

УДК 581.1.03:577.125:535-31

РЕАКЦІЯ ВІДПОВІДІ РОСЛИН НА УФ-В ОПРОМІНЕННЯ ТА ОКСИДНИЙ СТРЕС
Таран Н.Ю., Оканенко О.А., Бацманова Л.М., Светлова Н.Б.

Київський національний університет ім. Тараса Шевченка

Реферат. Досліджувався вплив стресових факторів – ультрафіолетового випромінювання (UV-B) та перекису водню (H_2O_2) на представників двох видів роду *Deschampsia* – *D. antarctica* і *D. caespitosa*. Встановлено, що UV-B випромінювання викликало зміни у вмісті пігментів – хлорофілів і каротиноїдів (крім віолоксантину). Склад ліпідів характеризується накопиченням триацилгліцеролів, сульфохіновадилдіацилгліцеролу, фосфатидилхоліну та деструкцією вмісту моногалактозилдіацилгліцеролу. Вплив H_2O_2 спричиняв акумуляцію вмісту хлорофілу *a* в рослинах обох видів і каротиноїдів у рослинах *D. antarctica*. Дослідження вмісту гліколіпідів встановило зменшення вмісту моногалактозилдіацилгліцеролу в листках *D. caespitosa* та незначне накопичення сульфохіновадилдіацилгліцеролу в рослинах *D. antarctica*.

Ключові слова: *Deschampsia*, гліколіпіди, сульфоліпід, сульфохіновазилдіацилгліцерол, СХДГ.

Реферат. Исследовалось влияние стрессовых факторов – ультрафиолетового излучения (UV-B) и перекиси водорода (H_2O_2) на представителей двух видов рода *Deschampsia* – *D. antarctica* и *D. caespitosa*. Установлено, что UV-B излучение вызвало изменения в содержании пигментов – хлорофиллов и каротиноидов (кроме виолоксантина). Состав липидов характеризовался накоплением триацилглицеролов, сульфохиновазилдиацилглицерола, фосфатидилхолина и деструкцией содержания моногалактозил-диацилглицерола. Влияние H_2O_2 вызывало аккумуляцию содержания хлорофилла *a* в растениях обоих видов и каротиноидов в растениях *D. antarctica*. Исследование состава гликолипидов установило уменьшение содержания моногалактозилдиацилглицерола в листьях *D. caespitosa* и незначительное накопление сульфохиновадилдиацилглицерола в растениях *D. Antarctica*.

Ключевые слова: *Deschampsia*, гликолипиды, сульфолипид, сульфохиновазилдиацилглицерол, СХДГ.

Abstract. The effect of stress factors – ultraviolet radiation (UV-B) and hydrogen peroxide (H_2O_2) upon two species of *Deschampsia* plants – *D. antarctica* and *D. caespitosa* were studied. Investigations performed with *D. Antarctica* plant samples delivered of Antarctic and *D. caespitosa* from Carpathian Mountains showed that UV-B radiation caused changes mainly pigment composition - chlorophyll *a* and almost all (except violaxanthin) carotenoids. Lipid composition was characterized by accumulation of triacylglycerols, sulphoquinovosyl diacylglycerol and phosphatidylcholine while monogalactosyldiacylglycerol quantity decreased. H_2O_2 treatment cause increase chlorophyll *a* content in both species and carotenoids in *D. antarctica* plants. Concerning glycolipid composition one could see monogalactosyldiacylglycerol content decrease in *D. caespitosa* whereas only insignificant SQDG enlargement was noted in *D. antarctica* leaves.

Keywords: *Deschampsia*, glycolipids, sulfolipid, sulfoquinovosyldiacylglycerol, SQDG.

Вступ

Зниження глобальної концентрації озону в стратосфері протягом останніх 15 років призвело до збільшення рівня ультрафіолетового випромінювання (УФ-В; 280-315 нм), яке досягає поверхні Землі (Madronich et al., 1998). Це явище найбільш яскраво виражене в Антарктиді й призводить до зростання рівня УФ-В опромінення на поверхні Землі вдвічі (UNEP, 1998; Xiong, Day, 2001). Висока інтенсивність світла й дія низьких температур, у свою чергу, можуть призвести до ушкодження механізмів перебігу фотосинтетичних процесів у рослинах. Таким чином, збільшення сонячного УФ-В випромінювання в поєднанні з високою інтенсивністю світла та дією низьких температур є основними абіотичними факторами, які

