

УДК 577.115.32:582.632.1

## ФРАКЦИОННЫЙ И ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ПОЧЕК РАСТЕНИЙ РОДА *BETULA* L. В ПЕРИОД РАСПУСКАНИЯ

Н. П. Чернобровкина<sup>1</sup>, И. В. Морозова<sup>2</sup>, М. К. Ильинова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

<sup>2</sup> Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,  
Петрозаводск, Россия

Проведено выделение из распускающихся почек растений рода *Betula* L. смесью хлороформа и метанола органических соединений, принятых за суммарные липиды (СЛ), и последовательными растворителями хлороформом, ацетоном и метанолом – органических соединений, принятых соответственно за нейтральные липиды (НЛ), гликолипиды (ГЛ) и фосфолипиды (ФЛ). Показано, что содержание СЛ в процессе распускания почек деревьев с морфологическими признаками березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., березы повислой *Betula pendula* Roth и карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti варьировало в диапазоне 27–45 % от абсолютно сухой массы (а. с. м.). СЛ были представлены в основном фракцией НЛ – до 42 % от а. с. м., фракции ГЛ и ФЛ не превышали 13 и 8 % соответственно. Ненасыщенные жирные кислоты (ЖК) в почках берез составляли до 85 % от суммы ЖК. Основную долю их представляли линолевая и линоленовая кислоты (до 44 и 39 % от суммы ЖК соответственно), из насыщенных – пальмитиновая (до 32 %). Содержание линолевой кислоты снижалось в процессе распускания почек. Выявлены особенности липидного состава распускающихся почек берез, различающихся по морфологическим признакам.

Ключевые слова: *Betula pubescens* Ehrh.; *Betula pendula* Roth; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; почки; фазы распускания; суммарные; нейтральные; фосфо- и гликолипиды; жирные кислоты.

## N. P. Chernobrovkina, I. V. Morozova, M. K. Ilyinova. THE COMPOSITION OF TOTAL LIPID FRACTIONS AND FATTY ACIDS IN BUDS OF BIRCH SPECIES DURING BUD BREAK

In the process of bud break in downy birch *Betula pubescens* Ehrh., silver birch *Betula pendula* Roth, and Karelian birch *Betula pendula* var. *carelica* Merckl., total lipid (TL) content in buds varied within 27–45 % of absolute dry weight (a. d. w.). The chief TL fraction was neutral lipids, contributing up to 42 % of a. d. w., whereas glyco- and phospholipids did not exceed 13 and 8 %, respectively. Unsaturated FA in birch buds contributed up to 85 % to total FA. They were primarily represented by linoleic and linolenic acids (up to 44 and 39 % of total FA, respectively). The most abundant saturated FA was palmitic acid (up to 32 %). Linoleic acid content declined further into the bud break period. Species-specific features of the lipid composition of breaking buds in the birches were identified.

**Key words:** *Betula pubescens* Ehrh.; *Betula pendula* Roth; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; buds; bud break phases; total; neutral; phospho- and glycolipids; fatty acids.

## Введение

К настоящему времени опубликовано значительное количество работ, посвященных изучению сезонных изменений фракционного и жирнокислотного состава (ЖКС) липидов разных органов берез [Чернобровкина, Ильинова, 1983; Родионов и др., 1987; Ветчинникова и др., 2000; Шуляковская и др., 2004; Ветчинникова, 2004, 2005]. Большое внимание уделено изучению липидного состава почек растений: обнаружены различия в качественном составе липидов и их содержании в почках растений рода *Betula* L. с морфологическими признаками, характерными для разных видов и форм березы, проведены исследования эндогенной, возрастной, сезонной, географической изменчивости разных представителей рода *Betula* L., исследован ЖКС и определены преобладающие жирные кислоты (ЖК) липидов почек берез. При изучении сезонной динамики содержания липидов в почках березы пушистой, повислой и карельской березы было показано, что максимум накопления липидов приходится на осенне-зимний период [Ветчинникова, 2004]. Весной количество липидов в почках снижается в связи с использованием их на ростовые процессы [Родионов и др., 1987]. Изменения фракционного и ЖКС липидов, происходящие в почках растений рода *Betula* L. по фазам их развития при переходе растений из состояния вынужденного покоя в вегетационный период, остаются неисследованными.

