмотического давления и снижение температуры замерзания (Krasensky, Jonak, 2012). Недавно полученные экспериментальные данные и теоретическое моделирование показали, что молекулы растворимых углеводов слабо отделяются от поверхности белка и защищают оболочку гидратации нативного белка, особенно предохраняя его вторичную структуру (Ajito et al., 2018).

Ранним признаком стрессовых реакций у растений является генерация активных форм кислорода (АФК). АФК продуцируются в не-

скольких субклеточных компартментах, включая хлоропласты, пероксисомы и митохондрии. Повреждение растений при охлаждении или замораживании в значительной степени связано с токсическим действием АФК. Как предполагается, некоторые растворимые углеводы участвуют в обезвреживании клеточных АФК в условиях стресса, в частности и холодового. Углеводы способны инактивировать высокотоксичный гидроксильный радикал (ОН<sup>•</sup>), поскольку в живой клетке отсутствует эффективная ферментативная система ликвидации этой формы АФК (Tarkowski, Van den Ende, 2015). Акцептируя АФК в растениях, фруктаны играют сигнальную роль, дополнительно усиливая ответные реакции на стресс, которые могут инициироваться специфическими для Suc сигнальными путями.

Эндогенная доступность растворимого углевода может подпитывать окислительный пентозофосфатный путь (ПФП), что может вызвать генерацию АФК (Nafees et al., 2019). В первой реакции ПФП с участием глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (G6PDH) пополняется пул НАДФН, за счет которого поддерживается восстановленное состояние глутатиона и аскорбата, участвующих в детоксикации АФК (Kimura et al., 2020). До настоящего времени защитные эффекты растворимых углеводов, связанные с окислительным стрессом, рассматривались как косвенные эффекты их сигналинга, которые инициируют продукцию специфических скавенджеров АФК (Chen, Yang, 2020).

У большинства растений Suc продуцируется в фотосинтетически активных листьях (доноры ассимилятов) и транспортируется для поддержки нефотосинтезирующих тканей (акцепторы ассимилятов), таких как развивающиеся семена, плоды и клубни. Есть два пути разгрузки Suc: симпластный и апопластный. После переноса на большие расстояния Suc необходимо по флоэме переместиться в клетки-приемники, то есть попасть из комплексов SE-CC (SE-CC, sieve element-companion cell) в места ее утилизации/запасующие ткани (Ruan, 2014). По симпластному пути, который обычно проходит в кончиках побегов и корней, Suc движется вдоль градиента концентрации от комплексов SE-CC непосредственно в окружающие клетки паренхимы (ПК) через плазмодесмы. По апопластному пути Suc впервые выпускается через плазматическую мембрану сосудов флоэмы или SE-CC комплексов в апопластное пространство между клетками, возможно, посредством простой диффузии, облег-

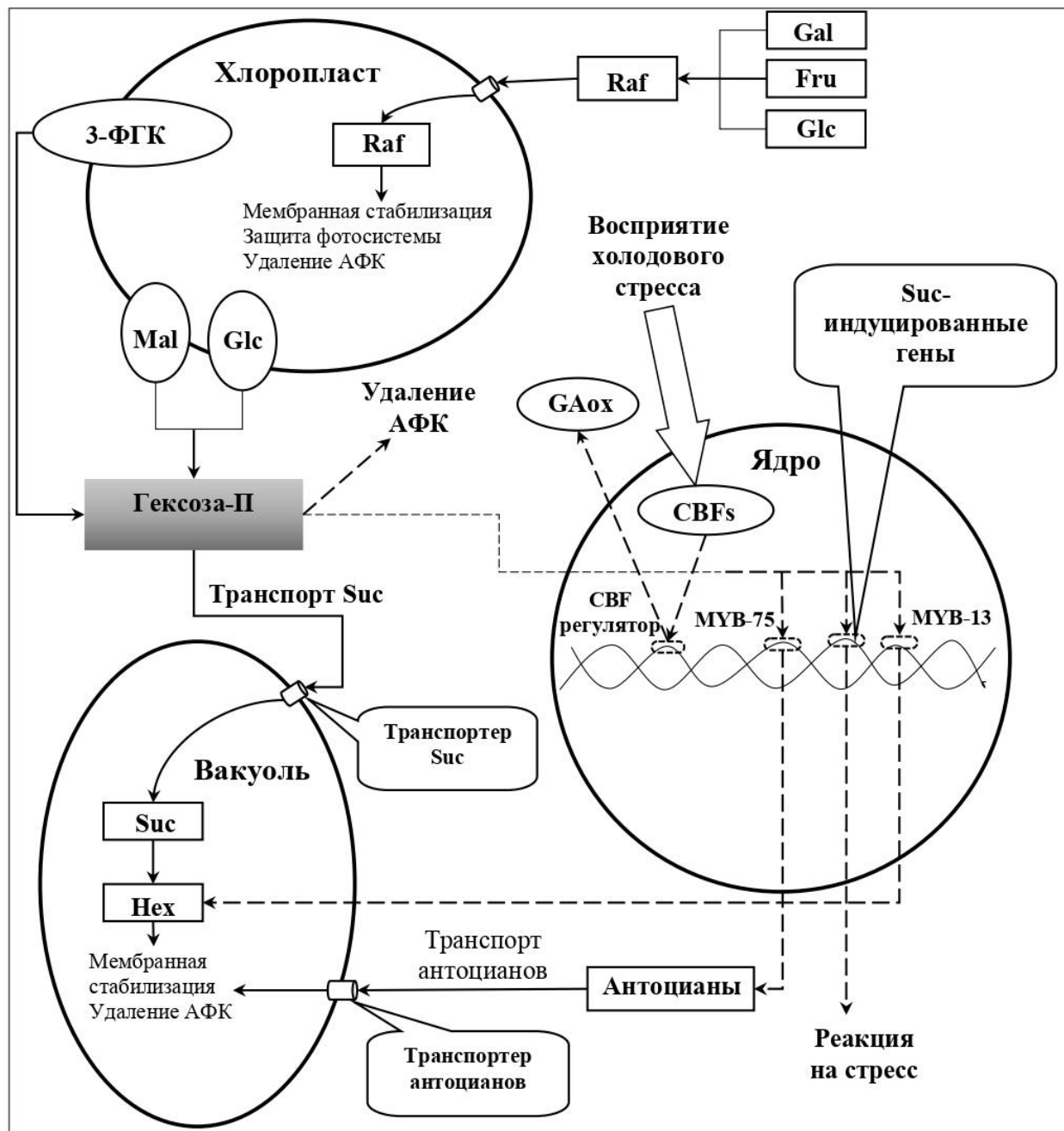


Схема участия растворимых углеводов в защитных реакциях растительной клетки на холодовый стресс. Glc – глюкоза; Fru – фруктоза; Hex – гексоза; Mal – мальтоза; Gal – галактоза; Raf – раффиноза; 3-ФГК – 3-фосфоглицериновая кислота; GAox – оксидаза гибберелловой кислоты; CBF – С-связывающий фактор; MYB-13 – транскрипционный фактор MYB-13; MYB-75 – транскрипционный фактор MYB-75

ченной недавно обнаруженным семейством унипортеров Suc, SWEET (Abelenda et al., 2019). Suc может затем транспортироваться в запасящие ПК транспортерами Suc (SUT или SUC) (Comtet et al., 2017). Suc также может быть преобразована во фруктозу и глюкозу инвертазами клеточной стенки (CWINV) и затем транспортироваться в запасящие клетки транспортерами гексозы (HTs) (Slewinski, 2011). Сейчас считается, что способность разгрузки флоэмы играет важную роль в распре-

лении фотоассимилятов (Chen et al., 2017). У большинства фруктовых деревьев разгрузка Suc происходит по апопластному пути на стадии созревания плодов, например, у груши (Li et al., 2017) и киви (Chen et al., 2017), тогда как у винограда и томата разгрузка Suc смещается от симпластного к апопластному пути.

Помимо универсального «топлива жизни», растворимые углеводы также выступают в качестве важных сигналов развития. Соответственно, все биологические системы разработа-

ли гомеостатические механизмы для регулирования их содержания. Например, уровень глюкозы функционирует как древний и консервативный регуляторный сигнал, контролирующей экспрессию генов и первичный и вторичный метаболизм, а также рост и развитие растений (Lastdrager et al., 2014).

У растений есть три главных модулируемых глюкозой регулятора: гексокиназа1 (HEXOKINASE1), прямой сенсор глюкозы (Van Dingenen et al., 2019); чувствительная к энергии протеинкиназа SnRK1 (SnRK1, Suc-nonfermenting1-related protein kinase 1), которая ингибируется растворимыми углеводами (Wurzinger et al., 2018; Crepin, Rolland, 2019); и TOR киназа (TOR, TARGET OF RAPAMYCIN), которая активируется глюкозой (Xiong, Sheen, 2015). Эти основные регуляторы энергетического обмена высоко консервативны, и их можно найти во всех трех царствах живого. В ответ на дефицит энергии SnRK1 киназа восстанавливает энергетический гомеостаз путем включения АТФ-продуцирующих катаболических путей (таких, как гликолиз и окисление жирных кислот) при параллельном отключении биосинтетических и других АТФ-потребляющих метаболических и ростовых процессов (Rodriguez et al., 2019).

Влияние растворимых углеводов на экспрессию генов опосредуется с помощью специфических для них сигнальных путей (Ruan, 2014). Интересно, что реакции на изменение содержания растворимых углеводов и окислительный стресс не только взаимосвязаны, но и влияют на десятки генов, которые реагируют на действие стресс-факторов.

Метаболизм Suc тесно связан с передачей сигналов растворимыми углеводами. Это достигается с помощью сигнальных молекул, таких как сама Suc, Glc, Fru и трегалозо-6-фосфат (Т6Р) или, возможно, благодаря сигнальной роли самого метаболического процесса (O'Naga et al., 2013; Ruan, 2014). Сигнал растворимого углевода регулирует развитие растений и реакцию на стресс напрямую или посредством взаимодействия с другими сигнальными путями, включая гормоно- и редокс-опосредованные процессы (Chen, Yang, 2020). На схеме (рисунок) представлена сигнальная роль растворимых углеводов и их участие в регуляции различных реакций на стресс на клеточном уровне.

Динамика растворимых углеводов связана с индукцией Suc-зависимых генов. Suc может запустить синтез и накопление фруктанов

путем активации транскрипционного фактора MYB-13, который непосредственно контролирует экспрессию генов ферментов, участвующих в синтезе фруктана. В регуляции ответов на холодовой стресс участвует семейство CBF- (C-repeat-binding factor) транскрипционных факторов, принадлежащее к центральным регуляторам. CBF-опосредованные реакции на холод являются высоко консервативными во всем царстве растений (Chinnusamy et al., 2007). Предполагается, что холодозависимое накопление растворимых углеводов может, по крайней мере, частично, зависеть от транскрипционного каскада CBF, что подтверждается CBF-зависимыми метаболическими изменениями, наблюдаемыми во время холодового стресса. Фактор CBF1 участвует также в репрессии передачи сигналов гиббереллина (GA) (Achard et al., 2008).

Смягчению холодового стресса могут способствовать антоцианы, которые импортируются в вакуоли через транспортеры класса ABC (Tarkowski, Van den Ende, 2015). Синтез антоцианов стимулируется при активации транскрипционного фактора MYB-75 (рисунок).

Анализ секвенирования РНК показал, что дефицит воды, вызываемый у растений кукурузы до цветения, снижал в завязях уровни экспрессии всех восьми исследованных генов SWIN, VIN и CIN, а также гена гексокиназы (HXK) и тех, которые отвечают за биосинтез крахмала, но увеличивал уровни транскриптов  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилаз для расщепления крахмала (Kakumanu et al., 2012). Авторы предположили, что измененный профиль экспрессии генов уменьшил пул гексокиназ (Hex, hexokinase) в завязи, снижая метаболическую активность митохондриальной гексокиназы, что привело к окислительному повреждению и, в конечном итоге, запрограммированной гибели клеток и абарту зерен. Прогнозируемое увеличение галактинола и раффинозы может позволить этим молекулам действовать в качестве скавенджеров АФК для смягчения окислительного повреждения (Foyer, Shigeoka, 2011). На арабидопсисе было показано, что низкий уровень АФК в зародышевом мешке необходим для развития яйцеклетки перед оплодотворением (Martin et al., 2013). В отличие от завязей, зона меристемы молодых листьев у растений кукурузы, подвергнутых водной нагрузке, не показала уменьшения INV; однако, были активированы три гена INV и некоторые гены АФК-скавенджеров (Kakumanu et al., 2012). Такие

различные ответы указывают на то, что молодые листья более устойчивы к стрессу, чем завязи.

Трансгенные растения томата, у которых было увеличено содержание *CWINV*, проявляли более высокую активность гексокиназы и фруктокиназы в завязях и повышение урожайности за счет подавления программированной клеточной смерти в семенниках при тепловом стрессе (Liu et al., 2016). Остановка развития семян личи при сниженном содержании *CWINV* также может быть связана с программированной гибелью клеток (Zhang et al., 2018).

Растворимые углеводы играют ключевую роль в развитии, реакциях на стресс и защите растений, в основном, в качестве метаболитов для обеспечения роста и синтеза основных соединений, осмолитов, а также в качестве сигналов для регуляции экспрессии генов.

### **Участие растворимых углеводов в реакциях на холод**

Холодовой стресс, включая охлаждение (0-15°C) и замерзание (< 0°C), является абиотическим стрессором, который отрицательно влияет на рост и продуктивность растений (Guo et al., 2018; Liu et al., 2018). По реакции на низкие температуры растения разделены на три группы: чувствительные к холоду растения, повреждаемые температурами ниже 8°C (кукуруза, огурец, горох, рис, соя, табак и др.); холодоустойчивые растения, которые могут выживать при низких температурах, не сопровождаемых образованием льда (морковь, картофель, редис, и др.); морозостойкие – устойчивые к образованию льда в межклеточном пространстве (кустарники, деревья, озимые злаки) (Трунова, 2007). Холодовой стресс обычно ограничивает рост и развитие, а также оказывает ряд воздействий на растения на всех уровнях их организации. Растения имеют свойство адаптироваться к экстремальным температурам вследствие функционирования сложных физиолого-биохимических и молекулярно-генетических механизмов (Tarkowski, Van den Ende, 2015; John et al., 2016; Bhandari, 2018; Ding et al., 2019). Среди процессов, которые вовлекаются в эти механизмы, первыми являются восприятие неоптимальных температур или их физического проявления и передача сигнала на клеточные компоненты, которые программируют многосторонние модификации транскрипционных, протеомных и метаболических путей, изменения состава и физических свойств цитоплазмы, мембран, клеточной стенки. При этом регуляторные механизмы, задействованные в поддер-

жании гомеостаза, должны сохранять активность и функционировать для восстановления нормальных уровней метаболитов и важнейших метаболических потоков. В ходе эволюции многие виды выработали комплекс механизмов, которые позволяют минимизировать негативный эффект холодного стресса. Способность адаптироваться к низким температурам, то есть повышать морозоустойчивость в условиях влияния субоптимальных температур, присуща многим видам зимующих растений.

Во время закаливания в растениях происходит целый ряд генетических и физиолого-биохимических перестроек, вследствие чего устойчивость растений значительно возрастает и они приобретают способность выдерживать низкие температуры. Своевременный отток воды из протопласта в межклетники является одним из механизмов высокой морозоустойчивости растений, поскольку позволяет избежать образования льда внутри клетки (Плюснина, Малышев, 2011; Palta, Weiss, 2018). Однако чрезмерное обезвоживание протопласта опасно из-за негативных для жизнедеятельности физико-химических последствий: денатурации белков, образования осадков в растворах, повреждения мембран. У озимых злаков морозоустойчивость базируется в значительной степени на водоудерживающей способности клеток. Сохранение воды в незамерзшем состоянии в клетках закаленных растений достигается в результате изменений осмотической силы растворов вследствие накопления совместимых низкомолекулярных осмотически активных веществ – растворимых углеводов и других соединений (Ishikawa et al., 2016; Bredow, Walker, 2017; Palta, Weiss, 2018). Таким образом, в процессе адаптации растений к холоду особую важную роль играют растворимые углеводы.

### **Изменения на организменном уровне.**

Под действием холода в период вегетации в растениях резко тормозится интенсивность процессов роста и созревания, цветения и завязывания плодов, что сопровождается изменениями в содержании растворимых углеводов.