спричиняють утворення активних форм кисню (АФК), викликаючи окислювальний стрес і пошкодження фотосинтетичного апарату рослин. Відомо, що домінуючою АФК, яка утворюється в рослинах за дії УФ-опромінення, є O_2^- , міноюю – 1O_2 (Hideg et al., 2002). Ці види АФК взаємодіють з ліпідами, білками, пігментами, нуклеїновими кислотами і призводять до пероксидного окислення ліпідів, пошкодження мембран, інактивації ферментів, що впливає на життєздатність клітин. Таким чином, наявність ефективного механізму гасіння АФК у клітинах сприяє підтримці фотосинтетичної діяльності та виживанню рослин у несприятливих умовах навколишнього середовища антарктичних геоботанічних зон. Існує кілька механізмів захисту фотосинтетичного апарату від шкідливої дії АФК – гасіння їх за участі ферментів і каротиноїдів. Антиоксидантна система рослин включає в себе кілька ферментів і сполук з низькою молекулярною вагою (аскорбінова кислота, глутатіон), які переважно є конститутивними й кількість яких варіює в рослинах на клітинному та субклітинному рівнях. Супероксид радикали, що генеруються в рослинних клітинах, перетворюються на H_2O_2 за участі супероксиддисмутази (СОД). H_2O_2 є сильним окислювачем у клітині, і в його утилізації задіяні каталаза (САТ) або аскорбат-глутатіоновий цикл, де аскорбат пероксидаза (АРХ) утилізує його до H_2O . Таким чином, ці сполуки здатні переривати перебіг реакцій неконтрольованого окислення у деяких органелах рослинних клітин (Noctor, Foyer, 1998).

Каротиноїди реагують з вільними радикалами безпосередньо (Palozza, Krinsky, 1992), з утворенням каротиноїдних радикалів, які в подальшому відновлюються (регенеруються) при взаємодії з токоферолами та аскорбіною кислотою у ліпідній фазі мембрани (Edge et al., 1997). Каротиноїди ксантофілового циклу (віолаксантин і зеаксантин) тісно пов'язані з контролем за продукуванням хлорофілами синглетного кисню, який генерується при насиченні електронного фотосинтетичного ланцюга (Foyer et al., 1994). Було показано високу ефективність зеаксантину щодо гасіння АФК (Lim, Nagao, Terao, Tanaka, Suzuki, Takama 1992; Siewiesiuk, Matula, Gruszecki, 1997).

Добре відомо, що ліпіди є невід'ємними компонентами тілакоїдних мембран і відіграють визначальну роль при фотосинтезі. Рослинні тілакоїдні мембрани містять в основному нефосфорвмісні гліколіпіди, такі як небішаровий моногалактозилдіацилгліцерол (МГДГ) і бішаровий дигалактозилдіацилгліцерол (ДГДГ) (Webb, Green, 1991; Lee, 2000). Ці ліпіди сприяють агрегації та стиковці тілакоїдів (Menikh, Fragata, 1993; Hinch, 2003). Крім того, в тілакоїдних мембранах міститься аніонний сульфоліпід – сульфохіновазілдіацилгліцерол (СХДГ) з похідною сульфонові кислоти. 50–60% полярних ліпідів фотосинтетичних мембран представлені МГДГ і 20–25% – ДГДГ. Аніонний гліколіпід – СХДГ – складає від 8 до 24% серед чотирьох основних ліпідів хлоропластів і містить значну кількість жирних кислот з високою температурою плавлення (Kenrick, Bishop 1986; Murata, Siegenthaler 1998; Joyard et al., 1998). Він характеризується безпосереднім з'єднанням глікозидного карбону з сіркою ($C-SO_3^-$). Сульфонові кислоти цього типу є хімічно стабільними й сильними кислотами в широкому діапазоні рН (Barber, Gounaris, 1986).

Вивчення основних D1 пептидів встановило, що в них молекули МГДГ, ФГ і СХДГ пов'язані в молярній пропорції 1:3:17. Ізольовані світлозбиральні комплекси (СЗК) містять у зв'язаній формі три молекули МГДГ, одну молекулу ДГДГ, одну молекулу ФГ і одну молекулу лютеїну. Наявні тут також менше однієї молекули СХДГ, в-каротину, неоксантину й віолаксантину. На відміну від ліпідів тілакоїдних мембран ліпіди, зв'язані з білками, характеризуються високим рівнем насиченості їхніх жирних кислот (ЖК) (Gasser et al., 1999). Крім того, для діяльності віолаксантин де-епоксидази (ВДЕ) – водорозчинного ферменту, локалізованого в люмені тілакоїду (Hager, Holocher, 1994), необхідна присутність основного гліколіпиду тілакоїдів МГДГ (Siefertmann, Yamamoto, 1975; Yamamoto, Higashi, 1978). Активність ВДЕ за присутності МГДГ зростає в чотири рази порівняно з іншим гліколіпідом ДГДГ і до 38 разів, аніж за наявності інших тілакоїдних ліпідів (Rockholm, Yamamoto, 1996).

Deschampsia antarctica Desv. (*Poaceae*) є єдиним представником *Gramineae*, що росте в Антарктиді, де її поширення обмежується Антарктичним півостровом і межуючими з ним островами. Було встановлено, що *D. antarctica* має високий рівень активності СОД і АРХ у порівнянні з іншими рослинами. Аналіз пігментів показав, що ксантофіловий цикл активний у цій рослині. Було запропоновано, що фотохімічне гасіння, й зокрема високий рівень антиоксидантів, допомагає *D. antarctica* протистояти фотоінгібуванню. Відносно високий антиоксидантний потенціал *D. antarctica* може бути визначальним для виживання в суворих умовах навколишнього середовища Антарктики (Рйєз-Торрес *et al.*, 2004).

