



УДК 577.115.3

Содержание жирных кислот и активность десатураз у манжетки городковатой *Alchemilla subcrenata* Buser в зависимости от суточных колебаний температур

М. А. Живетьев, Л. В. Дударева, В. А. Краснобаев,
И. А. Граскова, В. К. Войников

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск
E-mail: nik.19@mail.ru

Аннотация. Изучен жирнокислотный состав тканей листьев манжетки городковатой *Alchemilla subcrenata* Buser. Показаны особенности адаптивных изменений её жирнокислотного состава к колебаниям суточных температур воздуха. Днём наблюдали закономерное увеличение содержания насыщенных, а в ночные и вечерние часы – ненасыщенных жирных кислот. Изучение активности amino-ацильных десатураз *Alchemilla subcrenata* показало, что наибольший вклад в развитие низкотемпературной адаптации у манжетки вносят ω3-, ω6- и ω9-десатуразы, активность которых заметнее всего повышалась при снижении температуры воздуха.

Ключевые слова: ненасыщенные жирные кислоты, насыщенные жирные кислоты, десатуразы, *Alchemilla subcrenata*, адаптация.

Введение

Проблема адаптации растений к низкотемпературному стрессу имеет большое экологическое и сельскохозяйственное значение, так как способность растений адаптироваться к конкретным условиям – один из факторов, определяющих границы ареалов диких видов и возможности их интродукции [4]. Считается, что липиды клеточных мембран играют ключевую роль в процессах адаптации и формирования устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды, прежде всего к холоду. Эта устойчивость коррелирует с содержанием в клеточных мембранах полиненасыщенных жирных кислот (ПННЖК) [1]. Известно, что именно ненасыщенные жирные кислоты (ННЖК) в структуре мембран определяют их текучесть и сохранение жидкостных свойств при низких температурах. В современной модели молекулярного механизма адаптации клеток к гипотермии первичная роль отводится мембранным липидам (в частности, их способности к фазовым переходам в зависимости от температуры окружающей среды) и ферментам десатуразам, катализирующим синтез ННЖК. В соответствии с этой моделью при снижении температуры уменьшается текучесть мембран, что приводит к усиленному синтезу десатураз в клетке, их активации и, как следствие, к уско-

рению синтеза ПННЖК в мембранных липидах [3]. В результате этих процессов текучесть мембран восстанавливается. Таким образом, именно активность десатураз является одним из ключевых моментов адаптации растений к низким температурам [5].

Известно, что у высших растений существуют значительные межвидовые различия по холодоустойчивости. Этим объясняется особый интерес к подробному изучению механизмов низкотемпературной адаптации у растений, произрастающих в суровых климатических условиях. Логично предположить, что анализ жирнокислотного состава суммарных липидов в тканях одного из таких видов – манжетки городковатой – в условиях охлаждающего влияния оз. Байкал, а также оценка активности десатураз при действии низких температур будут способствовать лучшему пониманию их роли в формировании устойчивости растения к данному фактору.

Несмотря на изученность биохимических процессов, обеспечивающих адаптивные изменения липидного состава мембран отдельных видов культурных растений (арабидопсис, табак, кукуруза, соя, рис и др.) при действии низких температур, вопросы устойчивости и липидного метаболизма лекарственных растений остаются малоисследованными. Кроме того, если о химическом составе эфирных масел, алкалоидов, дубильных веществ манжетки име-

ются некоторые сведения, то жирнокислотный состав практически не исследовался. В связи с этим целью нашей работы стало изучение состава ЖК манжетки городковатой и активности ацил-липидных десатураз в зависимости от изменения суточных температурных условий на побережье оз. Байкал.

Материалы и методы

Объектом исследования служили листья манжетки городковатой *Alchemilla subcrenata* Buser, собранных на стационаре СИФИБР на левом берегу р. Выдриной в 600 м от уреза береговой линии оз. Байкал. Образцы для анализа содержания жирных кислот отбирались 14 и 15 октября 2010 г. в различное время суток с интервалом от трёх до шести часов, одновременно замерялась температура атмосферного воздуха. Образцы фиксировали и растирали в жидком азоте до получения гомогенной массы для экстракции липидов. Экстракцию липидов из тканей исследуемых объектов проводили с использованием системы растворителей хлороформ-метанол-вода (2:1:0,8 v/v/v). Для удаления хлороформа из экстракта липидов использовали роторный испаритель RVO-64 (Чехия). Для получения метиловых эфиров жирных кислот к экстракту липидов после удаления растворителя добавляли 1 %-ный метанольный раствор H_2SO_4 и нагревали на водяной бане при 60 °C в течение 30 мин. После охлаждения метиловые эфиры жирных кислот трижды экстрагировали гексаном. Анализ полученных метиловых эфиров жирных кислот проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973N/6890N MSD/DS Agilent Technology (капиллярная колонка HP-INNOWAX (30 мм × 250 мм × 0,50 мкм), градиент температуры: от 100 °C до 150 °C со скоростью 10 °C в мин, от 150 °C до 255 °C со скоростью 3 °C в мин). Для расчёта эквивалентной длины цепи использовали изократический режим, температура колонки 200 °C, газ-носитель – гелий, скорость потока газа 1 мл/мин. Масс-спектрометр – квадруполь, способ ионизации – электронный удар (EI) (энергия ионизации: 70эВ). Для идентификации метиловых эфиров жирных кислот липидов использовали значения индекса удерживания R_f (для стандартных насыщенных и ненасыщенных ЖК) и индекса ECL (эквивалентной длины цепи), а также библиотеку масс-спектров NIST05.