Целью нашей работы было изучение фракционного и ЖКС суммарных липидов почек растений рода *Betula* L. по фазам распускания.

## Материалы и методы

Исследовали вегетативные почки 30-летних растений рода *Betula* L. с характерными морфологическими признаками березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. (далее – береза пушистая), березы повислой *Betula pendula* Roth (береза повислая) и карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti (карельская береза), произрастающих на опытных участках Агробиологической станции Карельского научного центра РАН в окрестностях города Петрозаводска. Для проведения эксперимента осуществили идентификацию исследуемых берез по морфологическим признакам,

по которым отнесли исследуемые растения к двум видам и подвиду [Ермаков, 1986; Ветчинникова, 2004]. Береза повислая характеризовалась прямым стройным стволом, высотой 13–15 м, диаметром 21–25 см на расстоянии 1 м от земли, имела ажурную крону и свисающие вниз ветви, однолетние побеги были красновато-бурые со смолистыми желёзками – «бородавками», поверхность листа матовая. Береза пушистая характеризовалась также прямым стройным стволом, высотой 10–12 м и диаметром 17–21 см, имела плотную крону с распростертыми вверх ветвями, ауксипласты были красновато-бурого цвета, покрытые густым опушением, листья также характеризовались ярко выраженным опушением. Карельская береза была прямоствольной, высотой 5–7 м, с диаметром ствола 11–14 см, на стволе отмечалось наличие характерных вздутий, неровностей и бугорчатых выпуклостей, выявлена высокая степень узорчатости текстуры древесины. Для исследований использовали по три растения с типичными для двух видов и подвида морфологическими признаками.

Исследования проводили с 29 апреля по 20 мая 2008 г. Почки со всех исследованных берез отбирали одновременно в утренние часы (10–11 ч) с боковых побегов средней части кроны южной экспозиции в соответствии с фенофазами распускания почек: I фаза – набухание почек (почки заметно увеличились в размерах, конец апреля), II фаза – разverzание почек (в верхней части почек появился конус молодых листьев, начало мая); III фаза – раскрытие вегетативных почек (молодые листья сложены в трубочку, вторая декада мая); IV фаза – молодые листья размером до 10 мм (обособление молодых листьев, поверхность листьев складчатая, видны черешки, третья декада мая) [Березовые..., 1992]. Фазы распускания почек у исследуемых растений прослеживали визуально, в год проведения эксперимента по срокам они совпадали.

Экстракцию из тканей суммарных липидов (СЛ) и их очистку проводили по общепринятым методам [Folch et al., 1957; Кейтс, 1975]. Извлекали СЛ системой растворителей – хлороформ : метанол (2:1 по объему). Разделение липидов на фракции выполняли методом колонной хроматографии, где в качестве неподвижной фазы использовали силикагель Davisil Silica gel (mesh) 100–200, а в качестве подвиж-

ной фазы – систему последовательных растворителей: хлороформ, ацетон, метанол соответственно для экстракции нейтральных липидов (НЛ), гликолипидов (ГЛ) и фосфолипидов (ФЛ). Процедура экстракции по J. Folch с соавторами [1957] системой растворителей хлороформ : метанол приводит к количественному извлечению в практически неизменном виде клеточных липидов, к которым относится огромное число органических соединений: углеводороды, спирты, альдегиды, кетоны и хиноны, нормальные насыщенные кислоты, воски, эфиры стериннов и спиртов, витаминов А, D, Е, простые эфиры глицерина, фосфолипиды, гликолипиды. Дальнейшее разделение липидной смеси элюентами с разной степенью полярности приводит к делению СЛ на следующие фракции: НЛ (неполярные компоненты) – углеводороды, каротиноиды и хлорофилл, воски, ЖК, альдегиды, кетоны; ГЛ (слабополярные компоненты) – моно- и дигалактозилдиглицериды, цереброзиды, гликозиды стериннов, сульфолпиды кардиолипина и фосфатидовой кислоты, следовые количества НЛ; ФЛ (сильнополярные компоненты) представляют собой ФЛ и следы ГЛ [Кейтс, 1975]. Поэтому представленное в нашей работе обозначение фракций базировалось на общепринятой методике и обосновывалось преобладанием в них определенных фракций липидов. Объем растворителя, необходимый для полного извлечения каждой фракции, контролировали методом сжигания липидов в концентрированной серной кислоте при 200 °С (в электрическом блоке 15 минут) с последующим спектрофотометрированием растворов при 375 нм [Marsh, Weinstein, 1966]. Стандартным весовым методом определяли массу СЛ и их фракций в % от абсолютно сухой массы почек.