Беручи до уваги, що окислювальний стрес є основним чинником УФ-В опромінення, ми вважаємо за доцільне вивчення антиоксидантного індексу і гліколіпідного складу рослин *Deschampsia* також і за дії H_2O_2 . З цією метою ми інтродукували рослини *D. antarctica*, які були привезені з Антарктики в умови помірного клімату Європи, та досліджували реакції рослин на дію УФ-В опромінення й оксидного стресу, викликаного обприскуванням листя H_2O_2 . Для порівняльного аналізу адаптивних реакцій ми досліджували також рослини *D. Caespitosa* – типового представника екосистем українських Карпат.

Матеріали та методи

Досліджувались рослини *D. Antarctica*, привезені з Антарктики, і *D. caespitosa* (віком 30 днів). Контрольні рослини вирощували під дією ламп денного світла при 16-годинному фотоперіоді. Дослідні рослини, вирощені за тих самих умов, були опромінені УФ-В протягом 20 годин (експозиція 5-разова, по 4 год. у світловий період). Для опромінення рослин було використано УФ-В лампу з фільтром поглинання (TL 20Вт/12RS (Philips)). Біологічна ефективність ультрафіолетової радіації (УФ-ВВЕ) становила $6,17 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Відстань до джерела світла становила 10 см. Окислювальний стрес було викликано обприскуванням рослин H_2O_2 ($500 \mu\text{M}$ протягом 4 годин).

Вміст пігментів у листках визначали за загальноприйнятою методикою (Arnon, 1949). Вміст каротиноїдів визначали за допомогою методу ТШХ (Merzlyak, 1978) у нашій модифікації. Полярні ліпіди були виділені відповідно до L. Zill та E. Harmon (Zill, Harmon, 1962) у модифікації Г. Яковенко та А. Міхно (Yakovenko, Mihno, 1971). Гліколіпіди були розділені за допомогою ТШХ. МГДГ і ДГДГ були визначені денситометрично з використанням стандартів (Yamamoto, 1980). СХДГ визначали за методом E. Kean (Kean, 1968).

Результати та їх обговорення

Наші дослідження, виконані на рослинах *D. antarctica*, встановили, що вплив УФ-В опромінювання спричинив суттєві зміни основного пігменту – хлорофілу *a* та більшості каротиноїдів (за винятком віолаксантину) (рис. 1). Вміст хлорофілу *a* зростав на 30,6%, хлорофілу *b* – на 24,4%, вміст каротиноїдів збільшувався до 20%. Найбільш суттєвою серед інших каротиноїдів виявилась акумуляція в-каротину (82%). За інформацією, наявною в літературі, відомо, що УФ-В опромінення спричиняє деструкцію загального вмісту хлорофілів у рослин *Sinapis alba*, *Capsicum frutescens*, *Phaseolus vulgaris* та *Spinacia oleracea*. Деструкція їх вмісту варіювала від 24% до 40% у *S. oleracea*. При цьому для п'яти сортів *L. sativa* була характерною акумуляція вмісту хлорофілів майже вдвічі відносно контролю. У рослинах, в яких встановили зменшення вмісту хлорофілів, виявлено й зміну співвідношення між хлорофілами *a:b*, для чотирьох із п'яти видів було показано його зменшення. Для жодного з видів, що відзначались акумуляцією цього показника, зміни співвідношення хлорофілів не встановлено (Smith, Burritt, Bannister, 2000). Аналогічні дані були отримані на сої (*Glycine Max*), опроміненої УФ-В: акумуляцію хлорофілів і каротиноїдів було виявлено в одному з

двох сортів (Middleton, Teramura, 1993). Загальний вміст каротиноїдів зрілого листя винограду виявився меншим від лози, що вирощувалась при застосуванні фільтрів УФ-В (Steel, Keller, 2000). Таким чином, наші дані не суперечать інформації, наведеній у літературі.

Ліпідний склад характеризувався накопиченням триацилгліцеролів (ТАГ), але інтенсивність їх акумуляції знизилася під час репарації рослин (рис. 2а). Вміст моноацилгліцеролів (МАГ) та діацилгліцеролів (ДАГ) (які є проміжними продуктами синтезу ТАГ) варіював в залежності від кількості ТАГ. Вміст стеролів зростав тільки після 24 годин після незначного падіння (на 70,1% у порівнянні зі вмістом після опромінення). Що стосується гліколіпідів, виявлена лише незначне накопичення СХДГ (рис. 2б).