Относительное содержание ЖК определяли в весовых процентах от общего их содержания

в исследуемом образце. Для оценки ненасыщенности ЖК в тканях листьев использовали индекс двойных связей (ИДС):

$$\text{ИДС} = \sum P_j n / 100,$$

где P_j – содержание ННЖК (вес, %), n – количество двойных связей в каждой кислоте. Также использовали коэффициент ненасыщенности жирных кислот (К), как отношение суммы ненасыщенных ЖК к сумме насыщенных.

Активность ацил-липидных $\omega 9$, $\omega 6$ и $\omega 3$ мембранных десатураз, участвующих в биосинтезе олеиновой, линолевой и α -линоленовой кислот, определялась соответственно по уравнениям 1, 2 и 3 [1; 6; 7]:

$$\text{SDR} = (\% \text{ C18:1}) / (\% \text{ C18:0} + \% \text{ C18:1}) \quad (1)$$

$$\text{ODR} = (\% \text{ C18:2} + \% \text{ C18:3}) / (\% \text{ C18:1} + \% \text{ C18:2} + \% \text{ C18:3}) \quad (2)$$

$$\text{LDR} = (\% \text{ C18:3}) / (\% \text{ C18:2} + \% \text{ C18:3}) \quad (3)$$

Все пробы исследовались в трёх повторностях, стандартное отклонение во всех случаях не превышало 0,03 %.

Статистическую обработку проводили с помощью программы Statistica 6.0. Вычисляли линейные коэффициенты корреляции и определяли уровень значимости (p) при $n = 4$.

Результаты

Адаптация к ночной гипотермии у растений происходит в том числе за счёт увеличения ненасыщенности ЖК, содержащихся в мембранах. Были исследованы изменения состава жирных кислот в тканях листа манжетки в течение суток 14–15 октября 2010 г. Учитывая динамику температурного режима, пробы отбирались в 6, 9, 15, 20 и 24 часа.

Согласно графику изменения содержания НЖК и ННЖК в тканях листа в зависимости от суточного хода температур (рис. 1) в целом в тёплое время суток происходит возрастание содержания насыщенных ЖК, особенно сильно выраженное в интервале 9–15 ч.

Соответственно, общее содержание ненасыщенных ЖК, наоборот, максимально вечером, ночью и ранним утром, понижается далее и минимально днём.

Изменения содержания суммы насыщенных и ненасыщенных жирных кислот зависят от колебаний температуры воздуха. В то же время индивидуальная динамика содержания отдельных ННЖК не всегда совпадает с динамикой суммарного содержания.

Пентадекановая кислота C15:0 демонстрирует ожидаемое для насыщенных ЖК увеличение содержания в тёплое время суток и уменьшение в холодные ночные и утренние часы (рис. 2).

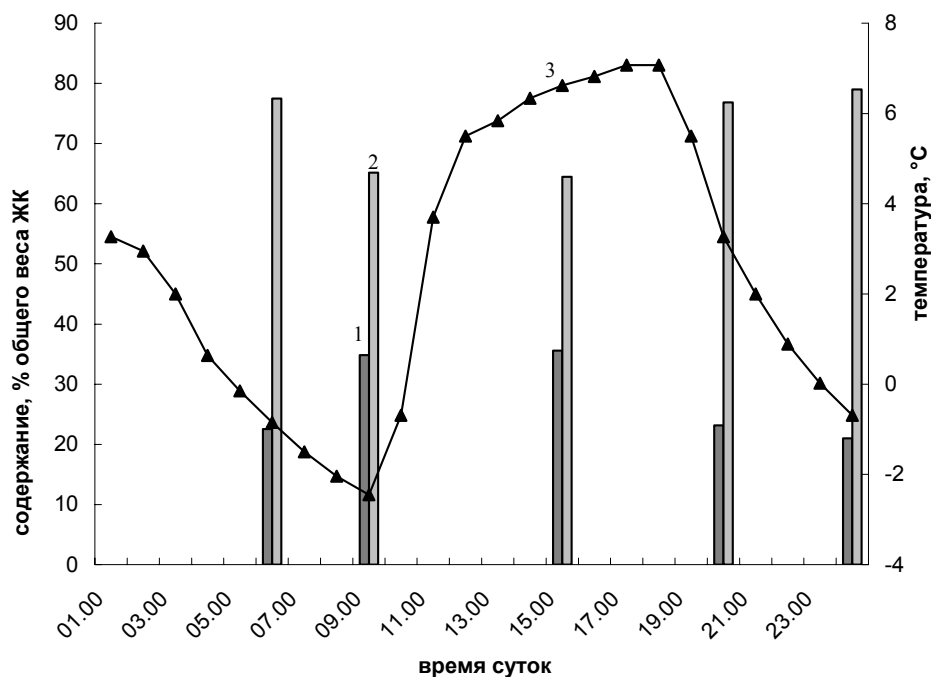


Рис. 1. Изменение содержания насыщенных (1) и ненасыщенных (2) жирных кислот в тканях листа манжетки городковатой, произрастающей на побережье оз. Байкал в зависимости от изменений температуры (3) в течение суток 14–15 октября 2010 г.