Так, накопление сахарозы как ранней реакции на охлаждение обнаружено в тканях *Haberlea rhodopensis*, вида чрезвычайно устойчивого к высуханию, а также у чувствительного к стрессу *Arabidopsis thaliana* и устойчивого *Thellungiella halophyla* (Benina et al., 2013). У растений *A. thaliana* Heynh. (L.) экотипа Col-0, у которых холодovou акклимацию проводили при 2°C в течении 5 суток, содержание глюкозы и сахарозы увеличилось более чем втрое, а

содержание фруктозы – в 18 раз, при этом содержание фруктозы в абсолютных значениях оставалось существенно ниже по сравнению с другими формами растворимых углеводов. Суммарное содержание растворимых углеводов в листьях *A. thaliana* за время закаливания увеличивалось в четыре раза (Антипина и др., 2015).

При акклимации растений рапса (*Brassica napus* L.) к низкой положительной температуре (4°C) уже на вторые сутки начиналось накопление сахарозы, фруктозы и глюкозы. Причем количество моносахаридов росло большими темпами, чем сахарозы. При этом содержание сахарозы на пятые сутки пребывания растений при пониженной температуре незначительно снижалось, а количество моносахаридов продолжало увеличиваться. На вторые сутки экспозиции на холоде у растений рапса наблюдали увеличение содержания растворимых углеводов: количество сахарозы увеличилось в 8 раз, фруктозы – в 13. Больше всего возросло количество глюкозы – в 39 раз. На пятые сутки экспонирования растений на холоде количество сахарозы начинало понижаться, а содержание моносахаридов продолжало возрастать: фруктозы в 37, а глюкозы в 58 раз по сравнению с данными на начало опыта (Бурмистрова и др., 2011).

Холодовая акклимация приводила к увеличению содержания водорастворимых углеводов в листьях озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), причем более морозоустойчивый сорт накапливал больше углеводов, чем менее стойкий сорт (Borovik et al., 2019).

В тканях почки возобновления эфемероида *Galanthus nivalis* L. были отмечены высокие уровни глюкозы и фруктозы, но максимум их содержания приходился на март, когда резко активизировались процессы роста, а побег поднимался в среднем на 5 см над поверхностью почвы (Кондратьева и др., 2009). В этот период наблюдений в углеводном пуле листьев *G. nivalis* присутствовали в большом количестве сахароза и раффиноза.

У древесных растений, в частности, у карельской березы (*Betula pendula* var. *carolica*) в конце февраля, когда транспорт отсутствует из-за отрицательных температур, сахароза не обнаруживалась вовсе, а у обычной березы ее уровень приближался к нулю; содержание фруктозы в это время было достаточно высоким (Новицкая, Галибина, 2011). В период весеннего сокодвижения сахароза, образующаяся при гидролизе запасных соединений, чтобы по-

пасть в русло ксилемного потока, направленного к пробуждающимся почкам, проходит некоторый отрезок пути по клеткам паренхимы. В результате повышается содержание дисахарида во флоэме, особенно у обычной березы повислой. Авторы отметили очень низкую концентрацию сахарозы в ксилемном соке, что указывает на ее распад при выходе за пределы симпласта.

Исследования, выполненные на деревьях березы повислой, ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и осины (*Populus tremula* L.), в камбиальную зону ствола которых вводили растворы экзогенной сахарозы, демонстрировали, что даже высокие концентрации экзогенной сахарозы не оказывали существенного влияния на морфогенез тканей ольхи и осины (Карелина и др., 2011). В октябре у всех исследованных пород максимальное содержание растворимых углеводов было зафиксировано в зоне камбия и проводящей флоэмы, что связано как с осевым транспортом ассимилятов по ситовидным трубкам проводящей флоэмы, так и с высокой аттрагирующей способностью камбия. У осины сахароза и глюкоза практически отсутствовали, но появлялись пики фруктозы. Накопление фруктозы является свидетельством изменения метаболического статуса клеток в результате введения дополнительной сахарозы. В данном случае часть продуктов расщепления сахарозы оставалась неиспользованной. У ольхи состав растворимых углеводов в зоне проводящей флоэмы и камбия был одинаков в контроле и в эксперименте: в тканях присутствовали сахароза, глюкоза и фруктоза. Уровень фруктозы в обоих случаях превосходил уровни двух других углеводов, но в эксперименте эта разница была большей. Сравнение с контролем показало, что введение сахарозы, очевидно, не вызвало у ольхи серьезных метаболических перестроек в камбиальной зоне, утилизация дисахарида здесь проходила в рамках обычных для данного слоя тканей особенностей обмена веществ. У березы в прикамбиальной зоне присутствовали сахароза, фруктоза и глюкоза, причем содержание сахарозы существенно преобладало над уровнями моносахаров. Концентрация фруктозы в тканях этой породы находилась примерно в тех же пределах, что у осины и ольхи, тогда как содержание глюкозы было выше, чем у двух остальных пород, то есть общий пул растворимых углеводов в прикамбиальной зоне березы был намного больше по сравнению с таковым у осины и ольхи. Накопление сахарозы в тканях ствола березы в условиях эксперимента указывало на то, что резерв метаболиза-



## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

ции дисахарида у этой породы исчерпан, поэтому растение вынуждено утилизировать ее избыток через подключение помимо биохимических, также и структурных механизмов, включая увеличение объема запасающей ткани. Это выражалось в дифференциации материнских клеток ксилемы и флоэмы в клетки запасающей паренхимы, что вело к нарушению типичного для вида строения проводящих тканей (Тарелкина и др., 2015).

Особенно высокие концентрации растворимых углеводов обнаружены у двух видов антарктических растений *Colobanthus quitensis* и *Deschampsia antarctica* в холодových условиях (Zúñiga-Feest et al., 2009). Общее содержание растворимых углеводов составляло около 40% сухой массы растений *C. quitensis*, тогда как у *D. antarctica* при аналогичных условиях эти значения в листьях достигали только 15% от сухой массы.

Еще одним аспектом применения экзогенных растворимых углеводов является криоконсервация растительных объектов с целью сохранения современного генофонда (Fki et al., 2013; Mathew et al., 2018; Saeiahagh et al., 2019). Обработка растворимыми углеводами стабилизирует внутриклеточный обмен веществ, поскольку они как осмотики перемещают свободную воду из клетки в межклеточное пространство и таким образом становятся нуклеоторами льда, предохраняя клетку от разрушения.

Использование трансформированных растений – принципиально важный подход к изучению физиологических и молекулярных основ низкотемпературной адаптации, позволяющий путем экспрессии целевого гена, кодирующего соответствующий белок, выявить его роль в процессе формирования устойчивости растений к низким температурам. При экспозиции растений картофеля (*Solanum tuberosum* L.) на свету при низкой закалывающей температуре 5°C происходило накопление растворимых углеводов в вегетативных органах (Deryabin, Trunova, 2016). У растений картофеля, трансформированных геном дрожжевой инвертазы (*SUC2* Gene of *Saccharomyces cerevisiae*), изменялось распределение растворимых углеводов между органами, которые в порядке возрастания их содержания располагались следующим образом: стебель, корни, листья; происходило накопление сахарозы и глюкозы в листьях, что приводило к существенному повышению их устойчивости к низким температурам (Deryabin et al., 2018). В листьях картофеля с трансформированной конструкцией, несущей целевой

ген *desA*, который кодирует  $\Delta 12$ -ациллипидную десатуразу цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC, преобладали глюкоза и сахароза на фоне минорного содержания фруктозы (Нарайкина и др., 2018). После 6 суток закалывания содержание сахарозы в листьях контрольных растений возросло в 4,5, глюкозы – в 2,5, а фруктозы – почти в 44 раза. За тот же период в листьях трансформантов содержание сахарозы возросло в 5, глюкозы – в 2, а фруктозы – в 5,8 раза.

Также установлено, что нетрансформированные и трансгенные растения рапса, которые содержат ген риса *OsMyb4*, находящийся под контролем промотора COR15, по-разному реагировали на действие низких положительных температур (Бурмистрова и др., 2011). На вторые сутки экспозиции на холоде у нетрансформированных растений рапса наблюдали повышение содержания растворимых углеводов: количество сахарозы увеличилось в 8 раз, фруктозы в 13, глюкозы в 39 раз. В процессе адаптации к холоду в трансгенных растениях количество сахарозы увеличивалось не более чем в 2, количество фруктозы – не более чем в 1,5 раза, а глюкозы – в 3 раза. Это свидетельствует о том, что в трансгенных растениях рапса под действием холода происходит активация ряда метаболических путей, отличающихся от традиционных путей в нетрансформированном растении (Бурмистрова и др., 2011).

**Изменения на клеточном уровне.** Работами многих авторов показано, что под влиянием низких температур в растениях происходят многочисленные структурные и функциональные изменения (Kratsch, Wise, 2000; Lütz, 2010; Копылова, 2011; Bilyavska et al., 2019), важное место среди которых занимают изменения в фотосинтетическом аппарате (ФСА).

**Хлоропласты.** Показано, что в условиях низкотемпературного закалывания в листьях контрольных растений картофеля происходили адаптивные изменения ультраструктуры хлоропластов: увеличение общего числа пластоглобул, числа тилакоидных мембран, уменьшение площадей срезов хлоропластов и крахмальных зерен, что коррелировало с накоплением растворимых углеводов (Нарайкина и др., 2018). Однако у трансформантов, экспрессирующих ген *desA*  $\Delta 12$ -ациллипидной десатуразы *Synechocystis* sp. PCC, по сравнению с контрольными растениями в период закалывания эти ультраструктурные изменения хлоропластов были менее выражены, хотя скорость накопления растворимых углеводов была выше, чем в контроле. Результаты морфометриче-

ских измерений свидетельствуют о том, что хлоропласты трансформантов по ряду показателей ультраструктуры уже до холодной экспозиции соответствовали закаленным растениям, что, вероятно, обеспечило им поддержание функциональной активности мембран в период низкотемпературного закаливания на более высоком уровне (Нарайкина и др., 2018).

Результатом конститутивной экспрессии гена *suc2* в растениях картофеля было уменьшение числа и размера структурных элементов хлоропластов у трансформантов по сравнению с WT-растениями (Дерябин и др., 2018). Увеличение внутриклеточной концентрации растворимых углеводов у этих *B33-inv*-растений привело к формированию ксероморфной ультраструктуры хлоропластов, особенно проявлявшейся при низкотемпературном закаливании, что обеспечивало трансформантам пониженную чувствительность фотосинтетического аппарата к холоду.

У растений *A. thaliana*, прошедших период холодной адаптации (закаливания), мембранная система хлоропластов оказалась более развитой, чем у незакаленных растений, о чем, в том числе, свидетельствует отмеченное увеличение числа тилакоидов – основного структурного элемента органеллы (Астахова и др., 2014). Очевидно, в условиях пониженной температуры выявленные адаптационные изменения были направлены на поддержание фотосинтетической активности, что, в свою очередь, обеспечивает увеличение содержания растворимых углеводов – одного из ключевых факторов формирования устойчивости к гипотермии.

Исследование, проведенное на растениях двух сортов сахарного тростника GT28 (устойчивого к холоду) и YL6 (чувствительного к холоду), которые подвергались воздействию холодового стресса (0°C) в течение 2, 4 и 6 дней, выявило изменения в структуре хлоропластов (Li S.L. et al., 2018). Если морфология и ультраструктура хлоропластов сорта GT28 находилась в норме, то пластиды из растений сорта YL6 были серьезно повреждены, в них также наблюдалось накопление крахмальных зерен в условиях холодового стресса. Эти результаты показали, что более стабильная структура хлоропластов в условиях холодового стресса является важной основой устойчивых к холоду сортов сахарного тростника (Li S.L. et al., 2018).

Фриганный вид средиземноморской растительности *Teucrium polium* (горный дубровник), более подвержен зимнему стрессу, чем летней засухе. Зимние листья растения меньше

и толще по сравнению с летними листьями, имеют больше устьиц и железистых волосков, а также их хлоропласты крупнее, более многочисленны и имеют объемные крахмальные зерна. Хлоропласты летних листьев имеют много крупных пластоглобул. Физиологические параметры листа (фотосинтез, транспирация, устьичная проводимость) значительно выше у зимних листьев. Концентрации осмопротекторов, таких как растворимые углеводы, также выше у зимних листьев (Lianoroulou et al., 2014).

В клетках листьев исследованных видов растений Арктики, Антарктики и высокогорных областей хлоропласты образуют длинные выросты (stromулы), увеличивающие контактную поверхность между соседними клеточными компартментами (Lütz, 2010; Giełwanowska et al., 2014; 2015). Такие особенности органелл указывают на тесное взаимодействие и очень интенсивные обменные процессы, которые могут иметь большое значение для роста растений в суровых экологических условиях, требующих поддержания энергетического баланса на высоком уровне (Giełwanowska et al., 2015). Обращает внимание тот факт, что у четырех видов растений, произрастающих в Арктике и Антарктике, было обнаружено накопление значительного количества сахарозы в результате холодовых обработок, которым подвергались эти растения (Pastorczyk et al., 2014). Также были получены сведения, что экзогенная обработка проростков арабидопсиса 40 мМ сахарозой в темноте приводит к резкому увеличению количества пластид, которые образуютstromулы (Barton et al., 2018; Delfosse et al., 2018).

В литературе высказывалось несколько предположений относительно функцийstromул (Newell et al., 2012; Schattat et al., 2012a; 2012b, 2015; Hanson, Hines, 2018). Эти гипотезы включают: 1) увеличение площади поверхности пластидной оболочки для импорта и экспорта молекул; 2) создание каналов, по которым молекулы могут перемещаться из пластиды в другие внутриклеточные участки; 3) взаимодействие с другими органеллами, такими как митохондрии, ядро и плазматическая мембрана, для уменьшения расстояния при обмене молекулами и биохимическими интермедиатами; 4) продукция везикул, производных пластид, для передачи сигналов о воздействии окружающей среды или для рециркуляции содержимого хлоропластов во время стресса, создаваемого недостатком питательных веществ; 5) размещение пластидных ферментов и содержимого пластид

## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

в дополнительных частях клеток для облегчения импорта и экспорта молекул; 6) взаимодействие с эндоплазматическим ретикуломом для обмена неполярными субстратами; 7) передача белков и АФК, сигнализирующих о редокс-стрессе пластид; 8) хранение импортированных белков внешней оболочки; 9) заякоривание пластид в определенных участках клетки; 10) выброс токсичных молекул, таких как АФК, через стромулы в отделяющиеся от них везикулы (Hanson, Hines, 2018). Большинство альпийских и полярных трав развивают стромулы во время активной фотосинтетической деятельности и используют их для усиления энергетического обмена (Lütz et al., 2012).

Хлоропласты полярных растений *Cerastium alpinum*, *Colobanthus quitensis* и *Silene involucreta* содержали большие области, свободные от тилакоидов (Gielwanowska et al., 2014). Локальные пространства, содержащие только строму, были также описаны у нескольких видов альпийских растений, в том числе *Geum montanum* L., *Geum reptans* L., *Oxyria digyna* (L.) Hill. и *Ranunculus glacialis* L. (Lütz et al., 2012).

Морфологическая пластичность хлоропластов паренхимных клеток листьев растений эфемероида *Galanthus nivalis*, развивавшихся в природных условиях, проявлялась в изменениях их форм, вариабельности количественных характеристик мембранных компонентов, образовании стромул в начальные периоды вегетации при низких положительных температурах (Федюк та ін., 2017). В лабораторных условиях обработка экзогенной 0,1 М сахарозой листьев *G. nivalis* способствовала сохранению интактности гран, увеличению количества тилакоидов и площади гран при отрицательных температурах (от  $-5$  до  $-15$  °C), предотвращала повреждение структуры фотосинтетического аппарата и обеспечивала его эффективное функционирование, подтверждая активное участие сахарозы в стабилизации структуры гранальной системы хлоропластов эфемероида (Fediuk et al., 2017).

Применение растворов сахарозы при подготовке и проведении криоконсервации растительного материала позволило сохранить интактность структуры хлоропластов *Orthosiphon stamineus* Benth. (Koleva et al., 2012) и *Actinidia chinensis* L. (Mathew et al., 2018). У *Hypericum humifusum* регенерировавшие после криообработки растения имели хлоропласты с чрезвычайно высокими гранами. Их высота была по-

чти равна поперечному сечению хлоропласта (Koleva et al., 2015).