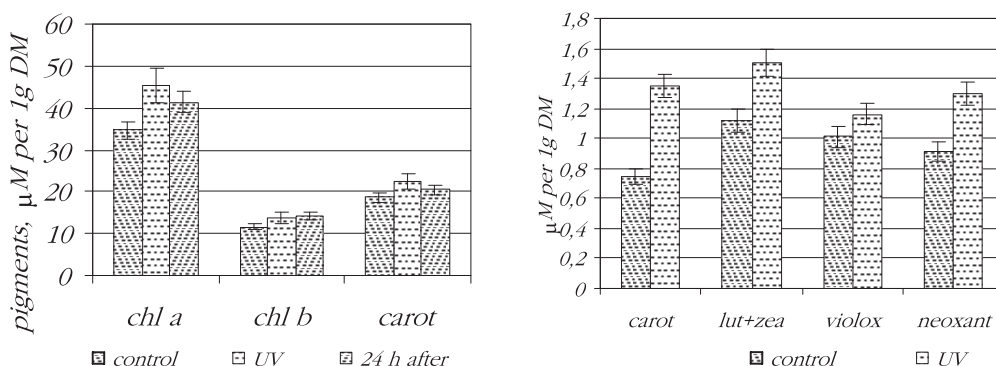


Рис. 1. Вміст пігментів у листках рослин *D. Antarctica* опроміненних УФ-В (chl – хлорофіл, cars – каротиноїди, carot – в-каротин, lut+zea – лютеїн+зеаксантин, violox – віолоксантин, неохант – неоксантин).

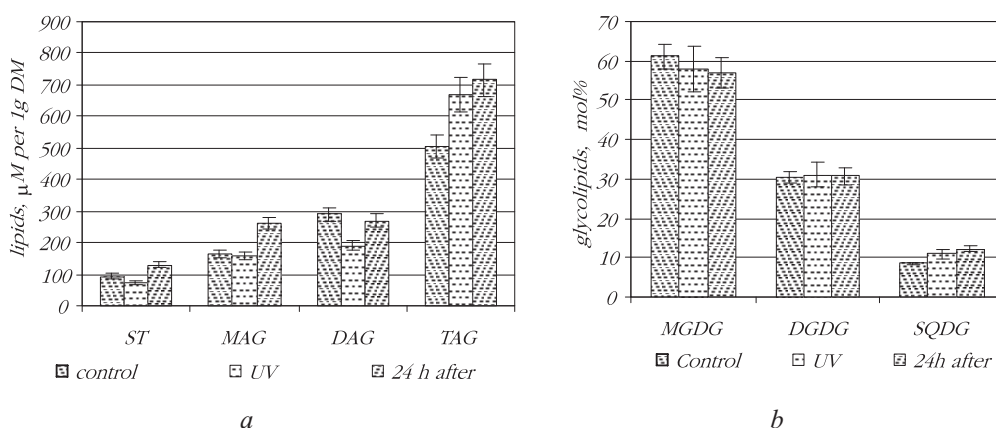


Рис. 2. Склад нейтральних (а) та полярних (б) ліпідів листків рослин *D. Antarctica*, опроміненних УФ-В.

Обробка листків H_2O_2 призводила до неістотного зниження активності СОД у рослинах обох видів (Таран, Бацманова, Оканенко, 2007). Пігментний склад характеризувався збільшенням вмісту хлорофілу *a* у листках обох видів і каротиноїдів у рослинах *D. Antarctica* (рис. 3а, б). Що стосується складу гліколіпідів (рис. 4а), відзначено стабільний вміст галактоліпідів, незначну акумуляцію СХДГ у рослинах *D. antarctica* та зменшення кількості МГДГ у листках *D. Caespitosa* (рис. 4б).

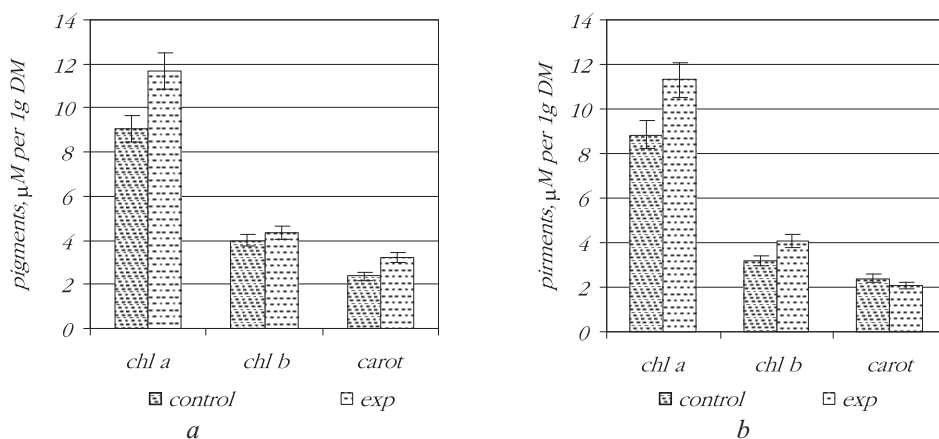


Рис. 3. Вміст пігментів у листках рослин *D. Antarctica* (а) та *D. caespitosa* (б), оброблених H_2O_2 (chl – хлорофіл, cars – каротиноїди).