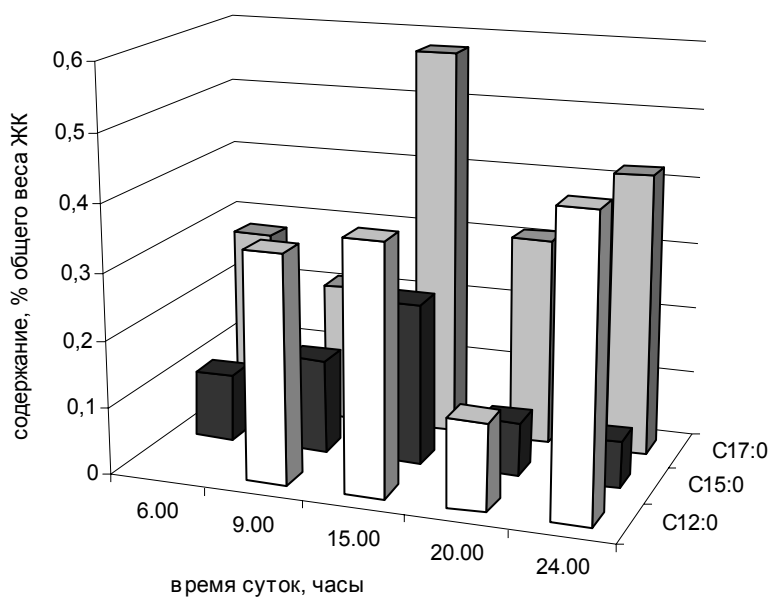


Рис. 2. Содержание насыщенных жирных кислот с длинами цепей в 12, 15 и 17 атомов углерода в тканях листа манжетки городковатой, произрастающей на побережье оз. Байкал, при разных значениях температуры в течение суток 14–15 октября 2010 г. C12:0 – ауриновая; C15:0 – пентадекановая; C17:0 – гептадекановая кислота

Для гептадекановой кислоты (C17:0) также отмечается наибольшее содержание днём, но в ночные часы наблюдается второй, более низкий максимум. НЖК с длиной цепи 12 атомов углерода тоже активно накапливаются в дневное время и особенно сильно к полуночи. Таким образом, увеличивается содержание ко-

роткоцепочечных (C12:0) и среднецепочечных (C17:0) НЖК в листьях манжетки в ответ на экстремальные температуры. Днём это вызывает понижение степени ненасыщенности ЖК, а ночью может быть связано с увеличением общего синтеза ЖК, способных выполнять криопротекторную функцию.

Среди НЖК в листьях манжетки на протяжении всего суточного цикла преобладают кислоты с длиной цепочки 14, 16 и 18 атомов углерода (рис. 3). Доминирует пальмитиновая кислота (C16:0), максимум содержания которой регистрируется днём (21,33 % от общего веса ЖК), к вечеру её содержание достигает суточного минимума (11,82 %), а далее несколько возрастает (13,78 % в полночь и 14,87–15,07 % утром). Такая же динамика наблюдается для НЖК с 14 атомами углерода (миристиновой кислоты): максимум содержания (4,75 %) отмечен в 15 ч, а минимум (1,00 %) – в 20 ч.

Содержание стеариновой кислоты возрастает с начала дня (4,56 % веса ЖК в 9 ч), к 15 ч вырастая до 5,27 %, и уменьшается вечером (3,75) и ночью (3,03±0,03 %), повторяя общую динамику насыщенных ЖК в тканях манжетки. В 6 ч содержание C18:0 сохраняется на низком уровне и составляет 2,97±0,03 %.

Оценивая вклад вышеописанных соединений в общую жирно-кислотную насыщенность, стоит отметить, что содержание суммы НЖК в листьях манжетки максимально в 15 ч, что обеспечивает меньшую текучесть биомембран растительных клеток в тёплое время суток.