**Митохондрии.** Структура митохондрий в паренхимных клетках листьев эфемероида *G. nivalis* в ходе ранневесеннего развития претерпевала изменения формы (округлая, удлиненная), количественных характеристик крист, электронной плотности матрикса, мембран и оболочек (Федюк, Білявська, 2015; Fediuk et al., 2018). Таким образом, выявленные структурные и функциональные характеристики энергетических органелл клеток листьев *G. nivalis* в гипотермальных условиях на этапах прорастания и вегетации могут считаться признаками их адаптационной способности к выживанию в меняющихся климатических условиях.

**Вакуоли.** Увеличение доли сильно вакуолизованных паренхимных клеток в проводящей флоэме осины и ольхи было отмечено при повышении концентрации сахарозы и фруктозы. Вакуоли имели бесцветное прозрачное содержимое (Карелина, Новицкая, 2011). По мнению авторов, увеличение размеров вакуолей в паренхимных клетках осины и ольхи и отсутствие у них окраски может свидетельствовать о накоплении в них растворимых углеводов; темная окраска вакуолей березы позволяет предполагать накопление в них танниновых включений.

**Ядро.** Лопастная форма ядра наблюдалась в клетках *Silene involucreta*, растения из зоны Заполярья; сферические зоны, окруженные однослойной мембраной и заполненные гомогенным содержимым с низкой электронной плотностью, присутствовали в ядрах *C. quitensis* и *S. involucreta* (Gielwanowska et al., 2014). Симметрично расположенные кристаллические белковые включения вблизи от гетерохроматина или электронно-прозрачных зон в ядре клетки обнаружены в ядрах клеток мезофилла у растений *C. quitensis*, произрастающих в своей естественной среде обитания (Антарктике) и в теплице (Gielwanowska et al., 2014).

С помощью флуоресцентной микроскопии в центральной зоне ядрышек клеток корней арабидопсиса в результате воздействия низкой температуры (0°C, 2 ч) было обнаружено образование полостей, лишенных молекул РНК. Авторы предположили, что мРНК-связывающие факторы могут собираться из нуклеоплазмы и запасаться в ядрышковой полости, снижая транскрипцию в нуклеоплазме (Hayashi, Matsunaga, 2019).

**Цитоскелет.** Установлено, что низкие температуры приводят к изменениям исходной

организации актиновых филаментов в различных типах клеток главного корня проростков *A. thaliana*: в корневых волосках наблюдались лишь точечные структуры или короткие пучки F-актина, в клетках зоны растяжения выявлена неупорядоченность актиновых филаментов с частичной и полной их деполимеризацией в некоторых клетках (Plohovska et al., 2016).

В начале действия холодового стресса на растения двух сортов сахарного тростника было установлено, что микротрубочки у устойчивого к холоду сорта GT28 были более деполимеризованными, чем таковые у чувствительного к холоду сорта YL6 (Li S.L. et al., 2018). При длительном воздействии холода количество микротрубочек у сорта YL6 заметно уменьшилось, в то время как флуоресценция микротрубочек у сорта GT28 усиливалась, что указывает на реорганизацию этих микротрубочек.

Среди изученных 15 генов  $\alpha$ -тубулина у сортов яровой и озимой пшеницы при холодовой акклимации были идентифицированы шесть генов с повышенными уровнями экспрессии, обнаруженными на начальных стадиях холодовой акклимации (Buy et al., 2019). Для озимого сорта были обнаружены более высокие уровни экспрессии гена *Tuba-2-3* тубулина. По мнению авторов, высокие начальные значения уровней экспрессии генов могут также указывать на их важную роль в устойчивости микротрубочек пшеницы к низким температурам на ранних стадиях холодовой акклимации.

#### **Молекулярно-генетические изменения.**

Транскрипционная регуляция играет важную роль в холодовой акклимации. Эпоха геномики привела к открытиям, касающимся механизмов метаболизма растворимых углеводов и их способности повышать холодоустойчивость. Недавние исследования, посвященные реакциям метаболизма растворимых углеводов, их транспорта и сигналинга при стрессовых условиях, расширили представления об их роли в холодоустойчивости растений (Yue et al., 2015; Fu et al., 2016; Barrero-Gil, Salinas, 2018; Park et al., 2018; Bouchnak et al., 2019; Li Y. et al., 2019; Trentmann et al., 2020). Транскриптомные эксперименты выявили ряд связанных с растворимыми углеводами генов, которые показали дифференциальную экспрессию после низкотемпературных обработок (Raju et al., 2018; Pu et al., 2019; Zhao et al., 2019).

Экспрессия генов большинства ключевых ферментов и их активности были изучены в исследованиях влияния низкотемпературного стресса, например, на сахарозсинтазу и инвер-

тазу в метаболизме Suc (Ruan, 2014; Deryabin et al., 2018), раффинозсинтазу (RS) и галактинолсинтазу (GalS) в метаболизме Raf (Shimosaka, Ozawa, 2015; Han et al., 2020) и трегалозо-6-фосфатсинтазу (TPS), играющую важную роль в контроле соотношения трегалозо-6-фосфата и Suc (Figueroa, Lunn, 2016; Sakr et al., 2018; Liu et al., 2019), также на стахиозу (Lü et al., 2017). Вклад этих генов в холодоустойчивость был проверен на разных видах растений.

Результаты ряда исследований показали, что холод вызывает деградацию крахмала; вовлечение генов, кодирующих основные ферменты на этом пути, включая глюканазу (GWD),  $\beta$ -амилазу (BAM), а также генов ферментов его нисходящего потока, таких как транспортер мальтозы (MEX1, maltose transporter) и диспропорционирующий фермент 2 (DPE2, disproportionating enzyme 2), способствует адаптации растений к холоду (Žur et al., 2013; Yue et al., 2015; Zhao et al., 2019; Sun et al., 2020). Например, PtrBAM1 был идентифицирован как регулон CBF, который функционирует в условиях холода (Peng et al. 2014). Обнаружено, что фосфорилирование белка COR 78 положительно коррелирует с состоянием акклимации арабидопсиса и способностью к накоплению углеводов. Увеличение содержания COR78 и COR15B является обычным следствием воздействия холода, которое также наблюдалось у метаболических мутантов с дефицитом ферментов метаболизма крахмала или сахарозы (Nagler et al., 2015).

Кроме того, транспортеры растворимых углеводов, такие как транспортер Suc (SUT, Suc Transporter) и транспортеры SWEET (SWEET, Sugars Will Eventually be Exported Transporters), также могут изменяться холодовым стрессом (Li W. et al., 2018; Abelenda et al., 2019; Doidy et al., 2019; Patzke et al., 2019; Wang et al., 2019; Yang et al., 2020). Кроме того, известно, что гексокиназа (HKK) и Suc-неферментирующая 1-связанная протеинкиназа 1 (SnRK1, Suc-nonfermenting1-related protein kinase 1) участвуют в передаче сигнала растворимого углевода, модулируя множество разнообразных генных транскриптов и интегрируя субстраты стрессовых реакций (Bello et al., 2014; Zhang et al. 2017; Wang et al., 2018; Wang et al., 2019). В этом отношении метаболизм, транспорт и сигналинг растворимых углеводов могут участвовать в реакциях растений на холод.

Обнаружено, что экспрессия гена *AtSUC9* была вызвана холодовыми стрессовыми условиями (Jia et al., 2015). Нарушение *AtSUC9* при-

## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

вело к чувствительным ответам на абиотический стресс при прорастании семян и росте проростков. Дальнейший анализ показал, что у мутантов *Atsuc9* с фенотипом чувствительности оказалось более высокое содержание Suc в побегах и более низкое содержание Suc в корнях по сравнению с таковыми у растений дикого типа (WT). К тому же было показано, что экспрессия гена *AtSUC9* индуцировалась, в частности, низкими уровнями экзогенной и эндогенной Suc, и делеция *AtSUC9* повлияла на экспрессию генов, чувствительных к низкому уровню Suc. *AtSUC9* также показал очевидный ответ на обработку низкими концентрациями экзогенной Suc во время прорастания семян, роста проростков и распределения Suc, а мутанты *Atsuc9* едва ли выросли бы при холодových стрессах без внесения экзогенной Suc. Эти результаты показывают, что *AtSUC9* индуцируется, в частности, низкими уровнями Suc, а не опосредует баланс распределения Suc для повышения холодовой стрессоустойчивости арабидопсиса (Jia et al., 2015).

В экспериментах с введением экзогенных растворов растворимых углеводов и с кольцеванием ствола березы повислой повышение уровня сахарозы вызвало рост активности апопластной инвертазы (АпИInv). Высокая активность АпИInv также была обнаружена в местах, где формировались структурные аномалии тканей ствола карельской березы. У карельской березы и у обычной березы в зонах над местом введения экзогенных растворов растворимых углеводов была выявлена сверхэкспрессия гена *PIN3*, кодирующего ИУК-глюкозосинтазу, что свидетельствует об инактивации ауксина путем синтеза ИУК-глюкозы (Novitskaya et al., 2020).

Принципиально новые возможности предоставляют генно-инженерные подходы, в частности, использование в исследованиях трансформированных растений, экспрессирующих гены гетерологичных организмов, которые кодируют функциональные гомологи растительных белков с известными функциями. Данный подход позволяет выявить роль продуктов экспрессии этих генов в процессах роста и развития растений, формирования ими устойчивости к стресс-факторам (Jewell et al., 2010). Эксперименты по трансформации генома были проведены, чтобы понять роль отдельных растворимых углеводов в стрессоустойчивости сельскохозяйственных культур к холоду и другим абиотическим факторам, которые в большинстве случаев проводились на модельных растениях, таких как арабидопсис и табак, где

был достигнут значительный успех с точки зрения устойчивости ко многим абиотическим стрессам.

Новый холодо-зависимый ген, *SikCOR413PM1*, был выделен из *Saussurea involucrata* Kar. et Kir., растения, которое произрастает на высокогорье при низких температурах на северо-западе Китая (Guo et al., 2019). Показано, что трансгенные растения табака, экспрессирующие *SikCOR413PM1*, были более устойчивыми к холодovому стрессу, чем WT растения.

На линии растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом, вызванным интеграцией в геном гена *SUC2*, кодирующего апопластную инвертазу *Saccharomyces cerevisiae*, была установлена повышенная конститутивная холодоустойчивость трансформантов как результат влияния измененного соотношения эндогенных растворимых углеводов под действием инвертазы дрожжей (Deryabin, Trunova, 2016; Deryabin et al., 2018).

Бюн и соавт. (Byun et al., 2018) исследовали молекулярный механизм адаптации *Deschampsia antarctica* посредством идентификации и характеристики C-повторносвязывающего фактора 4 (DaCBF4, C-repeat binding factor 4), уровень которого у *D. antarctica* заметно повышался при холодovом стрессе. Трансгенные растения риса *Ubi:DaCBF4* показали повышенную устойчивость к холодovому стрессу без задержки роста по сравнению с растениями дикого типа. Результаты позволили предположить, что *DaCBF4* у *D. antarctica* опосредует реакцию трансгенных растений риса на холодovый стресс путем регуляции уровней экспрессии набора генов, чувствительных к стрессу. Таким образом, транскрипционные факторы, которые регулируют экспрессию множества выбранных генов-мишеней, будут полезны для генной инженерии для повышения холодоустойчивости растений, в том числе риса.

### Заключение

Растворимые углеводы, которые являются основными продуктами фотосинтеза, могут использоваться в качестве источников углерода для биосинтеза многих других соединений, сигнальных посредников, осмолитов и транспортных молекул, а также как депо для кратковременного хранения энергии. В растениях растворимые углеводы синтезируются в листьях во время фотосинтеза и в конечном итоге доставляются в различные ткани гетеротрофных органов, таких как корни, семена и плоды, что-

бы обеспечить их рост и развитие (Ruan, 2014). Неудивительно, что такой клеточный обмен растворимых углеводов требует наличия транспортных белков для поступления в клетки или высвобождения из клеток или субклеточных компартментов (Pommerrenig. et al., 2020).

В ходе эволюции растения выработали различные морфологические, физиологические и генетические адаптационные механизмы, чтобы справляться с действием абиотических стрессоров. В стрессовых условиях растения изменяют свои биологические процессы на всех уровнях их организации, включая молекулярный, клеточный и организменный уровень. Стрессоры вызывают экспрессию большого количества чувствительных к ним генов путем изменения их транскрипции, в то время как многие гены, связанные с ростом и развитием, при этом репрессируются (Maleki, Ghorbanpour, 2018). Это помогает растениям сохранять энергию до тех пор, пока стрессовое состояние не закончится.

Чтобы противостоять влиянию абиотических стрессоров, растения развили сложные биохимические и молекулярные стратегии, включающие и комплекс компонентов сетей, которые обеспечивают метаболизм растворимых углеводов, таких как ферменты, транспортеры, гены, транскрипционные факторы (Gangola, Ramadoss, 2018). Было опубликовано немало работ, объясняющих механизмы, лежащие в основе функционирования таких систем, а также были предприняты усилия для модуляции этих систем с целью повышения урожайности сельскохозяйственных растений в условиях влияния абиотических стрессоров (Herath, 2018).

Растения в ходе эволюции выработали стратегии для строгого регулирования метаболизма во время адаптации к изменяющимся условиям окружающей среды. Низкая температура значительно ограничивает распространение, рост и урожайность многих видов растений. Воздействие на растения низкой, но не отрицательной температуры индуцирует мультигенные процессы, называемые холодовой акклимацией, что в конечном итоге приводит к повышению морозостойкости. Холодовая акклимация включает перепрограммирование транскриптома, протеома и метаболома и влияет на связь и передачу сигналов (Nurгу, 2017). Растворимые углеводы играют ключевую роль в этом метаболическом перепрограммировании (Fürtauer et al., 2019). Установлено, что изменения их уровней и распределения в различных

органах и тканях влияют на устойчивость растений к холоду. С другой стороны, растворимые углеводы также влияют на другие функции во время развития растений.

Дальнейшие исследования, направленные на выяснение роли каждого растворимого углевода в реакциях на холод, могут проводиться с использованием передовых технологий, включая получение гетерологических трансформантов и мутантов, способных усиливать или подавлять присущие им функции у определенных компонентов метаболической системы растворимых углеводов. Эти выводы могут обеспечить новое понимание механизмов, с помощью которых такие компоненты путей метаболизма растворимых углеводов реагируют на холодовой стресс.

В настоящее время идентифицированы многие потенциальные гены, роль которых в устойчивости к холоду до сих пор не исследована. Также информация, полученная с помощью новых методов, действующих на уровне транскриптома, предоставляет очень полезные данные о генах, участвующих в акклимации к холодовому стрессу (Maleki, Ghorbanpour, 2018). Кроме того, результаты изучения протеома гетерологических трансформантов также будут очень полезны для понимания механизма устойчивости к холодовому стрессу. В основном доступная информация о реакции на холод различных систем растений, имеющих отношение к растворимым углеводам, все еще ограничена, и в будущем требуется расширить исследование в области геномики, транскриптомики и протеомики. В ближайшие годы разделение специфических для холодового стресса сигнальных путей, инициированных сигналингом растворимых углеводов, вероятно, станет одной из самых актуальных тем, раскрывающих новые возможности для повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к действию многочисленных стрессоров.