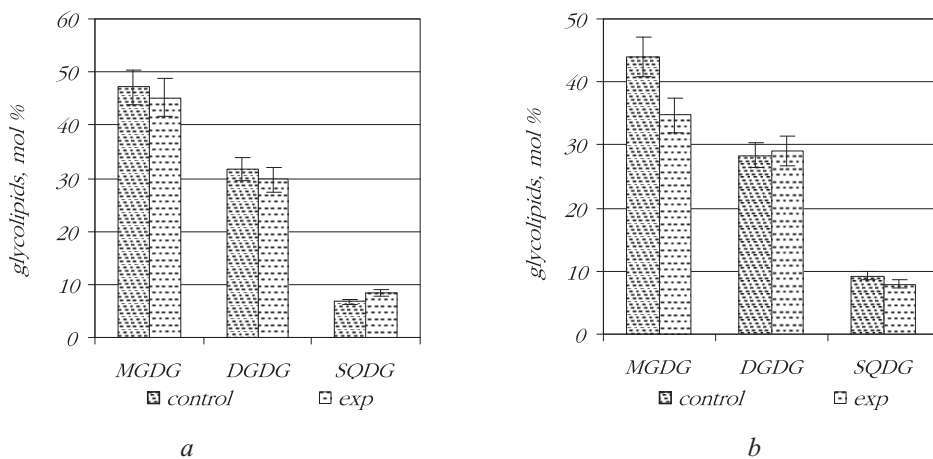


Рис. 4. Склад полярних ліпідів листків рослин *D. Antarctica* (а) та *D. caespitosa* (б), оброблених H_2O_2 .

Таким чином, як опромінення рослин УФ-В, так і обробка H_2O_2 викликали аналогічні зміни у вмісті пігментів рослин *D. antarctica*. При цьому в листках *D. caespitosa* виявлено лише акумуляцію хлорофілу *b* на фоні стабільного вмісту каротиноїдів. Трансформації вмісту гліколіпідів були незначні в листках *D. antarctica*, а деградація МГДГ була більш суттєвою в рослинах *D. caespitosa*.

Отримані нами дані схожі з результатами С.Ф. Musil з колегами (Musil, Chimphango, Dakora, 2007). За їх даними, зміни вмісту хлорофілів *a*, *b* та каротиноїдів за умов дії УФ-В опромінення залежать від виду рослин. Основною тенденцією змін було зниження хлорофілів у дослідних рослинах, але в деяких видах рослин виявлено й їх накопичення. Наприклад, у *Leucadendron laureolum* вміст хлорофілу *a* зростав на 17,8%, хлорофілу *b* – на 101,9%, у рослин *Phyllica pubescens* кількість хлорофілу *a* зросла на 27,2%, хлорофілу *b* – на 30,8%, каротиноїдів – на 18,9%.

Що стосується основних тенденцій змін ліпідного складу, то в літературі представлені лічені дані, які свідчать, що окисл процеси, спричинювані високою концентрацією озону, призводять до втрат пігментів і ліпідів (в основному МГДГ та інколи ДГДГ). При цьому відзначено невелике збільшення малонового діальдегіду (МДА), ТАГ і ДАГ (Sakaki, 1998). Тим не менше вміст аніонних ліпідів (СХДГ і фосфатидилінозитулу) у листах шпинату був стабільний протягом періоду дії озону. Аналогічні зміни ліпідного складу спостерігалися також у деяких видів рослин, зокрема, в листках бобів, де відбувалось відносно збільшення кількості СХДГ. Оскільки обидва галактоліпіди були значно зруйновані дією озону, вміст СХДГ, виражений моль% від загальної кількості гліколіпідів, збільшувався залежно від виду до 45 моль% (Sakaki in., 1985, 1994).

Щодо тлумачення цих змін слід зазначити, що молекули СХДГ у фотосинтезуючих тканинах стабілізують F-АТФ-азу, захищають і стабілізують D1/D2 димери і СЗКП (Livn and Racker, 1969, Pick et al., 1985). Взаємодія СХДГ та білка Rieske в структурі *cyt b6/f* також дуже важлива (De Vitry et al., 2004). Це підтверджують дані про те, що в області, обмеженій ендогенними сульфоліпідами, білок Rieske і спіраль *cyt f* відіграють у контролі синтезу *cyt f* особливу роль. Отож ймовірно СХДГ бере участь у синтезі *cyt f* так само, як і в синтезі D1. Тому виникає питання, чи аналогічний механізм лежить в основі ролі СХДГ у сполученні обох субодиниць (De Vitry et al., 2004). Фотоінгібування, що виникає за дії стресу, спричиняє деградацію і розщеплення білка D1 реакційного центру ФСII (Kettunen, Tuystjarvi, Aro, 1996).

СХДГ, локалізований на поверхні нативного гетеродимера D1/D2 (Vijayan et al. 1998), забезпечує взаємодію мономерів у вигляді димеру (de Kruijff et al., 1998) та стабілізує його в умовах дії несприятливих факторів навколишнього середовища.