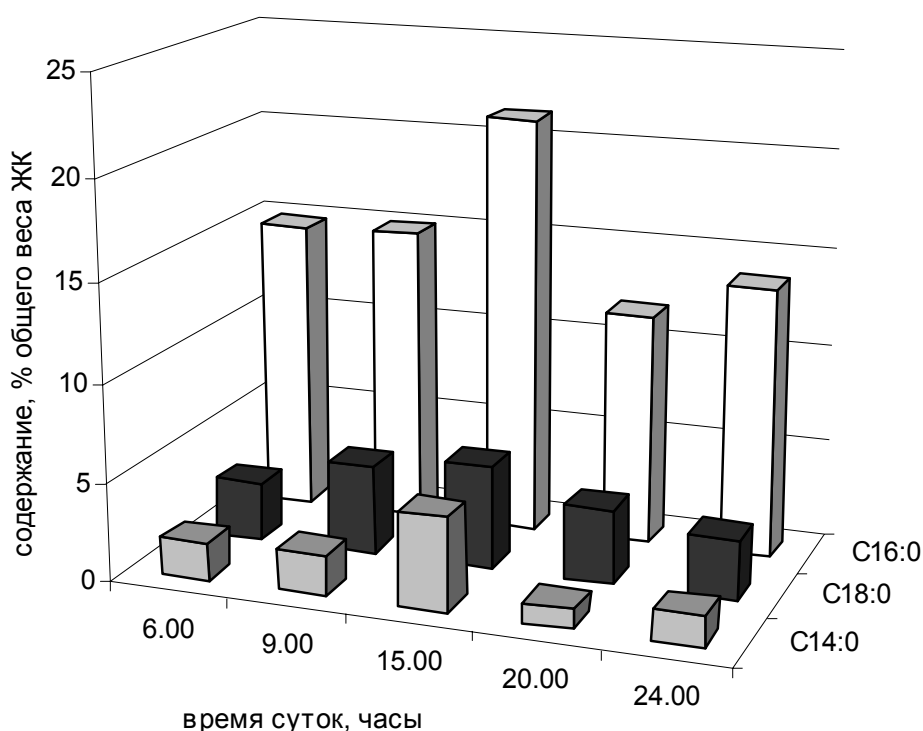


Рис. 3. Содержание насыщенных жирных кислот с длинами цепей 14, 16 и 18 атомов углерода в тканях листа манжетки городковатой, произрастающей на побережье оз. Байкал, при разных значениях температуры в течение суток 14–15 октября 2010 г. C16:0 – пальмитиновая; C18:0 – стеариновая; C14:0 – миристиновая кислота

В вечерние и утренние часы, когда происходят переходы между дневной гипертермией и ночной гипотермией, отмечается заметное увеличение содержания длинноцепочечных НЖК с длиной цепи 20 и 22 атомов углерода – арахидиновой и бегеновой (рис. 4). Такое увеличение вносит заметный вклад в динамику общей степени насыщенности ЖК в этот период. Причём содержание арахидиновой кислоты выше, чем бегеновой в течение всего суточного цикла.

В тканях манжетки обнаружена также НЖК с 23 атомами углерода: лигноцеридиновая (рис. 4). Содержание этой кислоты незначи-

тельно, максимальное значение (0,23 %) регистрируется в дневные часы.

Содержание ненасыщенных ЖК с одной двойной связью (мононенасыщенных жирных кислот – МННЖК) в листьях манжетки относительно невелико (рис. 5). Кроме того, количество ненасыщенных связей сильно влияет на жидкостные свойства липидных мембран растительной клетки при гипотермии, чем, очевидно, и обусловлена ведущая роль ПННЖК в реализации адаптаций к низким температурам [5].

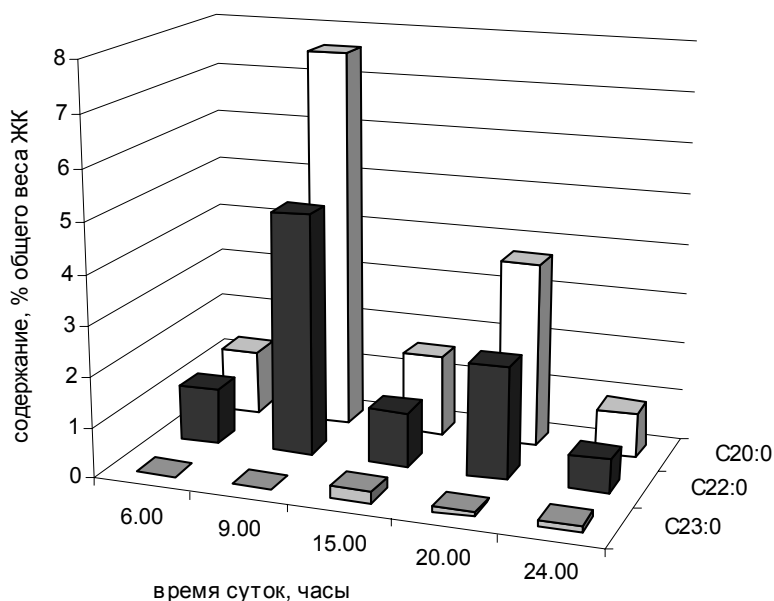


Рис. 4. Содержание насыщенных жирных кислот с длинами цепей 20, 22 и 23 атома углерода в тканях листа манжетки городковатой, произрастающей на побережье оз. Байкал, при разных значениях температуры в течение суток 14–15 октября 2010 г. C20:0 – арахидоновая; C22:0 – бегеновая; C23:0 – лигноцериневая кислота