## **ЛИТЕРАТУРА**

- Антипина О. В., Астахова Н. В., Попов В. Н., Селиванов А. А. 2015. Изменение ультраструктурной организации хлоропластов растений табака и арабидопсиса в связи с формированием устойчивости к гипотермии. В кн.: Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. Москва : 188-192.
- Астахова Н.В., Попов В.Н., Селиванов А.А., Бураханова Е.А., Алиева Г.П., Мошков И.Е. 2014. Реорганизация ультраструктуры хлоропластов при низкотемпературном закаливании растений ара-

## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

- бидопсиса. Физиология растений. 61 (6) : 790-797.
- Бурмистрова Н.А., Гомаа А., Ралдугина Г.Н. 2011. Содержание растворимых сахаров и холодоустойчивость растений рапса со встроенным геном *ostmyb4*. В кн.: Матер. междуна. конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск : 54-59.
- Дерябин А.Н., Астахова Н.В., Алиева Г.П., Трунова Т.И. 2018. Зависимость формирования холодоустойчивости у растений картофеля от особенностей углеводного метаболизма. В кн.: Матер. междуна. конф. «Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды». Иркутск : 259-263.
- Карелина Т.В., Новицкая Л.Л. 2011. Влияние различных концентраций сахарозы и продуктов ее расщепления на морфогенез проводящих тканей осины, ольхи и березы. В кн.: Матер. междуна. конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск : 107-112.
- Карелина Т.В., Новицкая Л.Л., Галибина Н.А. 2011. Влияние экзогенной сахарозы на содержание моно- и дисахаров в тканях ствола березы, ольхи и осины в период подготовки к состоянию покоя. В кн.: Матер. междуна. конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск : 112-116.
- Колупаев Ю.Е., Горелова Е.И., Ястреб Т.О. 2018. Механизмы адаптации растений к гипотермии: роль антиоксидантной системы. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 1(43) : 6-33.
- Кондратьева В.В., Семенова М.В., Воронкова Т.В., Шелепова О.В., Данилина Н.Н. 2009. Физиолого-биохимические изменения в подземных побегах лапчатки белой (*Potentilla alba* L.) и подснежника белоснежного (*Galanthus nivalis* L.) в процессе зимовки при интродукции. Plant Varieties Studying and Protection. 2 (10) : 93-98.
- Копылова Н.А. 2011. Ультраструктурные и биохимические изменения в растительной клетке под влиянием низкотемпературного стресса. Весці Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. 2 : 106-113.
- Майор П.С., Козіна Г.Я., Сливка Л.В. 2010. Вміст розчинних цукрів у рослинах озимої пшениці протягом осінньо-зимового періоду. Физиология и биохимия культ. растений. 42 (2) : 174-183.
- Нарайкина Н.В., Астахова Н.В., Дерябин А.Н., Синькевич М.С., Трунова Т.И. 2018. Адаптивные изменения ультраструктуры хлоропластов, содержания пигментов и сахаров при низкотемпературном закаливании растений картофеля: роль  $\Delta 12$ -ациллипидной десатуразы. Известия РАН. Сер. биологическая. 6 : 635-642.
- Новицкая Л.Л., Галибина Н.А. 2011. Транспортная и запасная формы сахаров у березы повислой (*Betula pendula* roth). В кн.: Матер. междуна. конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск : 230-236.
- Плюснина С.Н., Малышев Р.В. 2011. Образование льда в хвое и почках ели сибирской в условиях эксперимента. В кн.: Биологический мониторинг природно-техногенных систем : 65-67.
- Тарелкина Т. В., Новицкая Л. Л., Галибина Н. А. 2015. Содержание растворимых сахаров в тканях ствола березы, ольхи и осины в эксперименте с введением экзогенной сахарозы. Тр. Карельск. научн. центра РАН. 12 : 135-141.
- Трунова Т.И. 2007. Растение и низкотемпературный стресс: 64-е Тимиряз. чт. Москва : 54 с.
- Федюк О.М., Білявська Н. О. 2015. Ультраструктурні зміни мітохондрій листків *Galanthus nivalis* L. при вегетації за умов гіпотермії. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 2 (35) : 58-63.
- Федюк О.М., Білявська Н.О., Золотарьова О.К. 2017. Ультраструктурні особливості та стан фотосинтетичного апарату листків *Galanthus nivalis* L. на весняних етапах онтогенезу. Укр. бот. журн. 74 (5) : 475-487.
- Abelenda J.A., Bergonzi S., Oortwijn M., Sonnewald S., Du M., Visser R.G.F., Sonnewald U. 2019. Source-sink regulation is mediated by interaction of an ft homolog with a sweet protein in potato. Curr. Biol. 29 : 1178-1186.
- Achard P., Gong F., Cheminant S., Alioua M., Hedden P., Genschik P. 2008. The cold-inducible CBF1 factor-dependent signaling pathway modulates the accumulation of the growth-repressing DELLA proteins via its effect on gibberellin metabolism. Plant Cell. 20 : 2117-2129.
- Ajito S., Iwase, H., Takata, S. I., Hirai, M. 2018. Sugar-mediated stabilization of protein against chemical or thermal denaturation. J. Phys. Chem. B. 122 (37) : 8685-8697.
- Antunes W.C., de Menezes Daloso D., Pinheiro D.P., Williams T.C.R., Loureiro M.E. 2017. Guard cell-specific down-regulation of the sucrose transporter SUT1 leads to improved water use efficiency and reveals the interplay between carbohydrate metabolism and  $K^+$  accumulation in the regulation of stomatal opening. Environ. Exp. Bot. 135 : 73-85.
- Barrero-Gil J., Salinas J. 2018. Gene regulatory networks mediating cold acclimation: The CBF pathway. In: Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation : 3-22.
- Barton, K. A., Wozny, M. R., Mathur, N., Jaipargas, E. A., Mathur, J. 2018. Chloroplast behaviour and in-

- teractions with other organelles in *Arabidopsis thaliana* pavement cells. *J. Cell Sci.* 131 : jcs202275. <https://doi.org/doi:10.1242/jcs.202275>
- Bello B., Zhang X., Liu C., Yang Z., Yang Z., Wang Q., Li F. 2014. Cloning of *Gossypium hirsutum* sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2 gene (GhSnRK2) and its overexpression in transgenic *Arabidopsis* escalates drought and low temperature tolerance. *PLoS One.* 9 : 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112269>
- Benina M., Obata T., Mehterov N., Ivanov I., Petrov V., Toneva V., Gechev. 2013. Comparative metabolic profiling of *Haberlea rhodopensis*, *Thellungiella halophylla* and *Arabidopsis thaliana* exposed to low temperature. *Front. Plant Sci.* 4 : 499. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00499>
- Bhandari K. 2018. Chilling stress: how it affects the plants and its alleviation strategies. *Int. J. Pharm. Sci. Res.* 9 (6) : 2197-2200.
- Bilyavska N.O., Fediuk O.M., Zolotareva E.K. 2019. Chloroplasts of cold-tolerant plants. *Plant Science Today.* 6 (4) : 407-411. <https://doi.org/10.14719/pst.2019.6.4.584>
- Borovik O.A., Pomortsev A.V., Korsukova A.V., Polyakova E.A., Fomina E. A., Zabanova N.S., Grabelnych O.I. 2019. Effect of cold acclimation and deacclimation on the content of soluble carbohydrates and dehydrins in the leaves of winter wheat. *J. Stress Physiol. Biochem.* 15 (2) : 62-67.
- Bouchnak I., Brugière S., Moye L., Le Gall S., Salvi D., Kuntz M., Rolland N. 2019. Unraveling hidden components of the chloroplast envelope proteome: opportunities and limits of better MS sensitivity. *Mol. Cell. Proteomics.* 18 (7) : 1285-1306.
- Bredow M., Walker V. K. 2017. Ice-binding proteins in plants. *Front. Plant Sci.* 8 : 2153. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02153>
- Buy D.D., Demkovych A.E., Pirko Y.V., Blume Y.B. 2019. Analysis of  $\alpha$ -Tubulin Gene Expression During Cold Acclimation of Winter and Spring Soft Wheat. *Cytol. Genet.* 53 (1), 23-33.
- Byun M.Y., Cui L.H., Lee A., Kim W.T., Lee H. 2018. Identification of rice genes associated with enhanced cold tolerance by comparative transcriptome analysis with two transgenic rice plants overexpressing DaCBF4 or DaCBF7, isolated from antarctic flowering plant *Deschampsia antarctica*. *Front. Plant Sci.* 3 : 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00601>
- Chen C., Yuan Y., Zhang C., Li H., Ma F., Li M. 2017. Sucrose phloem unloading follows an apoplastic pathway with high sucrose synthase in *Actinidia* fruit. *Plant Sci.* 255 : 40-50.
- Chen L.J., Xiang H.Z., Miao Y., Zhang L., Guo Z.F., Zhao X.H., Lin J.W., Li T.L. 2014. An overview of cold resistance in plants. *J. Agron. Crop Sci.* 200 : 237-245.
- Chen, Q., Yang, G. 2020. Signal Function Studies of ROS, Especially RBOH-dependent ROS, in plant growth, development and environmental stress. *J. Plant Growth Regul.* 39 : 157-171. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09971-4>
- Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J. K. 2007. Cold stress regulation of gene expression in plants. *Trends Plant Sci.* 12 : 444-451.
- Cho L. H., Pasriga R., Yoon J., Jeon J.S., An G. 2018. Roles of sugars in controlling flowering time. *J. Plant Biol.* 61 (3) : 121-130.
- Comtet J., Turgeon R., Stroock A.D. 2017. Phloem loading through plasmodesmata: a biophysical analysis. *Plant Physiol.* 175 : 904-915.
- Crepin N., Rolland F. 2019. SnRK1 activation, signaling, and networking for energy homeostasis. *Curr. Opin. Plant Biol.* 51 : 29-36. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.03.006>
- Delfosse K., Wozny M.R., Barton K.A., Mathur N., Griffiths N., Mathur J. 2018. Plastid envelope-localized proteins exhibit a stochastic spatiotemporal relationship to stromules. *Front Plant Sci.*, 9 : 754. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00754>
- Deryabin A., Berdichevets I., Trunova T. 2018. Constitutively expressing of the *suc2* gene of *Saccharomyces cerevisiae* encoding of invertase apoplastic localization in potato plants results in multiple physiological and biochemical changes associated with low temperature resistance. *J. Plant Chem. Ecophysiol.* 3 (1) : 1-6.
- Deryabin A.N., Trunova T.I. 2016. The physiological and biochemical mechanisms providing the increased constitutive cold resistance in the potato plants, expressing the yeast *SUC2* gene encoding apoplastic invertase. *J. Stress Physiol. Biochem.* 12 (2) : 39-52.
- Ding Y., Shi Y., Yang S. 2019. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytol.* 222 (4) : 1690-1704.
- Doody J., Vidal U., Lemoine R. 2019. Sugar transporters in Fabaceae, featuring SUT MST and SWEET families of the model plant *Medicago truncatula* and the agricultural crop *Pisum sativum*. *PloS one.* 14 (9) : e0223173. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223173>
- Dong S., Beckles D.M. 2019. Dynamic changes in the starch-sugar interconversion within plant source and sink tissues promote a better abiotic stress response. *J. Plant Physiol.* 234: 80-93.
- ElSayed A.I., Rafudeen M.S., Gollack D. 2014. Physiological aspects of raffinose family oligosaccharides in plants: protection against abiotic stress. *Plant Biol.* 16 : 1-8.
- Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva E. K. 2018. Effects of soil early-spring temperature on the morphometric parameters of mitochondria in *Galanthus nivalis* L. *Plant Science Today.* 5 (4) : 149-154.



## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

- Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva O.K. 2017. Effects of sucrose on structure and functioning of photosynthetic apparatus of *Galanthus nivalis* L. leaves exposed to chilling stress. *Ann. Romanian Soc. Cell Biol.* 21 : 43-51.
- Fernández-Marín B., Gulías J., Figuero C. M., Iñiguez C., Clemente-Moreno M. J., Nunes-Nesi A., Gago J. 2020. How do vascular plants perform photosynthesis in extreme environments? An integrative ecophysiological and biochemical story. *Plant J.* 101 (4) : 979-1000.
- Figueroa C.M., Lunn J.E. 2016. A tale of two sugars: Trehalose 6-phosphate and sucrose. *Plant Physiol.* 172 : 7-27.
- Fki L., Bouaziz N., Chkir O., Benjemaa-Masmoudi R., Rival A., Swennen R., Panis B. 2013. Cold hardening and sucrose treatment improve cryopreservation of date palm meristems. *Biol. Plant.* 57 (2) : 375-379.
- Foyer C.H., Shigeoka S. 2011. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. *Plant Physiol.* 155 : 93-100.
- Fu J., Miao Y., Shao L., Hu T., Yang P. 2016. De novo transcriptome sequencing and gene expression profiling of *Elymus nutans* under cold stress. *BMC Genomics.* 17 (1) : 870. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3222-0>.
- Fürtauer L., Weiszmann J., Weckwerth W., Nägele T. 2019. Dynamics of Plant Metabolism during Cold Acclimation. *Int. J. Mol. Sci.* 20 (21) : 5411. <https://doi.org/10.3390/ijms20215411>
- Gangl R., Tenhaken R. 2016. Raffinose family oligosaccharides act as galactose stores in seeds and are required for rapid germination of *Arabidopsis* in the dark. *Front. Plant Sci.* 7 : 1115. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01115>
- Gangola M.P., Ramadoss B.R. 2018. Sugars Play a Critical Role in Abiotic Stress Tolerance in Plants. In: *Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants.* Academic Press : 17-38.
- Gielwanowska I., Pastorczyk M., Kellmann-Sopyła W., Gorniak D., Gorecki R. 2015. Morphological and ultrastructural changes of organelles in leaf mesophyll cells of the arctic and antarctic plants of poaceae family under cold influence. *Arctic Antarct Alp Res.* 47 (1) : 17-25.
- Gielwanowska I., Pastorczyk M., Lisowska M., Węgrzyn M., Górecki R. 2014. Cold stress effects on organelle ultrastructure in polar Caryophyllaceae species. *Polish Polar Research.* 35 (4) : 627-46.
- Guo X.Y., Liu D.F., Chong K. 2018. Cold signaling in plants: Insights into mechanisms and regulation. *J. Integr. Plant Biol.* 60 : 745-756.
- Guo X., Zhang L., Dong G., Xu Z., Li G., Liu N., Zhu J. 2019. A novel cold-regulated protein isolated from *Saussurea involucreta* confers cold and drought tolerance in transgenic tobacco (*Nicotiana tabacum*). *Plant Sci.* 289 : 110246.
- Han, Q., Qi, J., Hao, G., Zhang, C., Wang, C., Dirk, L. M., Zhao, T. 2020. ZmDREB1A regulates RAFFINOSE SYNTHASE controlling raffinose accumulation and plant chilling stress tolerance in maize. *Plant Cell Physiol.* 61 (2) : 331-341.
- Hanson M.R., Hines K.M. 2018. Stromules: Probing formation and function. *Plant Physiol.* 176 : 128-137.
- Hayashi K., Matsunaga S. 2019. Heat and chilling stress induce nucleolus morphological changes. *J. Plant Res.* 132 (3) : 395-403.
- Hei S., Liu Z., Huang A., She X. 2018. The regulator of G-protein signalling protein mediates D-glucose-induced stomatal closure via triggering hydrogen peroxide and nitric oxide production in *Arabidopsis*. *Funct. Plant Biol.* 45 (5) : 509-518.
- Hellmann H. A., Smeekens S. 2014. Sugar sensing and signaling in plants. *Front. Plant Sci.* 5 : 113. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00113>
- Hellmers H., Warrington I. 2018. Temperature and plant productivity. In: *Handbook of Agricultural Productivity.* CRC Press : 11-22.
- Herath V. 2018. Transcription factors based genetic engineering for abiotic tolerance in crops. In: *Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants.* Academic Press : 1-15.
- Hoermiller I. I., Naegele T., Augusti H., Stut S., Weckwerth W., Heyer A.G. 2017. Subcellular reprogramming of metabolism during cold acclimation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 40 (5) : 602-610.
- Huh Y.S., Lee J.K., Nam S.Y., Hong E.Y., Paek K.Y., Son S.W. 2016. Effects of altering medium strength and sucrose concentration on in vitro germination and seedling growth of *Cypripedium macranthos* Sw. *J. Plant Biotechnol.* 43 (1) : 132-137.
- Hurry V. 2017. Metabolic reprogramming in response to cold stress is like real estate, it's all about location. *Plant Cell Environ.* 40 : 599-601.
- Ishikawa M., Yamazaki H., Kishimoto T., Murakawa H., Stait-Gardner T., Kuchitsu K., Price W.S. 2018. Ice nucleation activity in plants: the distribution, characterization, and their roles in cold hardiness mechanisms. In: *Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation.* : 99-115.
- Ivamoto S.T., Reis O Júnior., Domingues D.S., dos Santos T.B., de Oliveira F.F., Pot D. 2017. Transcriptome analysis of leaves, flowers and fruits perisperm of *Coffea arabica* L. reveals the differential expression of genes involved in raffinose biosynthesis. *PLoS ONE.* 12 : e0169595. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169595>