Значне збільшення загальної фракції ліпідів та зниження вільних стеролів (ВС) було зареєстроване в рослині тютюну за дії озону. Встановлено також істотне скорочення усіх чотирьох основних ВС (кампастеролу, холестеролу, ситостеролу і стігмастеролу). При цьому виявлено найбільшу деструкцію вмісту стігмастеролу (до 2,8 раза) порівняно із вмістом усіх трьох інших стеролів (Trevathan, Moore, Orcutt, 1979). Скорочення кількості ВС і зростання стиролглікозидів (СГ) та ацилстеролглікозидів (АСГ) виявлено в листках бобів (Tomlinson, Rich, 1973; Spotts et al., 1975; Trevathan et al., 1979; Whitaker et al., 1990). Тому зроблено висновок, що озон стимулює глікозилювання й подальше ацилювання стеролів за дії високого стресового навантаження. Таким чином, озон стимулює продукування вільних жирних кислот (ВЖК) з галактоліпідів; ацилювання СГ ймовірно відіграє роль нейтралізатора ВЖК у клітинах листка, що супроводжується синтезом ТГ. Це підтверджує зростання основних видів жирних кислот (ЖК) в АСГ за дії озону, які містять 18:3 ЖК і є преобладаючими ЖК у складі галактоліпідів (Tomlinson, Rich, 1973). Результати, отримані в експериментах з рослинами шпинату (*Spinacia oleracea* L., cv New Asia), при обробці їх озоном також показали значне скорочення кількості галактоліпідів, що супроводжувалось збільшенням ТГ без відповідних змін у кількості вільних ЖК (Sakaki et al., 1985). Конституційні ЖК галактоліпідів, особливо МГДГ, значною мірою зв'язуються ТГ. Автори припустили, що 1,2-ДГ, вивільнені з МГДГ, є безпосередніми попередниками ТГ, синтезованих в оброблених озоном листках шпинату. Це припущення спирається на те, що 16:3 ЖК, специфічні для МГДГ, були включені в 1,2-ДГ таким же чином, як і ТГ. Розподіл молекулярних видів ЖК ТГ, акумульованих у шпинаті (*Spinacia oleracea* L.) за дії озону, було подібне до такого ж в МГДГ. Аналіз позиційного розподілу жирних кислот у МГДГ і накопичення ТГ за допомогою ферментативного гідролізу

показали, що гексодекатрієнова ЖК (16:3) обмежувалась розташуванням у положенні *sn*-2 гліцерину як в МГДГ, так і в ТГ, тоді як α -ліноленова ЖК (18:3) містилась переважно в *sn*-1 позиції в МГДГ, а *sn*-1 і/або *sn*-3 – у позиціях в ТГ, і це дозволило припустити, що 1,2-ДАГ фрагменти МГДГ є безпосереднім попередником ТГ. Подальший аналіз показав, що зростання ТГ при фумігації листків озоном складало приблизно рівні молярні співвідношення *sn*-1,3-18:3-2-16:3 та *sn*-1,2,3-18:3. Оскільки молекулярні види МГДГ у листах шпинату складаються з аналогічних молярних співвідношень *sn*-1-18:3-2-16:3 та *sn*-1,2-18:3, було зроблено висновок, що МГДГ здатний до перетворення в 1,2-ДАГ і 18:3 ЖК, що утилізуються в ТГ (Sakaki et al., 1990). Аналогічні результати було представлено в подальших роботах (Sakaki, Tanaka, Yamada, 1994). Аналіз восьми видів ліпідів листків після обробки озоном виявив зниження вмісту МГДГ і накопичення ТГ в усіх рослинах, однак ступінь змін варіював залежно від виду рослин. Етерифікації ЖК до ТАГ підлягала в основному α -ліноленова (18:3) в 18:3 рослинах і гексодекатрієнова кислоти (16:3) в 18:3 та 16:3 рослинах, зазвичай етерифікованих до МГДГ у відповідних груп рослин. Тому МГДГ ймовірно метаболізується до ТГ через ВЖК та ДГ в усіх типах рослин у відповідь на дію озону.

Таким чином, наші результати подібні до основних даних, наявних в літературі, і ми можемо зробити висновок, що вплив УФ-В опромінення та окислювального стресу, індукованого H₂O₂, викликають в рослинах аналогічні зміни. Крім того, деструкція МГДГ була більш істотною в рослинах *D. caespitosa* на відміну від рослин *D. antarctica*.