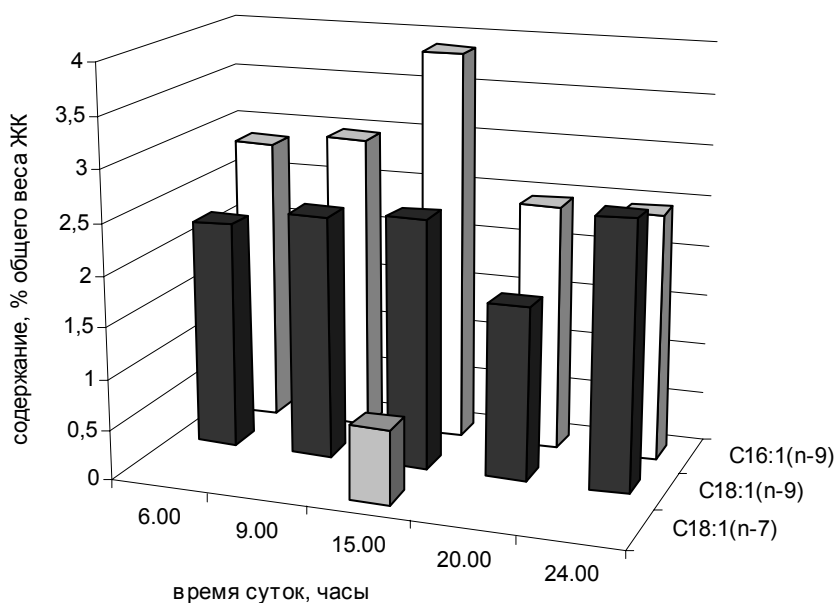


Рис. 5. Содержание жирных кислот с одной двойной связью в молекуле (МННЖК) в тканях листа манжетки городковатой, произрастающей на побережье оз. Байкал, при разных значениях температуры в течение суток 14–15 октября 2010 г. C16:1(n-9) – пальмитолеиновая; C18:1(n-9) – олеиновая; C18:1(n-7) – цис-вакценовая кислота

Цис-вакценовая жирная кислота с длиной углеродной цепи в 18 атомов и двойной связью в седьмом положении обнаружена только в образцах растения, собранных в 15 ч. Её наличия в другое (относительное холодное) время суток в листьях манжетки городковатой не выявлено. Для олеиновой кислоты (C18:1n-9) также пока-

зан максимум содержания в 15 ч (2,46 %), второй максимум (2,64 %) отмечен в 24 ч (см. рис. 5).

Таким образом, выявлен рост содержания жирных кислот с одной двойной связью в тканях листа манжетки городковатой при дневном возрастании температуры, так же как это показано для НЖК. Исключение составила лишь

олеиновая кислота, увеличение содержания которой регистрировали также в 24 ч, что, видимо, связано с её участием в дальнейшем синтезе ПННЖК – линолевой и α -линоленовой. Очевидно, эта кислота, в отличие от других МННЖК, имеет важную роль в гипотермической адаптации тканей манжетки городковатой на побережье Байкала.

Динамика содержания ЖК с двумя и тремя ненасыщенными связями в зависимости от суточных температур продемонстрирована на рис. 6.

Линолевая кислота (C18:2n-6) демонстрирует стабильно высокое содержание в течение суток, максимальные показатели выявлены утром (в 9 ч) и вечером (в 20 ч) – при переходе от гипо- к гипертермии и наоборот.

Чёткая положительная зависимость между содержанием ЖК в тканях манжетки и силой гипотермического воздействия наблюдается только для кислот с тремя ненасыщенными связями (см. рис. 6). Учитывая низкое содержание гексадекатриеновой и преобладание α -линоленовой ЖК в жирнокислотном составе растений, именно последняя имеет главенствующую роль в низкотемпературной адаптации манжетки, как это описано и для других видов [1]. Минимальное содержание линолевой ки-

слоты (C18:2n-6) отмечено в 15 ч, и можно утверждать, что эта кислота также является значимой в процессах гипотермической адаптации манжетки городковатой. Так, если в 20 ч повышается содержание обеих кислот, то в 24 ч и 6 ч содержание линолевой кислоты несколько снижается, тогда как в 9 ч при ещё не прогретом воздухе наблюдается уменьшение содержания α -линоленовой кислоты при заметном повышении содержания линолевой, что может быть обусловлено прогревом листьев солнечными лучами при сохраняющихся относительно низких температурах воздуха.

Индекс двойных связей, учитывающий все ЖК и количество ненасыщенных связей в них, а также простое отношение суммы ненасыщенных ЖК к насыщенным, не учитывающее количество двойных связей в молекулах жирных кислот, показывают повышение степени ненасыщенности жирнокислотного состава тканей манжетки ночью (рис. 7). Результаты, представленные на рис. 8, согласуются с ходом температурных показателей. При этом, если в холодное время суток отмечается повышение содержания триеновых ЖК с 16 и 18 атомами углерода, то в 15 ч регистрируется накопление МННЖК и НЖК с длиной углеродной цепи 16 и 18 атомов углерода.