- Jewell M.C., Campbell B.C., Godwin I.D. 2010. Transgenic plants for abiotic stress resistance. In: Transgenic Crop Plants. Springer-Verlag : 67-132.
- Jia W., Zhang L., Wu D., Liu S., Gong X., Cui Z., Cui N., Cao H., Rao L., Wang C. 2015. Sucrose transporter AtSUC9 mediated by a low sucrose level is involved in Arabidopsis abiotic stress resistance by regulating sucrose distribution and ABA accumulation. *Plant Cell Physiol.* 56: 1574-1587.
- John R., Anjum N.A., Sopory S.K., Akram N.A., Ashraf M. 2016. Some key physiological and molecular processes of cold acclimation. *Biol. Plant.* 60 (4) : 603-618.
- Kakumanu A., Ambavaram M.M.R., Klumas C., Krishnan A., Batlang U. 2012. Effects of drought on gene expression in maize reproductive and leaf meristem tissue revealed by RNA-Seq. *Plant Physiol.* 160 : 846-867.
- Keunen E.L.S., Peshev D., Vangronsveld J., Van Den Ende W.I.M., Cuyper A.N.N. 2013. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant Cell Environ.* 36 (7) : 1242-1255.
- Kimura S., Hunter K., Vaahtera L., Tra H. C., Citterico M., Vaattovaara A., Wilkens M.M.T. 2020. CRK2 and C-terminal phosphorylation of NADPH oxidase RBOHD regulate reactive oxygen species production in Arabidopsis. *Plant Cell.* 32 (4) : 1063-1080.
- Koleva D., Stefanova M., Dragolova D., Kapchina-Toteva V., Chaneva G. 2015. Structural and functional markers for stress response in three *Hypericum* species after cryopreservation. *Oxidation Communications.* 38 (4A) : 2045-2057.
- Koleva, D., Ganeva, T., Stefanova M. 2012. Effect of cryoprotectants sucrose and ABA on chloroplasts structure in regenerated after cryopreservation *Orthosiphon stamineus* Benth. plants. *J. Pharm. Res.* 5 (8) : 4172-4174.
- Krasavina M.S., Burmistrova N.A., Raldugina, G.N. 2014. The role of carbohydrates in plant resistance to abiotic stresses. In: *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance.* Academic Press : 229-270. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800876-8.00011-4>
- Krasensky J., Jonak C. 2012. Drought, salt and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *J. Exp. Bot.* 63 : 1593-1608.
- Kratsch H.A., Wise R.R. 2000. The ultrastructure of chilling stress. *Plant Cell Environ.* 23 (4) : 337-350.
- Kumar R., Bishop E., Bridges WC., Tharayil N., Sekhon R.S. 2019. Sugar partitioning and source-sink interaction are key determinants of leaf senescence in maize. *Plant Cell Environ.* 42 (9) : 2597-2611.
- Lara-Núñez A., García-Ayala B.B., Garza-Aguilar S.M., Flores-Sánchez J., Sánchez-Camargo V.A., Bravo-Alberto C.E., Vázquez-Ramos J.M. 2017. Glucose and sucrose differentially modify cell proliferation in maize during germination. *Plant Physiol. Biochem.* 113 : 20-31.
- Lasseur B., Lothier J., Wiemken A., Van Laer, A., Morvan-Bertrand A., Van den Ende W. 2011. Towards a better understanding of the generation of fructan structure diversity in plants: molecular and functional characterization of a sucrose: fructan 6-fructosyltransferase (6-SFT) cDNA from perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *J. Exp. Bot.* 62 : 1871-1885.
- Lastdrager J., Hanson J., Smeeken S. 2014. Sugar signals and the control of plant growth and development. *J. Exp. Bot.* 65 : 799-807.
- Leuendorf J.E., Fran M., Schmölling T.A. 2020. Acclimation, priming and memory in the response of *Arabidopsis thaliana* seedlings to cold stress. *Sci Rep.* 10 : 689. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56797-x>
- Li J., Qin M., Qiao X., Cheng Y., Li X., Zhang H., Wu J. 2017. A new insight into the evolution and functional divergence of SWEET transporters in Chinese white pear (*Pyrus bretschneideri*). *Plant Cell Physiol.* 58 : 839-850.
- Li S.L., Li Z.G., Yang L.T., Li Y.R., He Z.L. 2018. Differential effects of cold stress on chloroplasts structures and photosynthetic characteristics in cold-sensitive and cold-tolerant cultivars of sugarcane. *Sugar Tech.* 20 (1) : 11-20.
- Li W., Liu Y., Liu M., Zheng Q., Li B., Li Z., Li H. 2019. Sugar accumulation is associated with leaf senescence induced by long-term high light in wheat. *Plant Sci.* 287 : 110169. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110169>
- Li W., Ren Z., Wang Z., Sun K., Pei X., Liu Y., Zhang W. 2018. Evolution and stress responses of *Gossypium hirsutum* SWEET genes. *Int. J. Mol. Sci.* 19 (3) : 769. <https://doi.org/10.3390/ijms19030769>
- Li Y., Wang X., Ban Q., Zhu X., Jiang C., Wei C., Benetzen J.L. 2019. Comparative transcriptomic analysis reveals gene expression associated with cold adaptation in the tea plant *Camellia sinensis*. *BMC Genomics.* 20 (1) : 624. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5988-3>
- Li S.L., Li Z.G., Yang L.T., Li Y.R., He Z.L. 2018. Differential effects of cold stress on chloroplasts structures and photosynthetic characteristics in cold-sensitive and cold-tolerant cultivars of sugarcane. *Sugar Tech.* 20 (1) : 11-20.
- Lianopoulou V., Bosabalidis A.M., Patakas A., Lazari D., Panteris E. 2014. Effects of chilling stress on leaf morphology, anatomy, ultrastructure, gas exchange, and essential oils in the seasonally dimorphic plant *Teucrium polium* (Lamiaceae). *Acta Physiol. Plant.* 36 (8) : 2271-2281.

## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

- Liu J., Shi Y., Yang S. 2018. Insights into the regulation of CBF cold signaling in plants. *J. Integr. Plant Biol.* 9 : 780-795.
- Liu X., Fu L., Qin P., Sun Y., Liu J., Wang X. 2019. Overexpression of the wheat trehalose 6-phosphate synthase 11 gene enhances cold tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Gene.* 710 : 210-217.
- Liu Y.H., Offler C.E., Ruan Y.L. 2016. Cell wall invertase promotes fruit set under heat stress by suppressing ROS-independent cell death. *Plant Physiol.* 172 : 163-180.
- Lü J., Sui X., Ma S., Li X., Liu H., Zhang Z. 2017. Suppression of cucumber stachyose synthase gene (CsSTS) inhibits phloem loading and reduces low temperature stress tolerance. *Plant Mol. Biol.* 95 (1-2) : 1-15.
- Lu J.G., Sui X.L., Ma S., Li X., Liu H., Zhang Z.X. 2017. Suppression of cucumber stachyose synthase gene (CsSTS) inhibits phloem loading and reduces low temperature stress tolerance. *Plant Mol. Biol.* 95 : 1-15.
- Lunn J.E. 2016. *Sucrose Metabolism*. eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0021259.pub2>.
- Lunn JE, Delorge I, Figueroa CM, Van Dijck P, Stitt M 2014. Trehalose metabolism in plants. *Plant J.* 79 (4) : 544-567.
- Lütz C. 2010. Cell physiology of plants growing in cold environments. *Protoplasma.* 244 (1-4) : 53-73.
- Lütz C., Bergweiler P., Di Piazza L., Holzinger A. 2012. Cell organelle structure and function in Alpine and Polar plants are influenced by growth conditions and climate. In: *Plants in Alpine Regions: Cell Physiology of Adaption and Survival Strategies* : 43-60.
- Maleki M., Ghorbanpour M. 2018. Cold tolerance in plants: molecular machinery deciphered. In: *Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants*. Academic Press : 57-71.
- Markovskaya, E. F., Shibaeva, T. G. 2017. Low temperature sensors in plants: Hypotheses and assumptions. *Biol. Bull.* 44 (2) : 150-158.
- Martin M.V., Fiol D.F., Sundaresan V., Zabaleta E.J., Pagnussata D.C. 2013. Oiwa, a female gametophytic mutant impaired in a mitochondrial manganese-superoxide dismutase, reveals crucial roles for reactive oxygen species during embryo sac development and fertilization in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 25 : 1573-1591.
- Mathew L., McLachlan A., Jibrán R., Burritt D.J., Pathirana R. 2018. Cold, antioxidant and osmotic pre-treatments maintain the structural integrity of meristematic cells and improve plant regeneration in cryopreserved kiwifruit shoot tips. *Protoplasma.* 255 (4) : 1065-1077.
- McQuigg J.D. 2018. Climatic variability and plant productivity. In: *Handbook of Agricultural Productivity*. CRC Press : 3-10.
- Mollo L., Martins M.C.M., Oliveira V.F., Nievola C.C., Cassi R., Figueiredo-Ribeiro L. 2011. Effects of low temperature on growth and non-structural carbohydrates of the imperial bromeliad *Alcantarea imperialis* cultured in vitro. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 107 : 141-149.
- Nafees M., Fahad S., Sha, A.N., Bukhar M. A., Ahmed I., Ahmad S., Hussain S. 2019. Reactive oxygen species signaling. In: *Plants. Plant Abiotic Stress Tolerance*. Springer, Cham : 259-272.
- Nägele T., Kandel B.A., Frana S., Meißner M., Heyer A.G. 2011. A systems biology approach for the analysis of carbohydrate dynamics during acclimation to low temperature in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS J.* 278 (3) : 506-518.
- Nagler M., Nukarinen E., Weckwerth W., Nägele T. 2015. Integrative molecular profiling indicates a central role of transitory starch breakdown in establishing a stable C/N homeostasis during cold acclimation in two natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol.* 15 : 284.
- Newell C.A., Natesan S.K., Sullivan J.A., Jouhet J., Kavanagh T.A., Gray J.C. 2012. Exclusion of plastid nucleoids and ribosomes from stromules in tobacco and *Arabidopsis*. *Plant J.* 69 : 399-410.
- Novitskaya L.L., Tarelkina T.V., Galibina N.A., Moshchenskaya Yu.L., Nikolaeva N.N., Nikerov K.M. Podgornaya M.N., Sofronova I.N., Semenova L.I. 2020. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport. *J. Plant Growth Regul.* 39 : 378-394.
- O'Hara LE, Paul MJ, Wingler A. 2013. How do sugars regulate plant growth insight into the role of trehalose-6-phosphate. and development? *New Mol. Plant* 6 : 261-274.
- Palta J. P., Weiss L. S. 2018. Ice formation and freezing injury: an overview on the survival mechanisms and molecular aspects of injury and cold acclimation in herbaceous plants. In: *Advances in Plant Cold Hardiness*. CRC Press : 143-176.
- Park S., Gilmour S.J., Grumet R., Thomashow M.F. 2018. CBF-dependent and CBF independent regulatory pathways contribute to the differences in freezing tolerance and cold-regulated gene expression of two *Arabidopsis* ecotypes locally adapted to sites in Sweden and Italy. *PLoS ONE.* 13 (12) : e0207723. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207723>
- Pastorzcyk, M., Gielwanowska, I., Lahuta, L. B. 2014. Changes in soluble carbohydrates in polar Caryophyllaceae and Poaceae plants in response to chilling. *Acta Physiol. Plant.* 36 (7) : 1771-1780.
- Patzke K., Prananingrum P., Klemens P. A., Trentmann O., Rodrigues C. M., Keller I., Schmitz-Esse S. 2019. The plastidic sugar transporter pSuT

- influences flowering and affects cold responses. *Plant Physiol.* 179 : 569-587.
- Peng T., Zhu X., Duan N., Liu J. H. 2014. PtrBAM 1, a  $\beta$ -amylase-coding gene of *Poncirus trifoliata*, is a CBF regulon member with function in cold tolerance by modulating soluble sugar levels. *Plant Cell Environ.* 37 (12) : 2754-2767.
- Plohovska S.G., Yemets A.I., Blume Y.B. 2016. Influence of cold on organization of actin filaments of different types of root cells in *Arabidopsis thaliana*. *Cytol. Genet.* 50 (5) : 318-323.
- Pollock C.J., Cairns A.J., Sims I.M., Housley T.L. 2017. Fructans as reserve carbohydrates in crop plants. In: *Photoassimilate Distribution Plants and Crops Source-Sink Relationships*. Routledge : 97-114.
- Pommerrenig B., Ludewig F., Cvetkovic J., Trentmann O., Klemens P.A., Neuhaus H.E. 2018. In concert: orchestrated changes in carbohydrate homeostasis are critical for plant abiotic stress tolerance. *Plant Cell Physiol.* 59 (7) : 1290-1299.
- Pu Y., Liu L., Wu J., Zhao Y., Bai J., M, L., Sun W. 2019. Transcriptome profile analysis of winter rapeseed (*Brassica napus* L.) in response to freezing stress, reveal potentially connected events to freezing stress. *Int. J. Mol.* 20 (11) : 2771.
- Raju S.K.K., Barnes A.C., Schnable J.C., Roston R.L. 2018. Low-temperature tolerance in land plants: Are transcript and membrane responses conserved?. *Plant Sci.* 276 : 73-86.
- Rodriguez M., Parola R., Andreola S., Pereyra C., Martínez-Noël G. 2019. TOR and SnRK1 signaling pathways in plant response to abiotic stresses: do they always act according to the “yin-yang” model? *Plant Sci.* 288 : 110220. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110220>
- Ruan Y. L. 2012. Signaling role of sucrose metabolism in development. *Molecular Plant.* 5 (4) : 763-765.
- Ruan Y. L. 2014. Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 65 : 33-67.
- Saeiahagh H., Mousavi M., Wiedow C., Bassett H.B., Pathirana R. 2019. Effect of cytokinins and sucrose concentration on the efficiency of micropropagation of ‘Zes006’ *Actinidia chinensis* var. *chinensis*, a red-fleshed kiwifruit cultivar. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 138 (1) : 1-10.
- Saito M., Yoshida M. 2011. Expression analysis of the gene family associated with raffinose accumulation in rice seedlings under cold stress. *J. Plant Physiol.* 168 : 2268-2271.
- Sakr S., Wang M., Dédaldéchamp F., Perez-Garcia M.D., Ogé L., Hamama L., Atanassova R. 2018. The sugar-signaling hub: Overview of regulators and interaction with the hormonal and metabolic network. *Int. J. Mol. Sci.* 19 (9) : 2506.
- Sami F., Yusuf M., Faizan M., Faraz A., Hayat S. 2016. Role of sugars under abiotic stress. *Plant Physiol. Biochem.* 109 : 54-61.
- Sarabia L.D., Hill C.B., Boughton B.A., Roessner U. 2018. Advances of metabolite profiling of plants in challenging environments. *Annu. Plant Rev.* online : 1-45. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0627>
- Schattat M., Griffiths S., Mathur N., Barton K., Wozny M., Dunn N. 2012a. Differential coloring reveals that plastids do not form networks for exchanging macromolecules. *Plant Cell.* 24 : 1465-1477.
- Schattat M., Klösigen R.B., Mathur J. 2012b. New insights on stromules: stroma filled tubules extended by independent plastids. *Plant Signal.* 7 : 1132-7. <https://doi.org/10.4161/psb.21342>
- Schattat M.H., Barton K.A., Mathur J. 2015. The myth of interconnected plastids and related phenomena. *Protoplasma.* 252 (1) : 359-371.
- Sengupta S., Mukherjee S., Basak P., Majumder A.L. 2015. Significance of galactinol and raffinose family oligosaccharide synthesis in plants. *Front. Plant Sci.* 6 : 656. <https://doi.org/10.1111/plb.12053>
- Shimosaka E., Ozawa K. 2015. Overexpression of cold-inducible wheat galactinol synthase confers tolerance to chilling stress in transgenic rice. *Breeding Sci.* 65 (5) : 363-371.
- Silva F.G D., Canguss L. M.B., Paula S.L.A.D., Melo G.A., Silva E. A. 2013. Seasonal changes in fructan accumulation in the underground organs of *Gomphrena marginata* Seub.(Amaranthaceae) under rock-field conditions. *Theor. Exp. Plant Phys.* 25 (1) : 46-55.
- Slewinski T.L. 2011. Diverse functional roles of monosaccharide transporters and their homologs in vascular plants: a physiological perspective. *Mol. Plant.* 4 : 641-662.
- Sun S., Fang J., Lin M., Qi X., Chen J., Wang R., Muhammad A. 2020. Freezing Tolerance and Expression of  $\beta$ -amylase Gene in Two *Actinidia arguta* Cultivars with Seasonal Changes. *Plants.* 9 (4) : 515. <https://doi.org/10.3390/plants9040515>
- Tarkowski Ł.P., Van den Ende W. 2015. Cold tolerance triggered by soluble sugars: a multifaceted countermeasure. *Front. Plant Sci.* 6 : 203. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00203>
- Tisarum R., Theerawitaya C., Samphumphuang T., Singh H. P., Chaum S. 2020. Foliar application of glycinebetaine regulates soluble sugars and modulates physiological adaptations in sweet potato (*Ipomoea batatas*) under water deficit. *Protoplasma.* 257 : 197-211.
- Trentmann O., Mühlhaus T., Zimmer D., Sommer F.K., Schroda M., Haferkamp I., Neuhaus H.E. 2020. Identification of chloroplast envelope proteins with critical importance for cold acclimation. *Plant Physiol.* 182 (3) : 1239-1255.

## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

- Udomdee W., Wen, P. J., Lee C.Y., Chin S.W., Chen F.C. 2014. Effect of sucrose concentration and seed maturity on in vitro germination of *Dendrobium nobile* hybrids. *Plant Growth Regul.* 72 (3) : 249-255.
- Van den Ende W. 2013. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. *Front. Plant Sci.* 4 : 247.
- Van den Ende W., El-Esawe S. K. 2014. Sucrose signaling pathways leading to fructan and anthocyanin accumulation: a dual function in abiotic and biotic stress responses? *Environ. Exp. Bot.* 108 : 4-13.
- Van Dingenen, J., Vermeersch, M., De Milde, L., Hulsmans, S., De Winne, N., Van Leene, J., Inzé, D. 2019. The role of HEXOKINASE1 in Arabidopsis leaf growth. *Plant Mol. Biol.* 99 (1-2) : 79-93.
- Wan H., Wu L., Yang Y., Zhou G., Ruan Y. L. 2018. Evolution of sucrose metabolism: the dichotomy of invertases and beyond. *Trends Plant Sci.* 23 (2) : 163-177.
- Wang L. H., Li G. L., Wei S., Li L.J., Zuo S. Y., Liu X., Li J. 2019. Effects of exogenous glucose and sucrose on photosynthesis in triticale seedlings under salt stress. *Photosynthetica.* 57 (1) : 286-294.
- Wang L., Yao L., Hao X., Li N., Qian W., Yue C., Wang X. 2018. Tea plant SWEET transporters: expression profiling, sugar transport, and the involvement of CsSWEET16 in modifying cold tolerance in Arabidopsis. *Plant Mol Biol.* 96 : 577-592.
- Wang H., Xin H., Guo J., Gao Y., Liu C., Dai D., Tang L. 2019. Genome-wide screening of hexokinase gene family and functional elucidation of HXK2 response to cold stress in *Jatropha curcas*. *Mol. Boil. Rep.* 46 (2) : 1649-1660.
- Weizmann J., Fürtauer L., Weckwerth W., Nägele T. 2018. Vacuolar sucrose cleavage prevents limitation of cytosolic carbohydrate metabolism and stabilizes photosynthesis under abiotic stress. *FEBS J.* 285 (21) : 4082-4098.
- World agricultural production 2018. United States Department of Agriculture, Foreign Agricultural Service, Circular Series: December <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/production.pdf>
- Wurzinger B., Nukarinen E., Nägele T., Weckwerth W., Teige M. 2018. The SnRK1 kinase as central mediator of energy signaling between different organelles. *Plant Physiol.* 176 (2) : 1085-1094.
- Xalxo R., Yadu B., Chandra J., Chandrakar V., Keshavkant S. 2020. Alteration in Carbohydrate Metabolism Modulates Thermotolerance of Plant under Heat Stress. *Heat Stress Tolerance in Plants: Physiological, Molecular and Genetic Perspectives* : 77-115.
- Xiong, Y., Sheen, J. 2015. Novel links in the plant TOR kinase signaling network. *Curr. Opin. Plant Biol.* 28 : 83-91.
- Yang G., Xu H., Zou Q., Zhang J., Jiang S., Fang H., Chen X. 2020. The vacuolar membrane sucrose transporter MdSWEET16 plays essential roles in the cold tolerance of apple. *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 140 : 129-142.
- Yue C., Cao H., Wang L. 2015. Effects of cold acclimation on sugar metabolism and sugar-related gene expression in tea plant during the winter season. *Plant Mol. Biol.* 88 : 591-608.
- Zhang J., Gu H, Dai H., Zhang Z., Miao M. 2020. Alternative polyadenylation of the stacyose synthase gene mediates source-sink regulation in cucumber, *J. Plant Physiol.* 245 : 153111.
- Zhang J., Wu Z., Hu F., Liu L., Huang X., Zhao J., Wang H. 2018. Aberrant seed development in *Litchi chinensis* is associated with the impaired expression of cell wall invertase genes. *Hort. Res.* 5. (1) : 1-13.
- Zhang Z-G., Lv G-d., Li B., Wang J-J., Zhao Y., Kong F-M. 2017. Isolation and characterization of the TaSnRK2.10 gene and its association with agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLoS ONE.* 12 (3) : e0174425. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174425>
- Zhao L., Yang T., Xing C., Dong H., Qi K., Gao J., Huang X. 2019. The  $\beta$ -amylase PbrBAM3 from pear (*Pyrus betulaefolia*) regulates soluble sugar accumulation and ROS homeostasis in response to cold stress. *Plant Sci.* 287 : 110184. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110184>
- Zhao Y., Zhou M., Xu K., Li J., Li S., Zhang S., Yang X. 2019. Integrated transcriptomics and metabolomics analyses provide insights into cold stress response in wheat. *Crop J.* 7 (6) : 857-866.
- Zúñiga-Feest A., Bascuñán-Godoy L., Reyes-Díaz M. 2009. Is survival after ice encasement related with sugar distribution in organs of the Antarctic plants *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae) and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. (Caryophyllaceae)? *Polar Biol.* 32 : 583-591.
- Żur I., Gołębiowska G., Dubas E., Golemiec E., Matušiková I., Libantová J., Moravčíková J. 2013.  $\beta$ -1, 3-glucanase and chitinase activities in winter triticales during cold hardening and subsequent infection by *Microdochium nivale*. *Biologia.* 68 (2) : 241-248.

## REFERENCES

- Antipina O. V., Astakhova, N. V., Popov, V. N., & Selivanov, A. A. 2015. Change in the ultrastructural organization of chloroplasts of tobacco plants and Arabidopsis in connection with the formation of resistance to hypothermia. In: *New and Non-Traditional Plants and Prospects for Their Use* : 188-192. (In Russian).
- Astakhova N.V., Popov V.N., Selivanov A.A., Burakhanova E.A., Alieva G.P., Moshkov I.E. 2014. Reorganization of chloroplast ultrastructure associated

- with low-temperature hardening of arabidopsis plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 61 (6) : 744-750.
- Burmistrova N.A., Gomaa A., Raldugina G.N. 2011. Content of soluble sugars and cold tolerance of rape-seed plants with the integrated *osmyb4* gene. In: Proc. int. conf. Structural and Functional Deviations from the Normal Growth and Development of Plants under the Influence of Environmental Factors : 54-59. (In Russian).
- Deryabin A.N., Astakhova N.V., Alieva G.P., Trunova T.I. 2018. Dependence of the cold resistance of potato plants from the characteristics of carbohydrate metabolism. In: Proc. int. conf. Structural and Functional Deviations from the Normal Growth and Development of Plants under the Influence of Environmental Factors : 259-263. (In Russian).
- Karelina T.V., Novitskaya L.L. 2011. The effect of various concentrations of sucrose and its cleavage products on the morphogenesis of conductive tissues of aspen, alder and birch. In: Proc. int. conf. Structural and Functional Deviations from the Normal Growth and Development of Plants under the Influence of Environmental Factors : 107-112. (In Russian).
- Karelina T.V., Novitskaya L.L., Galibina N.A. 2011. The effect of exogenous sucrose on the content of mono- and disaccharides in the tissues of the trunk of a birch, alder and aspen in preparation for dormancy. In: Proc. int. conf. Structural and Functional Deviations from the Normal Growth and Development of Plants under the Influence of Environmental Factors : 112-116. (In Russian).
- Kolupaev Yu.E., Gorelova E.I., Yastreb T.O. 2018. Mechanisms of plant adaptation to hypothermia: the role of the antioxidant system. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 1 (43) : 6-33. (In Russian).
- Kondratyeva V.V., Semenova, M.V., Voronkova T.V., Shelepova O.V., Danilina N.N. 2009. Physiological and biochemical changes in the underground shoots of white cinquefoil (*Potentilla alba* L.) and snow-white snowdrop (*Galanthus nivalis* L.) during wintering under introduction. *Plant Varieties Studying and Protection.* 2 (10) : 93-98. (In Russian).
- Kopylova N.A. 2011. Ultrastructural and biochemical changes in the plant cell under the influence of low temperature stress. *Vesci Nat. Acad. Navuk Belarusi. Ser. Bial. Navuk.* 2: 106-113. (In Russian).
- Major P.S., Kozina G.Ya., Slyvka L.V. 2010. The soluble sugar content in the winter wheat plants during the autumn-winter period. *Fiziol. biochim. cult. rast.* 42 (2) : 174-183. (In Ukrainian).
- Naraikina N.V., Astakhova N.V., Deryabin A.N., Sinkovich M.S., Trunova T.I. 2018. Adaptive alterations in the ultrastructure of chloroplasts and the contents of pigments and sugars under low temperature hardening of potato plants: role of  $\Delta 12$  acyl-lipid desaturase. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 45 : 549-556.
- Novitskaya L.L., Galibina N.A. 2011. Transport and reserve forms of sugar in birch saggy (*Betula pendula* roth). In: Proc. int. conf. Structural and Functional Deviations from the Normal Growth and Development of Plants under the Influence of Environmental Factors : 230-236. (In Russian).
- Plyusnina S.N., Malyshev R.V. 2011. The formation of ice in the needles and buds of Siberian spruce under experimental conditions. In: *Biologicheskii monitoring prirodno-tekhnogennykh sistem (Biological Monitoring of Natural-Technogenic Systems)* : 65-67. (In Russian).
- Tarelkina T.V., Novitskaya L.L., Galibina N.A. 2015. The content of soluble sugars in the tissues of the trunk of a birch, alder and aspen in an experiment with the introduction of exogenous sucrose. *Trudy Karel'skogo Nauchnogo Tsentra RAN.* 12 : 135-142. (In Russian).
- Trunova T.I. 2007. *Rasteniye i nizkotemperaturnyy stress (Plant and Low Temperature Stress): The 64th Timiryazev memorial lecture.* Moscow : 54 p. (In Russian).
- Fedyuk O.M., Bilyavska N.O. 2015. Ultrastructural serpentine leaflet *Galanthus nivalis* L. during vegetation for the mind of hypothermia. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biology.* 2 (35) : 58-63. (In Ukrainian).
- Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva O.K. Ultrastructural peculiarities and state of the photosynthetic apparatus in leaves of *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) in its spring stage of ontogenesis. *Ukr. Bot. J.* 2017. 74 (5) : 475-487. (In Ukrainian).
- Abelenda J.A., Bergonzi S., Oortwijn M., Sonnewald S., Du M., Visser R.G.F., Sonnewald U. 2019. Source-sink regulation is mediated by interaction of an ft homolog with a sweet protein in potato. *Curr. Biol.* 29 : 1178-1186.
- Achard P., Gong F., Cheminant S., Alioua M., Hedden P., Genschik P. 2008. The cold-inducible CBF1 factor-dependent signaling pathway modulates the accumulation of the growth-repressing DELLA proteins via its effect on gibberellin metabolism. *Plant Cell.* 20 : 2117-2129.
- Ajito S., Iwase, H., Takata, S. I., Hirai, M. 2018. Sugar-mediated stabilization of protein against chemical or thermal denaturation. *J. Phys. Chem. B.* 122 (37) : 8685-8697.
- Antunes W.C., de Menezes Daloso D., Pinheiro D.P., Williams T.C.R., Loureiro M.E. 2017. Guard cell-specific down-regulation of the sucrose transporter SUT1 leads to improved water use efficiency and reveals the interplay between carbohydrate metabolism and  $K^+$  accumulation in the regulation of stomatal opening. *Environ. Exp. Bot.* 135 : 73-85.
- Barrero-Gil J., Salinas J. 2018. Gene regulatory networks mediating cold acclimation: The CBF pathway. In: *Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation* : 3-22.

- Barton, K. A., Wozny, M. R., Mathur, N., Jaipargas, E. A., Mathur, J. 2018. Chloroplast behaviour and interactions with other organelles in *Arabidopsis thaliana* pavement cells. *J. Cell Sci.* 131 : jcs202275. <https://doi.org/doi:10.1242/jcs.202275>
- Bello B., Zhang X., Liu C., Yang Z., Yang Z., Wang Q., Li F. 2014. Cloning of *Gossypium hirsutum* sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2 gene (GhSnRK2) and its overexpression in transgenic *Arabidopsis* escalates drought and low temperature tolerance. *PLoS One.* 9 : 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112269>
- Benina M., Obata T., Mehterov N., Ivanov I., Petrov V., Toneva V., Gechev. 2013. Comparative metabolic profiling of *Haberlea rhodopensis*, *Thellungiella halophylla* and *Arabidopsis thaliana* exposed to low temperature. *Front. Plant Sci.* 4 : 499. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00499>
- Bhandari K. 2018. Chilling stress: how it affects the plants and its alleviation strategies. *Int. J. Pharm. Sci. Res.* 9 (6) : 2197-2200.
- Bilyavska N.O., Fediuk O.M., Zolotareva E.K. 2019. Chloroplasts of cold-tolerant plants. *Plant Science Today.* 6 (4) : 407-411. <https://doi.org/10.14719/pst.2019.6.4.584>
- Borovik O.A., Pomortsev A.V., Korsukova A.V., Polyakova E.A., Fomina E. A., Zabanova N.S., Grabelnykh O.I. 2019. Effect of cold acclimation and deacclimation on the content of soluble carbohydrates and dehydrins in the leaves of winter wheat. *J. Stress Physiol. Biochem.* 15 (2) : 62-67.
- Bouchnak I., Brugière S., Moye L., Le Gall S., Salvi D., Kuntz M., Rolland N. 2019. Unraveling hidden components of the chloroplast envelope proteome: opportunities and limits of better MS sensitivity. *Mol. Cell. Proteomics.* 18 (7) : 1285-1306.
- Bredow M., Walker V. K. 2017. Ice-binding proteins in plants. *Front. Plant Sci.* 8 : 2153. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02153>
- Buy D.D., Demkovych A.E., Pirko Y.V., Blume Y.B. 2019. Analysis of  $\alpha$ -Tubulin Gene Expression During Cold Acclimation of Winter and Spring Soft Wheat. *Cytol. Genet.* 53 (1), 23-33.
- Byun M.Y., Cui L.H., Lee A., Kim W.T., Lee H. 2018. Identification of rice genes associated with enhanced cold tolerance by comparative transcriptome analysis with two transgenic rice plants overexpressing DaCBF4 or DaCBF7, isolated from antarctic flowering plant *Deschampsia antarctica*. *Front. Plant Sci.* 3 : 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00601>
- Chen C., Yuan Y., Zhang C., Li H., Ma F., Li M. 2017. Sucrose phloem unloading follows an apoplastic pathway with high sucrose synthase in *Actinidia* fruit. *Plant Sci.* 255 : 40-50.
- Chen L.J., Xiang H.Z., Miao Y., Zhang L., Guo Z.F., Zhao X.H., Lin J.W., Li T.L. 2014. An overview of cold resistance in plants. *J. Agron. Crop Sci.* 200 : 237-245.
- Chen, Q., Yang, G. 2020. Signal Function Studies of ROS, Especially RBOH-dependent ROS, in plant growth, development and environmental stress. *J. Plant Growth Regul.* 39 : 157-171. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09971-4>
- Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J. K. 2007. Cold stress regulation of gene expression in plants. *Trends Plant Sci.* 12 : 444-451.
- Cho L. H., Pasriga R., Yoon J., Jeon J.S., An G. 2018. Roles of sugars in controlling flowering time. *J. Plant Biol.* 61 (3) : 121-130.
- Comtet J., Turgeon R., Stroock A.D. 2017. Phloem loading through plasmodesmata: a biophysical analysis. *Plant Physiol.* 175 : 904-915.
- Crepin N., Rolland F. 2019. SnRK1 activation, signaling, and networking for energy homeostasis. *Curr. Opin. Plant Biol.* 51 : 29-36. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.03.006>
- Delfosse K., Wozny M.R., Barton K.A., Mathur N., Griffiths N., Mathur J. 2018. Plastid envelope-localized proteins exhibit a stochastic spatiotemporal relationship to stromules. *Front Plant Sci.*, 9 : 754. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00754>
- Deryabin A., Berdichevets I., Trunova T. 2018. Constitutively expressing of the *suc2* gene of *Saccharomyces cerevisiae* encoding of invertase apoplastic localization in potato plants results in multiple physiological and biochemical changes associated with low temperature resistance. *J. Plant Chem. Ecophysiol.* 3 (1) : 1-6.
- Deryabin A.N., Trunova T.I. 2016. The physiological and biochemical mechanisms providing the increased constitutive cold resistance in the potato plants, expressing the yeast *SUC2* gene encoding apoplastic invertase. *J. Stress Physiol. Biochem.* 12 (2) : 39-52.
- Ding Y., Shi Y., Yang S. 2019. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytol.* 222 (4) : 1690-1704.
- Doody J., Vidal U., Lemoine R. 2019. Sugar transporters in Fabaceae, featuring SUT MST and SWEET families of the model plant *Medicago truncatula* and the agricultural crop *Pisum sativum*. *PLoS one.* 14 (9) : e0223173. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223173>
- Dong S., Beckles D.M. 2019. Dynamic changes in the starch-sugar interconversion within plant source and sink tissues promote a better abiotic stress response. *J. Plant Physiol.* 234: 80-93.
- ElSayed A.I., Rafudeen M.S., Gollack D. 2014. Physiological aspects of raffinose family oligosaccharides in plants: protection against abiotic stress. *Plant Biol.* 16 : 1-8.
- Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva E. K. 2018. Effects of soil early-spring temperature on the morphometric parameters of mitochondria in *Galanthus nivalis* L. *Plant Science Today.* 5 (4) : 149-154.

- Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva O.K. 2017. Effects of sucrose on structure and functioning of photosynthetic apparatus of *Galanthus nivalis* L. leaves exposed to chilling stress. *Ann. Romanian Soc. Cell Biol.* 21 : 43-51.
- Fernández-Marín B., Gulías J., Figuero C. M., Iñiguez C., Clemente-Moreno M. J., Nunes-Nesi A., Gago J. 2020. How do vascular plants perform photosynthesis in extreme environments? An integrative ecophysiological and biochemical story. *Plant J.* 101 (4) : 979-1000.
- Figueroa C.M., Lunn J.E. 2016. A tale of two sugars: Trehalose 6-phosphate and sucrose. *Plant Physiol.* 172 : 7-27.
- Fki L., Bouaziz N., Chkir O., Benjemaa-Masmoudi R., Rival A., Swennen R., Panis B. 2013. Cold hardening and sucrose treatment improve cryopreservation of date palm meristems. *Biol. Plant.* 57 (2) : 375-379.
- Foyer C.H., Shigeoka S. 2011. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. *Plant Physiol.* 155 : 93-100.
- Fu J., Miao Y., Shao L., Hu T., Yang P. 2016. De novo transcriptome sequencing and gene expression profiling of *Elymus nutans* under cold stress. *BMC Genomics.* 17 (1) : 870. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3222-0>.
- Fürtauer L., Weiszmann J., Weckwerth W., Nägele T. 2019. Dynamics of Plant Metabolism during Cold Acclimation. *Int. J. Mol. Sci.* 20 (21) : 5411. <https://doi.org/10.3390/ijms20215411>
- Gangl R., Tenhaken R. 2016. Raffinose family oligosaccharides act as galactose stores in seeds and are required for rapid germination of *Arabidopsis* in the dark. *Front. Plant Sci.* 7 : 1115. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01115>
- Gangola M.P., Ramadoss B.R. 2018. Sugars Play a Critical Role in Abiotic Stress Tolerance in Plants. In: *Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants.* Academic Press : 17-38.
- Gielwanowska I., Pastorczyk M., Kellmann-Sopyła W., Gorniak D., Gorecki R. 2015. Morphological and ultrastructural changes of organelles in leaf mesophyll cells of the arctic and antarctic plants of poaceae family under cold influence. *Arctic Antarct Alp Res.* 47 (1) : 17-25.
- Gielwanowska I., Pastorczyk M., Lisowska M., Węgrzyn M., Górecki R. 2014. Cold stress effects on organelle ultrastructure in polar Caryophyllaceae species. *Polish Polar Research.* 35 (4) : 627-46.
- Guo X.Y., Liu D.F., Chong K. 2018. Cold signaling in plants: Insights into mechanisms and regulation. *J. Integr. Plant Biol.* 60 : 745-756.
- Guo X., Zhang L., Dong G., Xu Z., Li G., Liu N., Zhu J. 2019. A novel cold-regulated protein isolated from *Saussurea involucreta* confers cold and drought tolerance in transgenic tobacco (*Nicotiana tabacum*). *Plant Sci.* 289 : 110246.
- Han, Q., Qi, J., Hao, G., Zhang, C., Wang, C., Dirk, L. M., Zhao, T. 2020. ZmDREB1A regulates RAFFINOSE SYNTHASE controlling raffinose accumulation and plant chilling stress tolerance in maize. *Plant Cell Physiol.* 61 (2) : 331-341.
- Hanson M.R., Hines K.M. 2018. Stromules: Probing formation and function. *Plant Physiol.* 176 : 128-137.
- Hayashi K., Matsunaga S. 2019. Heat and chilling stress induce nucleolus morphological changes. *J. Plant Res.* 132 (3) : 395-403.
- Hei S., Liu Z., Huang A., She X. 2018. The regulator of G-protein signalling protein mediates D-glucose-induced stomatal closure via triggering hydrogen peroxide and nitric oxide production in *Arabidopsis*. *Funct. Plant Biol.* 45 (5) : 509-518.
- Hellmann H. A., Smeekens S. 2014. Sugar sensing and signaling in plants. *Front. Plant Sci.* 5 : 113. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00113>
- Hellmers H., Warrington I. 2018. Temperature and plant productivity. In: *Handbook of Agricultural Productivity.* CRC Press : 11-22.
- Herath V. 2018. Transcription factors based genetic engineering for abiotic tolerance in crops. In: *Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants.* Academic Press : 1-15.
- Hoermiller I. I., Naegele T., Augusti H., Stut S., Weckwerth W., Heyer A.G. 2017. Subcellular reprogramming of metabolism during cold acclimation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 40 (5) : 602-610.
- Huh Y.S., Lee J.K., Nam S.Y., Hong E.Y., Paek K.Y., Son S.W. 2016. Effects of altering medium strength and sucrose concentration on in vitro germination and seedling growth of *Cypripedium macranthos* Sw. *J. Plant Biotechnol.* 43 (1) : 132-137.
- Hurry V. 2017. Metabolic reprogramming in response to cold stress is like real estate, it's all about location. *Plant Cell Environ.* 40 : 599-601.
- Ishikawa M., Yamazaki H., Kishimoto T., Murakawa H., Stait-Gardner T., Kuchitsu K., Price W.S. 2018. Ice nucleation activity in plants: the distribution, characterization, and their roles in cold hardiness mechanisms. In: *Survival Strategies in Extreme Cold and Desiccation.* : 99-115.
- Ivamoto S.T., Reis O Júnior., Domingues D.S., dos Santos T.B., de Oliveira F.F., Pot D. 2017. Transcriptome analysis of leaves, flowers and fruits perisperm of *Coffea arabica* L. reveals the differential expression of genes involved in raffinose biosynthesis. *PLoS ONE.* 12 : e0169595. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169595>



- Jewell M.C., Campbell B.C., Godwin I.D. 2010. Transgenic plants for abiotic stress resistance. In: Transgenic Crop Plants. Springer-Verlag : 67-132.
- Jia W., Zhang L., Wu D., Liu S., Gong X., Cui Z., Cui N., Cao H., Rao L., Wang C. 2015. Sucrose transporter AtSUC9 mediated by a low sucrose level is involved in Arabidopsis abiotic stress resistance by regulating sucrose distribution and ABA accumulation. *Plant Cell Physiol.* 56: 1574-1587.
- John R., Anjum N.A., Sopory S.K., Akram N.A., Ashraf M. 2016. Some key physiological and molecular processes of cold acclimation. *Biol. Plant.* 60 (4) : 603-618.
- Kakumanu A., Ambavaram M.M.R., Klumas C., Krishnan A., Batlang U. 2012. Effects of drought on gene expression in maize reproductive and leaf meristem tissue revealed by RNA-Seq. *Plant Physiol.* 160 : 846-867.
- Keunen E.L.S., Peshev D., Vangronsveld J., Van Den Ende W.I.M., Cuyper A.N.N. 2013. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant Cell Environ.* 36 (7) : 1242-1255.
- Kimura S., Hunter K., Vaahtera L., Tra H. C., Citterico M., Vaattovaara A., Wilkens M.M.T. 2020. CRK2 and C-terminal phosphorylation of NADPH oxidase RBOHD regulate reactive oxygen species production in Arabidopsis. *Plant Cell.* 32 (4) : 1063-1080.
- Koleva D., Stefanova M., Dragolova D., Kapchina-Toteva V., Chaneva G. 2015. Structural and functional markers for stress response in three *Hypericum* species after cryopreservation. *Oxidation Communications.* 38 (4A) : 2045-2057.
- Koleva, D., Ganeva, T., Stefanova M. 2012. Effect of cryoprotectants sucrose and ABA on chloroplasts structure in regenerated after cryopreservation *Orthosiphon stamineus* Benth. plants. *J. Pharm. Res.* 5 (8) : 4172-4174.
- Krasavina M.S., Burmistrova N.A., Raldugina, G.N. 2014. The role of carbohydrates in plant resistance to abiotic stresses. In: *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance.* Academic Press : 229-270. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800876-8.00011-4>
- Krasensky J., Jonak C. 2012. Drought, salt and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *J. Exp. Bot.* 63 : 1593-1608.
- Kratsch H.A., Wise R.R. 2000. The ultrastructure of chilling stress. *Plant Cell Environ.* 23 (4) : 337-350.
- Kumar R., Bishop E., Bridges WC., Tharayil N., Sekhon R.S. 2019. Sugar partitioning and source-sink interaction are key determinants of leaf senescence in maize. *Plant Cell Environ.* 42 (9) : 2597-2611.
- Lara-Núñez A., García-Ayala B.B., Garza-Aguilar S.M., Flores-Sánchez J., Sánchez-Camargo V.A., Bravo-Alberto C.E., Vázquez-Ramos J.M. 2017. Glucose and sucrose differentially modify cell proliferation in maize during germination. *Plant Physiol. Biochem.* 113 : 20-31.
- Lasseur B., Lothier J., Wiemken A., Van Laer, A., Morvan-Bertrand A., Van den Ende W. 2011. Towards a better understanding of the generation of fructan structure diversity in plants: molecular and functional characterization of a sucrose: fructan 6-fructosyltransferase (6-SFT) cDNA from perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *J. Exp. Bot.* 62 : 1871-1885.
- Lastdrager J., Hanson J., Smeeken S. 2014. Sugar signals and the control of plant growth and development. *J. Exp. Bot.* 65 : 799-807.
- Leuendorf J.E., Fran M., Schmölling T.A. 2020. Acclimation, priming and memory in the response of *Arabidopsis thaliana* seedlings to cold stress. *Sci Rep.* 10 : 689. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56797-x>
- Li J., Qin M., Qiao X., Cheng Y., Li X., Zhang H., Wu J. 2017. A new insight into the evolution and functional divergence of SWEET transporters in Chinese white pear (*Pyrus bretschneideri*). *Plant Cell Physiol.* 58 : 839-850.
- Li S.L., Li Z.G., Yang L.T., Li Y.R., He Z.L. 2018. Differential effects of cold stress on chloroplasts structures and photosynthetic characteristics in cold-sensitive and cold-tolerant cultivars of sugarcane. *Sugar Tech.* 20 (1) : 11-20.
- Li W., Liu Y., Liu M., Zheng Q., Li B., Li Z., Li H. 2019. Sugar accumulation is associated with leaf senescence induced by long-term high light in wheat. *Plant Sci.* 287 : 110169. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110169>
- Li W., Ren Z., Wang Z., Sun K., Pei X., Liu Y., Zhang W. 2018. Evolution and stress responses of *Gossypium hirsutum* SWEET genes. *Int. J. Mol. Sci.* 19 (3) : 769. <https://doi.org/10.3390/ijms19030769>
- Li Y., Wang X., Ban Q., Zhu X., Jiang C., Wei C., Benetzen J.L. 2019. Comparative transcriptomic analysis reveals gene expression associated with cold adaptation in the tea plant *Camellia sinensis*. *BMC Genomics.* 20 (1) : 624. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5988-3>
- Li S.L., Li Z.G., Yang L.T., Li Y.R., He Z.L. 2018. Differential effects of cold stress on chloroplasts structures and photosynthetic characteristics in cold-sensitive and cold-tolerant cultivars of sugarcane. *Sugar Tech.* 20 (1) : 11-20.
- Lianopoulou V., Bosabalidis A.M., Patakas A., Lazari D., Panteris E. 2014. Effects of chilling stress on leaf morphology, anatomy, ultrastructure, gas exchange, and essential oils in the seasonally dimorphic plant *Teucrium polium* (Lamiaceae). *Acta Physiol. Plant.* 36 (8) : 2271-2281.

- Liu J., Shi Y., Yang S. 2018. Insights into the regulation of CBF cold signaling in plants. *J. Integr. Plant Biol.* 9 : 780-795.
- Liu X., Fu L., Qin P., Sun Y., Liu J., Wang X. 2019. Overexpression of the wheat trehalose 6-phosphate synthase 11 gene enhances cold tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Gene.* 710 : 210-217.
- Liu Y.H., Offler C.E., Ruan Y.L. 2016. Cell wall invertase promotes fruit set under heat stress by suppressing ROS-independent cell death. *Plant Physiol.* 172 : 163-180.
- Lü J., Sui X., Ma S., Li X., Liu H., Zhang Z. 2017. Suppression of cucumber stachyose synthase gene (CsSTS) inhibits phloem loading and reduces low temperature stress tolerance. *Plant Mol. Biol.* 95 (1-2) : 1-15.
- Lu J.G., Sui X.L., Ma S., Li X., Liu H., Zhang Z.X. 2017. Suppression of cucumber stachyose synthase gene (CsSTS) inhibits phloem loading and reduces low temperature stress tolerance. *Plant Mol. Biol.* 95 : 1-15.
- Lunn J.E. 2016. *Sucrose Metabolism*. eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0021259.pub2>.
- Lunn JE, Delorge I, Figueroa CM, Van Dijk P, Stitt M 2014. Trehalose metabolism in plants. *Plant J.* 79 (4) : 544-567.
- Lütz C. 2010. Cell physiology of plants growing in cold environments. *Protoplasma.* 244 (1-4) : 53-73.
- Lütz C., Bergweiler P., Di Piazza L., Holzinger A. 2012. Cell organelle structure and function in Alpine and Polar plants are influenced by growth conditions and climate. In: *Plants in Alpine Regions: Cell Physiology of Adaption and Survival Strategies* : 43-60.
- Maleki M., Ghorbanpour M. 2018. Cold tolerance in plants: molecular machinery deciphered. In: *Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants*. Academic Press : 57-71.
- Markovskaya, E. F., Shibaeva, T. G. 2017. Low temperature sensors in plants: Hypotheses and assumptions. *Biol. Bull.* 44 (2) : 150-158.
- Martin M.V., Fiol D.F., Sundaresan V., Zabaleta E.J., Pagnussata D.C. 2013. Oiwa, a female gametophytic mutant impaired in a mitochondrial manganese-superoxide dismutase, reveals crucial roles for reactive oxygen species during embryo sac development and fertilization in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 25 : 1573-1591.
- Mathew L., McLachlan A., Jibrán R., Burritt D.J., Pathirana R. 2018. Cold, antioxidant and osmotic pre-treatments maintain the structural integrity of meristematic cells and improve plant regeneration in cryopreserved kiwifruit shoot tips. *Protoplasma.* 255 (4) : 1065-1077.
- McQuigg J.D. 2018. Climatic variability and plant productivity. In: *Handbook of Agricultural Productivity*. CRC Press : 3-10.
- Mollo L., Martins M.C.M., Oliveira V.F., Nievola C.C., Cassi R., Figueiredo-Ribeiro L. 2011. Effects of low temperature on growth and non-structural carbohydrates of the imperial bromeliad *Alcantarea imperialis* cultured in vitro. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 107 : 141-149.
- Nafees M., Fahad S., Sha, A.N., Bukhar M. A., Ahmed I., Ahmad S., Hussain S. 2019. Reactive oxygen species signaling. In: *Plants. Plant Abiotic Stress Tolerance*. Springer, Cham : 259-272.
- Nägele T., Kandel B.A., Frana S., Meißner M., Heyer A.G. 2011. A systems biology approach for the analysis of carbohydrate dynamics during acclimation to low temperature in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS J.* 278 (3) : 506-518.
- Nagler M., Nukarinen E., Weckwerth W., Nägele T. 2015. Integrative molecular profiling indicates a central role of transitory starch breakdown in establishing a stable C/N homeostasis during cold acclimation in two natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol.* 15 : 284.
- Newell C.A., Natesan S.K., Sullivan J.A., Jouhet J., Kavanagh T.A., Gray J.C. 2012. Exclusion of plastid nucleoids and ribosomes from stromules in tobacco and *Arabidopsis*. *Plant J.* 69 : 399-410.
- Novitskaya L.L., Tarelkina T.V., Galibina N.A., Moshchenskaya Yu.L., Nikolaeva N.N., Nikerov K.M. Podgornaya M.N., Sofronova I.N., Semenova L.I. 2020. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport. *J. Plant Growth Regul.* 39 : 378-394.
- O'Hara LE, Paul MJ, Wingler A. 2013. How do sugars regulate plant growth insight into the role of trehalose-6-phosphate. and development? *New Mol. Plant* 6 : 261-274.
- Palta J. P., Weiss L. S. 2018. Ice formation and freezing injury: an overview on the survival mechanisms and molecular aspects of injury and cold acclimation in herbaceous plants. In: *Advances in Plant Cold Hardiness*. CRC Press : 143-176.
- Park S., Gilmour S.J., Grumet R., Thomashow M.F. 2018. CBF-dependent and CBF independent regulatory pathways contribute to the differences in freezing tolerance and cold-regulated gene expression of two *Arabidopsis* ecotypes locally adapted to sites in Sweden and Italy. *PLoS ONE.* 13 (12) : e0207723. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207723>
- Pastorzcyk, M., Gielwanowska, I., Lahuta, L. B. 2014. Changes in soluble carbohydrates in polar Caryophyllaceae and Poaceae plants in response to chilling. *Acta Physiol. Plant.* 36 (7) : 1771-1780.
- Patzke K., Prananingrum P., Klemens P. A., Trentmann O., Rodrigues C. M., Keller I., Schmitz-Esse S. 2019. The plastidic sugar transporter pSuT

## РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ

- influences flowering and affects cold responses. *Plant Physiol.* 179 : 569-587.
- Peng T., Zhu X., Duan N., Liu J. H. 2014. PtrBAM 1, a  $\beta$ -amylase-coding gene of *Poncirus trifoliata*, is a CBF regulon member with function in cold tolerance by modulating soluble sugar levels. *Plant Cell Environ.* 37 (12) : 2754-2767.
- Plohovska S.G., Yemets A.I., Blume Y.B. 2016. Influence of cold on organization of actin filaments of different types of root cells in *Arabidopsis thaliana*. *Cytol. Genet.* 50 (5) : 318-323.
- Pollock C.J., Cairns A.J., Sims I.M., Housley T.L. 2017. Fructans as reserve carbohydrates in crop plants. In: *Photoassimilate Distribution Plants and Crops Source-Sink Relationships*. Routledge : 97-114.
- Pommerrenig B., Ludewig F., Cvetkovic J., Trentmann O., Klemens P.A., Neuhaus H.E. 2018. In concert: orchestrated changes in carbohydrate homeostasis are critical for plant abiotic stress tolerance. *Plant Cell Physiol.* 59 (7) : 1290-1299.
- Pu Y., Liu L., Wu J., Zhao Y., Bai J., M, L., Sun W. 2019. Transcriptome profile analysis of winter rapeseed (*Brassica napus* L.) in response to freezing stress, reveal potentially connected events to freezing stress. *Int. J. Mol.* 20 (11) : 2771.
- Raju S.K.K., Barnes A.C., Schnable J.C., Roston R.L. 2018. Low-temperature tolerance in land plants: Are transcript and membrane responses conserved?. *Plant Sci.* 276 : 73-86.
- Rodriguez M., Parola R., Andreola S., Pereyra C., Martínez-Noël G. 2019. TOR and SnRK1 signaling pathways in plant response to abiotic stresses: do they always act according to the “yin-yang” model? *Plant Sci.* 288 : 110220. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110220>
- Ruan Y. L. 2012. Signaling role of sucrose metabolism in development. *Molecular Plant.* 5 (4) : 763-765.
- Ruan Y. L. 2014. Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 65 : 33-67.
- Saeiahagh H., Mousavi M., Wiedow C., Bassett H.B., Pathirana R. 2019. Effect of cytokinins and sucrose concentration on the efficiency of micropropagation of ‘Zes006’ *Actinidia chinensis* var. *chinensis*, a red-fleshed kiwifruit cultivar. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 138 (1) : 1-10.
- Saito M., Yoshida M. 2011. Expression analysis of the gene family associated with raffinose accumulation in rice seedlings under cold stress. *J. Plant Physiol.* 168 : 2268-2271.
- Sakr S., Wang M., Dédaldéchamp F., Perez-Garcia M.D., Ogé L., Hamama L., Atanassova R. 2018. The sugar-signaling hub: Overview of regulators and interaction with the hormonal and metabolic network. *Int. J. Mol. Sci.* 19 (9) : 2506.
- Sami F., Yusuf M., Faizan M., Faraz A., Hayat S. 2016. Role of sugars under abiotic stress. *Plant Physiol. Biochem.* 109 : 54-61.
- Sarabia L.D., Hill C.B., Boughton B.A., Roessner U. 2018. Advances of metabolite profiling of plants in challenging environments. *Annu. Plant Rev.* online : 1-45. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0627>
- Schattat M., Griffiths S., Mathur N., Barton K., Wozny M., Dunn N. 2012a. Differential coloring reveals that plastids do not form networks for exchanging macromolecules. *Plant Cell.* 24 : 1465-1477.
- Schattat M., Klösigen R.B., Mathur J. 2012b. New insights on stromules: stroma filled tubules extended by independent plastids. *Plant Signal.* 7 : 1132-7. <https://doi.org/10.4161/psb.21342>
- Schattat M.H., Barton K.A., Mathur J. 2015. The myth of interconnected plastids and related phenomena. *Protoplasma.* 252 (1) : 359-371.
- Sengupta S., Mukherjee S., Basak P., Majumder A.L. 2015. Significance of galactinol and raffinose family oligosaccharide synthesis in plants. *Front. Plant Sci.* 6 : 656. <https://doi.org/10.1111/plb.12053>
- Shimosaka E., Ozawa K. 2015. Overexpression of cold-inducible wheat galactinol synthase confers tolerance to chilling stress in transgenic rice. *Breeding Sci.* 65 (5) : 363-371.
- Silva F.G D., Canguss L. M.B., Paula S.L.A.D., Melo G.A., Silva E. A. 2013. Seasonal changes in fructan accumulation in the underground organs of *Gomphrena marginata* Seub.(Amaranthaceae) under rock-field conditions. *Theor. Exp. Plant Phys.* 25 (1) : 46-55.
- Slewinski T.L. 2011. Diverse functional roles of monosaccharide transporters and their homologs in vascular plants: a physiological perspective. *Mol. Plant.* 4 : 641-662.
- Sun S., Fang J., Lin M., Qi X., Chen J., Wang R., Muhammad A. 2020. Freezing Tolerance and Expression of  $\beta$ -amylase Gene in Two *Actinidia arguta* Cultivars with Seasonal Changes. *Plants.* 9 (4) : 515. <https://doi.org/10.3390/plants9040515>
- Tarkowski Ł.P., Van den Ende W. 2015. Cold tolerance triggered by soluble sugars: a multifaceted countermeasure. *Front. Plant Sci.* 6 : 203. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00203>
- Tisarum R., Theerawitaya C., Samphumphuang T., Singh H. P., Chaum S. 2020. Foliar application of glycinebetaine regulates soluble sugars and modulates physiological adaptations in sweet potato (*Ipomoea batatas*) under water deficit. *Protoplasma.* 257 : 197-211.
- Trentmann O., Mühlhaus T., Zimmer D., Sommer F.K., Schroda M., Haferkamp I., Neuhaus H.E. 2020. Identification of chloroplast envelope proteins with critical importance for cold acclimation. *Plant Physiol.* 182 (3) : 1239-1255.

- Udomdee W., Wen, P. J., Lee C.Y., Chin S.W., Chen F.C. 2014. Effect of sucrose concentration and seed maturity on in vitro germination of *Dendrobium nobile* hybrids. *Plant Growth Regul.* 72 (3) : 249-255.
- Van den Ende W. 2013. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. *Front. Plant Sci.* 4 : 247.
- Van den Ende W., El-Esawe S. K. 2014. Sucrose signaling pathways leading to fructan and anthocyanin accumulation: a dual function in abiotic and biotic stress responses? *Environ. Exp. Bot.* 108 : 4-13.
- Van Dingenen, J., Vermeersch, M., De Milde, L., Hulsmans, S., De Winne, N., Van Leene, J., Inzé, D. 2019. The role of HEXOKINASE1 in Arabidopsis leaf growth. *Plant Mol. Biol.* 99 (1-2) : 79-93.
- Wan H., Wu L., Yang Y., Zhou G., Ruan Y. L. 2018. Evolution of sucrose metabolism: the dichotomy of invertases and beyond. *Trends Plant Sci.* 23 (2) : 163-177.
- Wang L. H., Li G. L., Wei S., Li L.J., Zuo S. Y., Liu X., Li J. 2019. Effects of exogenous glucose and sucrose on photosynthesis in triticale seedlings under salt stress. *Photosynthetica.* 57 (1) : 286-294.
- Wang L., Yao L., Hao X., Li N., Qian W., Yue C., Wang X. 2018. Tea plant SWEET transporters: expression profiling, sugar transport, and the involvement of CsSWEET16 in modifying cold tolerance in Arabidopsis. *Plant Mol Biol.* 96 : 577-592.
- Wang H., Xin H., Guo J., Gao Y., Liu C., Dai D., Tang L. 2019. Genome-wide screening of hexokinase gene family and functional elucidation of HXK2 response to cold stress in *Jatropha curcas*. *Mol. Boil. Rep.* 46 (2) : 1649-1660.
- Weiszmann J., Fürtauer L., Weckwerth W., Nägele T. 2018. Vacuolar sucrose cleavage prevents limitation of cytosolic carbohydrate metabolism and stabilizes photosynthesis under abiotic stress. *FEBS J.* 285 (21) : 4082-4098.
- World agricultural production 2018. United States Department of Agriculture, Foreign Agricultural Service, Circular Series: December <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/production.pdf>
- Wurzinger B., Nukarinen E., Nägele T., Weckwerth W., Teige M. 2018. The SnRK1 kinase as central mediator of energy signaling between different organelles. *Plant Physiol.* 176 (2) : 1085-1094.
- Xalxo R., Yadu B., Chandra J., Chandrakar V., Keshavkant S. 2020. Alteration in Carbohydrate Metabolism Modulates Thermotolerance of Plant under Heat Stress. *Heat Stress Tolerance in Plants. In: Physiological, Molecular and Genetic Perspectives :* 77-115.
- Xiong, Y., Sheen, J. 2015. Novel links in the plant TOR kinase signaling network. *Curr. Opin. Plant Biol.* 28 : 83-91.
- Yang G., Xu H., Zou Q., Zhang J., Jiang S., Fang H., Chen X. 2020. The vacuolar membrane sucrose transporter MdSWEET16 plays essential roles in the cold tolerance of apple. *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 140 : 129-142.
- Yue C., Cao H., Wang L. 2015. Effects of cold acclimation on sugar metabolism and sugar-related gene expression in tea plant during the winter season. *Plant Mol. Biol.* 88 : 591-608.
- Zhang J., Gu H, Dai H., Zhang Z., Miao M. 2020. Alternative polyadenylation of the stacyose synthase gene mediates source-sink regulation in cucumber, *J. Plant Physiol.* 245 : 153111.
- Zhang J., Wu Z., Hu F., Liu L., Huang X., Zhao J., Wang H. 2018. Aberrant seed development in *Litchi chinensis* is associated with the impaired expression of cell wall invertase genes. *Hort. Res.* 5. (1) : 1-13.
- Zhang Z-G., Lv G-d., Li B., Wang J-J., Zhao Y., Kong F-M. 2017. Isolation and characterization of the TaSnRK2.10 gene and its association with agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLoS ONE.* 12 (3) : e0174425. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174425>
- Zhao L., Yang T., Xing C., Dong H., Qi K., Gao J., Huang X. 2019. The  $\beta$ -amylase PbrBAM3 from pear (*Pyrus betulaefolia*) regulates soluble sugar accumulation and ROS homeostasis in response to cold stress. *Plant Sci.* 287 : 110184. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110184>
- Zhao Y., Zhou M., Xu K., Li J., Li S., Zhang S., Yang X. 2019. Integrated transcriptomics and metabolomics analyses provide insights into cold stress response in wheat. *Crop J.* 7 (6) : 857-866.
- Zúñiga-Feest A., Bascuñán-Godoy L., Reyes-Díaz M. 2009. Is survival after ice encasement related with sugar distribution in organs of the Antarctic plants *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae) and *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. (Caryophyllaceae)? *Polar Biol.* 32 : 583-591.
- Żur I., Gołębiewska G., Dubas E., Golemić E., Matušiková I., Libantová J., Moravčíková J. 2013.  $\beta$ -1, 3-glucanase and chitinase activities in winter triticales during cold hardening and subsequent infection by *Microdochium nivale*. *Biologia.* 68 (2) : 241-248.

*Поступила в редакцию  
09.05.2020 г.*

## **РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ И ХОЛОДОВАЯ АККЛИМАЦИЯ РАСТЕНИЙ**

## **SOLUBLE CARBOHYDRATES AND PLANT COLD ACCLIMATION**

N. A. Belyavskaya, O. M. Fediuk, E. K. Zolotareva

*Kholodny Institute of Botany  
of National Academy of Sciences of Ukraine  
(Kyiv, Ukraine)  
E-mail: nbel2@ukr.net*

Soluble carbohydrates, being the products of photosynthesis, short-term depot for energy storage, carbon sources and components for the synthesis of oligo- and polysaccharides, take part in key physiological, biochemical and molecular genetic processes that ensure growth, development, reproduction and protection against adverse biotic and abiotic factors, among which cold stress occupies an important place. Although the Earth's global temperature is gradually rising, frosts and cold weather are becoming more frequent all over the world. The review discusses the effects of cold at all levels of plant organization, as a result of which the functions of soluble carbohydrates as cryoprotectors, osmolytes, antioxidants, and signaling molecules are manifested. The whole complex of network components providing soluble carbohydrates metabolism, including enzymes, transporters, genes, transcription factors, etc., takes part in the cold acclimation of plants. By the methods of genomics and genetic engineering, which allowed the transformation of certain genes to modificate carbohydrate metabolism, carbohydrate transport and/or their signaling, certain successes have been achieved in the field of creating new cold-resistant plant varieties, which can serve as an important prerequisite for increasing the yield of agricultural plants in areas with unstable weather conditions.

**Key words:** *soluble carbohydrates, plant, cold stress, acclimation*

## **РОЗЧИННІ ВУГЛЕВОДИ І ХОЛОДОВА АКЛІМАЦІЯ РОСЛИН**

Н. О. Білявська, О. М. Федюк, О. К. Золотарьова

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного  
Національної академії наук України  
(Київ, Україна)  
E-mail: nbel2@ukr.net*

Розчинні вуглеводи, які є продуктами фотосинтезу, депо для короткочасного запасання енергії, джерелами вуглецю і компонентами для синтезу оліго- і полісахаридів, беруть участь в ключових фізіологічних, біохімічних і молекулярно-генетичних процесах, що забезпечують ріст, розвиток, розмноження і захист від несприятливих біотичних і абіотичних чинників, серед яких важливе місце посідає холодний стрес. Хоча глобальна температура Землі поступово підвищується, заморозки і випадки похолодання стають частішими в усьому світі. В огляді обговорюється вплив холоду на всіх рівнях організації рослини, в результаті якого виявляються функції розчинних вуглеводів як кріопротекторів, осмолітів, антиоксидантів і сигнальних молекул. У холодній аклімації рослин бере участь весь комплекс компонентів мереж, що забезпечують метаболізм розчинних вуглеводів, включаючи ферменти, транспортери, гени, транскрипційні фактори і т. ін. Методами геноміки та генної інженерії, що дозволили трансформувати певні гени, змінюючи вуглеводний обмін, транспорт вуглеводів і/або їх сигналінг, були досягнуті певні успіхи в галузі створення нових холодостійких сортів рослин, що може служити важливою передумовою для підвищення урожайності сільськогосподарських рослин в зонах з нестабільними погодними умовами.

**Ключові слова:** *розчинні вуглеводи, рослина, холодний стрес, аклімація*