References

- Arnon D.** Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in Beta Vulgaris. Plant Physiol., 1949, **24**, N1: 1–15.
- Barber J., Gounaris K.** What role does sulpholipid play within the thylakoid membrane? Photosynth Res., 1986, **9**, N1-2: 239–249.
- de Kruijff B., Pilon R., van't Hof R., Demel R.** Lipids in photosynthesis: structure, function and genetics. Advances in photosynthesis 6, Siegenthaler P.-A., Murata N., eds., 1998, Kluwer Academic Publisher, the Netherlands: 191–208.
- De Vitry C., Ouyang Y., Finazzi G. et al.** The chloroplast Rieske iron-sulfur protein at the crossroad of electron transport and signal transduction. – The Journal of Biological Chemistry, 2004, **279**, N43: 44621–44627.
- Edge R., McGarvey D.J., Truscott T.G.** The carotenoids as antioxidants. J. Photochem Photobiol B: Biol., 1997, **41**, N3: 189–200.
- Foyer C.H., Lelandais M., Kunert K.J.** Photooxidative stress in plants. Physiol. Plant., 1994, **92**, N4: 696–717.
- Gasser A., Raddatz S., Radunz A., Schmid G.H.** Comparative immunological and chemical analysis of lipids and carotenoids of the D1-peptide and of the light-harvesting-complex of photosystem II of *Nicotiana tabacum*. Z. Naturforsch., 1999, **54c** N3/4: 199–208.
- Hager A.** Lichtbedingte pH-Erniedrigung in einem Chloroplasten-Kompartiment als Ursache der enzymatischen Violaxanthin-Zeaxanthin-Umwandlungen; Beziehungen zur Photophosphorylierung, Planta, 1969, **89**, N3: 224–243.
- Hager A., Holocher K.** Localisation of the xanthophyll-cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase within the thylakoid lumen and abolition of this mobility by a (light-dependent) pH decrease, Planta, 1994, **192**, N4: 581–589.
- Hideg Ľ., Barta C., Kólai T. et al.** Detection of singlet oxygen and superoxide with fluorescent sensors in leaves under stress by photoinhibition or UV radiation. Plant and Cell Physiology, 2002, **43**, N10: 1154–1164.
- Hincha D.K.** Effects of calcium-induced aggregation on the physical stability of liposomes containing plant glycolipids. Biochim. Biophys. Acta, 2003, **1611**, N1-2: 180–186.

Joyard J., Mareshal E., Miege C. et al. Structure, distribution and biosynthesis of glycerolipids from higher plant chloroplasts. In: Siegenthaler PA and Murata N (eds) Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics. Advances in Photosynthesis, 1998, **6**, pp. 21–52. Kluwer Acad Publ., Dordrecht.

Kean E.L. Rapid sensitive spectrophotometric method for quantitative determination of sulfatides. Journal of Lipid Research., 1968, **9**, N3: 314–327.

Kenrick J., Bishop D. The fatty acid composition of phosphatidylglycerol and sulfoquinovosyl diacylglycerol of higher plants in relation to chilling sensitivity. Plant Physiology, 1986, **81**, N4: 946–948.

Kettunen R., Tyystjarvi E., Aro E.M. Degradation pattern of photosystem II reaction center protein D1 in intact leaves. The major photoinhibition-induced cleavage site in D1 polypeptide is located amino terminally of the DE loop. Plant Physiol., 1996, **111**, N4: 1183–90.

Lee A.G. Membrane lipids: it's only a phase. Current Biology, 2000, **10**, N10: R377–R379.

Lim B.P., Nagao A., Terao J., Tanaka K. et al. Antioxidant activity of xanthophylls on peroxy radical-mediated phospholipid peroxidation. Biochim. Biophys. Acta, 1992, **1126**, N2: 178–184.

Livn A., Packer E. Partial resolution of the enzymes catalyzing photophosphorylation. V. Interaction of coupling factor I from chloroplasts with ribonucleic acid and lipids. J of Biol Chem., 1969, **244**, N5: 1332–1338.

Madronich S., McKenzie R.L., Bjorn L.O., Caldwell M.M. Changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface. J. Photochem Photobiol B Biol, 1998, **46**, N1: 5–19.

Menikh A., Fragata M. Fourier transform infrared spectroscopic study of ion binding and intramolecular interactions in the polar head of digalactosyldiacylglycerol. Eur Biophys J., 1993, **22**, N4: 249–258.

Merzlyak M.N. Densimetric determination of carotenoids in plants in thin layers of “Silufol” plates. Nauchnye doclady Vyshey shkoly. Biologicheskije nauki, 1978, **1**: 134–138. [in Russ.]

Middleton E.M., Teramura A.H. The Role of Flavonol Glycosides and Carotenoids in Protecting Soybean from Ultraviolet-B Damage. Plant Physiol., 1993, **103**, N3: 741–752.

Murata N., Siegenthaler P.A. Lipids in photosynthesis: an overview. In: Siegenthaler PA and Murata N (eds) Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics. Advances in Photosynthesis, 1998, **6**, pp. 3–20. Kluwer Acad Publ, Dordrecht.

Musil C.F., Chiphango S.B.M., Dakora F.D. Effects of elevated ultraviolet-B radiation on native and cultivated plants of Southern Africa. Annals of Botany, 2002, **90**, N1: 127–137.

Noctor G., Foyer C.H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1998, **49**: 249–279.

Palozza P., Krinsky N.L. Antioxidant effects of carotenoids in vivo and in vitro: an overview. Methods in Enzymology, 1992, **213**: 403–420.

Pérez-Torres E., Garcha A., Dinamarca J. et al. The role of photochemical quenching and antioxidants in photoprotection of *Deschampsia antarctica*. Functional Plant Biology, 2004, **31**, N7: 731–741.

Pick U., Gounaris K., Weiss M. et al. Tightly bound sulfolipids in chloroplast CF₀-CF₁. Biochim Biophys Acta, 1985, **808**, N3: 415–420.

Rockholm D.C., Yamamoto H.Y. Violaxanthin deepoxidase. Purification of a 43-Kilodalton Lumenal Protein from Lettuce by Lipid-Affinity Precipitation with Monogalactosyl-diacylglyceride. Plant Physiol. 1996, **110**, N2: 697–703.