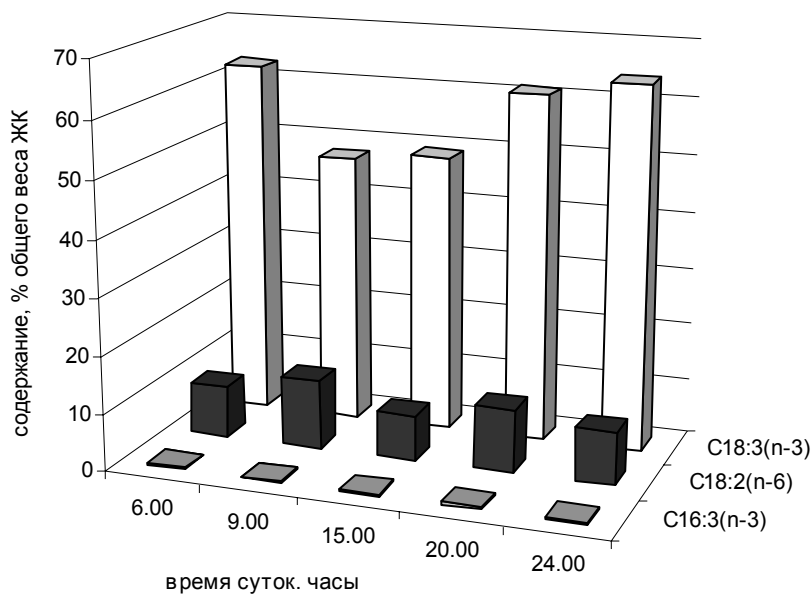


Рис. 6. Содержание жирных кислот с двумя и тремя ненасыщенными связями в молекуле (ПННЖК) в тканях листа манжетки городковатой, произрастающей на побережье оз. Байкал, при разных значениях температуры в течение суток 14–15 октября 2010 г. C18:3(n-3) – α -линоленовая; C18:2(n-6) – линолевая; C16:3(n-3) – гексадекатриеновая кислота

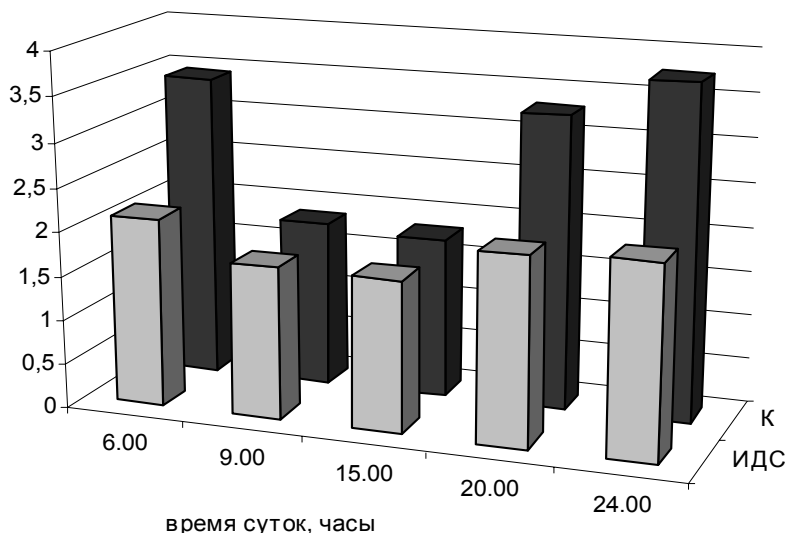


Рис. 7. Значения индекса двойных связей (ИДС) и коэффициента ненасыщенности ЖК (К) в тканях листа манжетки городковатой, произрастающей на побережье оз. Байкал, при разных значениях температуры в течение суток 14–15 октября 2010 г.

Изменение содержания жирных кислот в тканях манжетки городковатой в течение суток позволяет предположить изменение активности соответствующих ферментов, в том числе осуществляющих десатурацию жирных кислот – особенно ключевых для гипотермической адаптации ЖК с длиной цепи 18 атомов углерода.

В связи с этим рассмотрено изменение активности ω 9-, ω 6- и ω 3-десатураз в листьях манжетки. Для этого использовали соответствующие коэффициенты: SDR – стериол-десатуразное от-

ношение, ODR – олеил-десатуразное отношение и LDR – линолеил-десатуразное отношение, соответственно отражающих активность ω 9-, ω 6- и ω 3-десатураз (см. рис. 8).

Активность ω 9-десатуразы была максимальной (0,47) в 24 ч. Этому соответствует интенсивное образование олеиновой кислоты C18:1(n-9). Активность фермента остаётся высокой на протяжении холодного времени суток до 6 ч (0,43) и начинает снижаться только к 9 ч, когда воздух начинает прогреваться (см. рис. 8).

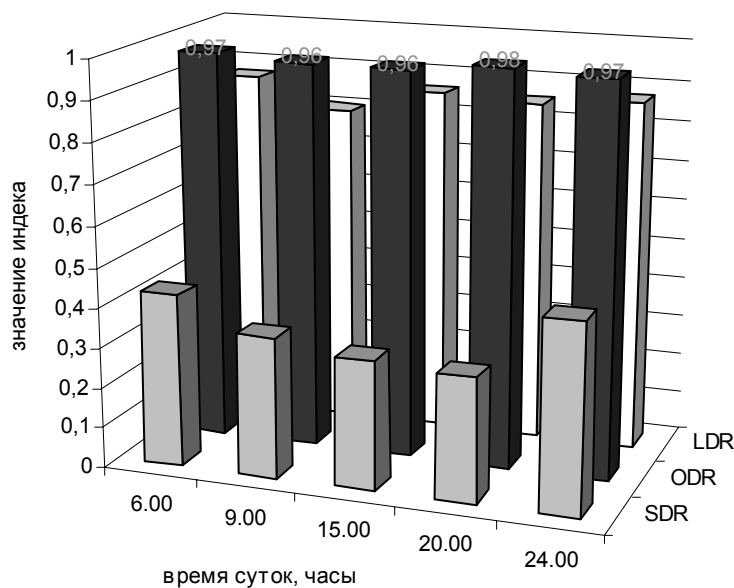


Рис. 8. Индексы SDR, ODR и LDR, отражающие соответственно активность ω 9-, ω 6- и ω 3-десатураз в тканях листа манжетки городковатой, произрастающей на побережье оз. Байкал, при разных значениях температуры в течение суток 14–15 октября 2010 г.

Максимальной стабильностью характеризуется, по нашим наблюдениям, $\omega 6$ -десатуразная активность.

Активность $\omega 3$ -десатуразы минимальна в 9 ч (0,80), возрастает к 15 ч (0,86), несколько снижается к 20 ч (0,85) и вновь возрастает ночью, достигая суточных максимумов (0,87) в полночь и в 6 ч.

Таким образом, продемонстрированные здесь особенности изменения активности десатураз при адаптации манжетки городковатой к колебаниям температуры в течение суток на побережье Байкала позволили выявить, что для данного вида наибольший вклад в суточное изменение насыщенности ЖК вносят $\omega 9$ - и $\omega 3$ -десатураза, а активность $\omega 6$ -десатуразы остаётся стабильной в течение суток. Изменения активности десатураз согласуются с показанными

нами существенными изменениями жирнокислотного состава в листьях манжетки городковатой в течение суток.

Зависимость содержания жирных кислот и активности десатураз от температуры воздуха исследовалась с использованием корреляционного анализа (табл. 1; 2).

Результаты анализа подтверждают, что при ночном понижении температур воздуха на Байкале жирнокислотная адаптация у манжетки городковатой происходит в первую очередь за счёт увеличения содержания α -линоленовой ПНЖК ($p = 0,08$), увеличения активности $\omega 9$ ацил-липидной десатуразы ($p = 0,1$) и уменьшения содержания стеариновой кислоты ($p = 0,03$), которая, по-видимому, расходуется на синтез олеиновой и других ННЖК.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции между содержанием жирных кислот в тканях листа манжетки городковатой и температурой воздуха на побережье оз. Байкал в середине октября 2010 г.

Группы жирных кислот		Количество двойных связей			
		0	1	2	3
Длина углеродной цепи молекулы	12	0,277 $p = 0,723$	–	–	–
	14	0,713 $p = 0,287$	–	–	–
	15	0,817 $p = 0,183$	–	–	–
	16	0,650 $p = 0,350$	0,733 $p = 0,267$	–	-0,504 $p = 0,496$
	17	0,692 $p = 0,308$	–	–	–
	18	0,975 $p = 0,025$	-0,172 $p = 0,829$	-0,277 $p = 0,724$	-0,917 $p = 0,083$
	20	-0,400 $p = 0,599$	-0,518 $p = 0,482$	–	–
	21	0,854 $p = 0,146$	–	–	–
	22	0,347 $p = 0,653$	0,753 $p = 0,247$	–	–
	23	0,802 $p = 0,198$	–	–	–
Все НЖК и ННЖК		0,8891 $p = 0,111$	-0,8893 $p = 0,111$		

Таблица 2

Коэффициенты корреляции индекса двойных связей ИДС, коэффициента ненасыщенности К, индексов SDR, ODR и LDR с температурой воздуха в середине октября

Показатели	Коэффициенты корреляции
ИДС	-0,8855 , $p = 0,114$
К	-0,9068 , $p = 0,093$
SDR	-0,8795 , $p = 0,121$
ODR	-0,3828, $p = 0,617$
LDR	-0,6722, $p = 0,328$

Кроме того, в целом наблюдается прямая корреляция значений температуры и показателей содержания НЖК ($r = 0,1$) и обратная – ННЖК ($r = 0,1$). Как следствие, при ночной гипотермии происходит достоверное увеличение индекса двойных связей ($r = 1$) и отношения насыщенных ЖК к ненасыщенным ($r = 0,09$).