Sakaki T. Responses of plant metabolism to air pollution and global change. De Kok LJ and Stulen I (eds), 1998, Backhuys Publishers, The Netherlands: 117–129.

Sakaki T., Ohnishi J., Kondo N. et al. Polar and neutral lipid changes in spinach leaves with ozone fumigation: triacylglycerol synthesis from polar lipids. Plant Cell Physiol., 1985, **26**, N2: 253–262.

Sakaki T., Saito K., Kawaguchi A. et al. Conversion of monogalactosyl-diacylglycerols to triacylglycerols in ozone-fumigated spinach leaves. *Plant Physiol.*, 1990, 94, N2: 766–772.

Sakaki T., Tanaka K., Yamada M. General metabolic changes in leaf lipids in response to ozone. *Plant Cell Physiol.*, 1994, 35, N1: 53–62.

Siefermann D., Yamamoto H.Y. Light-induced deepoxidation of violaxanthin in lettuce chloroplasts. IV. The effects of electron-transport conditions on violaxanthin availability, *Biochim. Biophys. Acta*, 1975, 387, N1: 149–158.

Sielewiesiuk J., Matula M., Gruszecki W.I. Photo-oxidation of chlorophyll *a* in digalactosyldiacyl-glycerol liposomes containing xanthophyll pigments: indication of a special photoprotective ability of zeaxanthin. *Cell Mol Biol Lett.* 1997;2, N: 59–68.

Smith J.L., Burritt D.J., Bannister P. Shoot dry weight, chlorophyll and UV-B-absorbing compounds as indicators of a plant's sensitivity to UV-B radiation. *Annals of Botany*, 2000, 86, N6: 1057±1063.

Spotts R.A., Lukezic F.L., Lacasse L. The effect of benzimidazole, cholesterol, and a steroid inhibitor on leaf sterols and ozone resistance of bean. *Phytopathology*, 1975, 65, N1: 45–49.

Steel C.C., Keller M. Influence of UV-B irradiation on the carotenoid content of *Vitis vinifera* tissues. *Biochemical Society Transactions*, 2000, 28, part 6: 883–885.

Taran N.Y., Batsmanova L.M., Okanenko A.A. Adaptive reactions of *Deschampsia antarctica* Desv. which grew in Antarctic conditions under oxidation stress action. *Ukr. Bot. Journ.*, 2007, 64, N2: 279–289 [in Ukrainian]. [Таран Н.Ю., Бацманова Л.М., Оканенко О.А. Адаптаційні реакції *Deschampsia antarctica* Desv. за умов Антарктики на дію оксидного стресу. *Укр. Ботан. журн.* 2007, 64, №2: 279-289.]

Tomlinson H., Rich. 1973. Anti-senescent compounds reduce injury and steroid changes in ozonated leaves and their chloroplasts. *Phytopathology* 63, N7: 903–906.

Trevathan L.E., Moore L.D., Orcutt D.M. Symptom expression and free sterol and fatty acid composition of flue-cured tobacco plants exposed to ozone. *Phytopathology*, 1979, 69, N6: 582–585.

UNEP (1998). Environmental effects of ozone depletion: 1998 Assessment: 1–209.

Vijayan P., Routaboul J.-M., Browse J. Lipids in photosynthesis: structure, function and genetics. *Advances in photosynthesis 6*, Siegenthaler P.-A., Murata N., eds. 1998, Kluwer Academic Publisher, the Netherlands: 263–285.

Webb M.S., Green B.R. Biochemical and biophysical properties of thylakoid acyl lipids. *Biochim. Biophys. Acta*, 1991, 1060, N2, 133–158.

Whitaker B.D., Lee E.H., Rowland R.A. 1990. EDU and ozone protection: Foliar glycerolipids and steryl lipids in snapbean exposed to O₃. *Physiol. Plant.* 80, N2: 286–293.

Xiong F.S., Day T.A. Effect of solar ultraviolet-B radiation during springtime ozone depletion on photosynthesis and biomass production of Antarctic vascular plants. *Plant Physiology*, 2001, 125, N2: 738–751.

Yakovenko G.M., Mihno A.I. Method of isolation and separation lipids and chloroplasts by types. *Fiziol i Biochim kult Rast*, 1971, 3, N6: 651-656. [in Russ.]. Яковенко Г.М., Михно А.И. Методы выделения и разделения по классам липидов хлоропластов растений // *Физиол. и биохим. культ. Растений*, 1971, 3, N6: 651-656.

Yamamoto H. High speed quantitative assay on TLC (HPTLC) plates // *Instrumental HPTLC.* / Ed. W. Bertch & R. Raser. – New York, 1980, 6: 367–384.

Yamamoto H. Y., Higashi R. M. Violaxanthin deepoxidase. Lipid composition and substrate specificity, *Arch. Biochem. Biophys.*, 1978, 190, N2: 514–522.

Zill L., Harmon E. Lipids of photosynthetic tissue. I. Salicylic acid chromatography of the lipids from whole leaves and chloroplasts. *Biochem. Biophys. Acta.*, 1962, 57: 573–575.