Заключение

В ходе исследования динамики жирнокислотного состава манжетки городковатой в связи с суточным ходом температуры нами показано, что при усиливающейся осенью ночной гипотермии происходит закономерное увеличение содержания ряда ненасыщенных жирных кислот, а в дневные, более тёплые, часы – насыщенных ЖК. В течение суток наблюдается также изменение активности ферментов, осуществляющих десатурацию жирных кислот. Наиболее выражено влияние температуры на активность $\omega 9$ ацил-липидной десатуразы: при понижении суточных температур активность этого фермента повышалась. Две другие десатуразы, $\omega 3$ и $\omega 6$, также участвуют в процессах адаптации к суточным колебаниям температур.

Литература

1. Жирнокислотный состав липидов митохондриальных мембран у представителей культурных (*Zea mays*) и дикорастущих (*Elymus sibiricus*) злаков / С. П. Макаренко [и др.] // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 4. – С. 548–553.
2. Ильинская Л. И. Продукты липоксигеназного окисления жирных кислот как сигнальные молекулы в индуцированной устойчивости растений (обзор) / Л. И. Ильинская, О. Л. Озерецковская // Прикл. биохимия и микробиология. – 1998. – Т. 34, № 5. – С. 467–479.
3. Колесниченко А. В. Белки низкотемпературного стресса растений / А. В. Колесниченко, В. К. Войников. – Иркутск : Арт-Пресс, 2003. – 196 с.
4. Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот / Д. А. Лось // Успехи биологической химии. – 2001. – Т. 41. – С. 163–198.
5. Лось Д. А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений / Д. А. Лось // Вестн. РАН. – 2005. – Т. 75, № 4. – С. 338–345.
6. Comparison of sense and antisense methodologies for modifying the fatty acid composition of *Arabidopsis thaliana* Oilseed / M. E. Cartea [et al.] // Plant Sci. – 1998. – Vol. 136. – P. 181–194.
7. Mazliak P. Desaturation processes in fatty acid and acyl lipid biosynthesis / P. Mazliak // J. Plant Physiol. – 1994. – Vol. 143. – P. 399–406.

The fatty acid content and the desaturase activity in *Alchemilla subcrenata* Buser depending on diel temperature oscillation

M. A. Zhivetyev, L. V. Dudareva, V. A. Krasnobaev, I. A. Graskova, V. K. Voinikov

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk

Abstract. The fatty-acid composition of *Alchemilla subcrenata* Buser has been identified. The peculiarities of adaptive changes in fatty acid content according to diel air temperature oscillations have been demonstrated. Augmentation of content of unsaturated fatty acid has been observed in the daytime, while growth of content of saturated fatty acid has been observed in the time of the night and in the evening. Analysis of activity of desaturases demonstrates maximal contribution to development of low-temperature adaptation of *Alchemilla subcrenata* Buser is belonging $\omega 3$ -, $\omega 6$ -, $\omega 9$ -desaturase, whose activity by temperature fall of atmospheric air was worst increase.

Key words: unsaturated fatty acids, saturated fatty acids, desaturases, *Alchemilla subcrenata*, adaptation.

Живетьев Максим Аркадьевич
Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
ведущий инженер
тел. (3952)42–50–09
E-mail: nik.19@mail.ru

Дударева Любовь Виссарионовна
Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
заведующий лабораторией физико-химических методов исследования
тел. (3952) 42–50–09; факс: (3952) 51–07–54
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Zhivetyev Maxim Arkadyevitch
Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 66403
leading engineer
phone: (3952) 42–50–09
E-mail: nik.19@mail.ru

Dudareva Lyubov' Vissarionovna
Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
Head of Laboratory of Physiochemical Methods of Research
phone: (3952)42–50–09, fax: (3952)51–07–54
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru

*Краснобаев Виктор Александрович,
Сибирский институт физиологии и биохимии расте-
ний СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
старший техник
тел. (3952) 42–50–09
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru*

*Krasnobaev Viktor Aleksandrovitch
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
senior technician
phone: (3952) 42–50–09
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru*

*Граскова Ирина Алексеевна
Сибирский институт физиологии и биохимии расте-
ний СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
доктор биологических наук, ведущий научный со-
трудник
тел. (3952) 42–49–03
E-mail: graskova@sifibr.irk.ru*

*Graskova Irina Alekseevna
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
D.Sc. in Biology, leading research scientist
phone: (3952) 42–49–03
E-mail: graskova@sifibr.irk.ru*

*Войников Виктор Кириллович
Сибирский институт физиологии и биохимии расте-
ний СО РАН
664033 г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
доктор биологических наук, профессор, директор
института
тел. (3952) 42–49–03
E-mail: vvk@sifibr.irk.ru*

*Voinikov Viktor Kirillovitch
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
D.Sc. in Biology, Prof., Director of institute
phone: (3952) 42–49–03
E-mail: vvk@sifibr.irk.ru*