Жирные кислоты (ЖК) СЛ исследовали в виде метиловых эфиров, которые получали переэтерификацией липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида. Разделение смеси ЖК на составляющие компоненты осуществляли на газофазном хроматографе «Хроматэк-Кристалл 5000.1» (Йошкар-Ола, Россия) с использованием капиллярной колонки Zebron ZB-FFAP (50 м × 0,32 мм). Анализ проводили в изотермическом режиме: температура колонки 190 °С, испарителя – 240 °С, детектора пламенно-ионизационного – 260 °С. Газ-носитель – азот. Скорость пропускания через колонку азота, водорода, воздуха – 50, 40, 400 мл/мин соответственно. Идентифицировали ЖК с помощью метчиков – стандартных ЖК (Supelko, 37 компонентов, USA), а также сопоставлением эквивалентной длины цепи с таб-

личными данными [Jamieson, 1975]. Концентрацию ЖК рассчитывали методом процентной нормализации по площадям пиков [Столяров и др., 1978]. ЖК были выделены в группы, отличающиеся по числу двойных связей в углеродной цепи: ненасыщенные (моно-, ди- и триеновые) (ННЖК) и насыщенные (без двойных связей) (НЖК). Индекс двойных связей (ИДС), характеризующий степень ненасыщенности ЖК, рассчитывали по методу Лайонса и др. [Lyons et al., 1964]. Для сравнительного анализа липидов почек у разных берез были использованы ЖК: пальмитиновая С<sub>16:0</sub>, стеариновая С<sub>18:0</sub>, олеиновая С<sub>18:1</sub>, линолевая С<sub>18:2</sub>, линоленовая С<sub>18:3</sub>.

Математическую обработку данных проводили с помощью общепринятых методов статистики с использованием пакета программ Microsoft Excel. Результаты представлены в виде средних арифметических значений трех и более независимых экспериментов и их стандартных ошибок, которые не превышали 10 %.

## Результаты и обсуждение

### *Динамика СЛ и их фракций у распускающихся почек растений рода Betula L.*

В распускающихся почках исследованных берез количество СЛ составляло 27–45 % от абсолютно сухой массы (а. с. м.) (рис. 1). Высокое содержание СЛ в почках берез связано с тем, что, как отмечено выше, процедура экстракции по J. Folch с соавт. [1957] системой растворителей хлороформ : метанол приводит к количественному извлечению клеточных липидов, к которым относится большое число органических соединений. Основная масса СЛ была представлена фракцией нейтральных липидов (НЛ) – до 42 % от а. с. м. (рис. 2). НЛ – это эфиры глицерина и ЖК, они служат формой хранения углерода в растениях и используются в основном как источник энергии и запасных соединений для роста побегов и листьев [Родионов и др., 1987; Piispanen, Saranpää, 2004; Нестеров, 2007; Марковская, Шмакова, 2017]. Снижение уровня НЛ в почках берез на первых этапах распускания может быть обусловлено особенно интенсивным использованием их на ростовые процессы, когда еще не происходит в достаточном количестве пополнения энергетического материала в клетках растений за счет фотосинтеза и поступления элементов питания из почвы.

Фракции глико- и фосфолипидов (ГЛ и ФЛ) не превышали 13 и 8 % от а. с. м. соответствен-

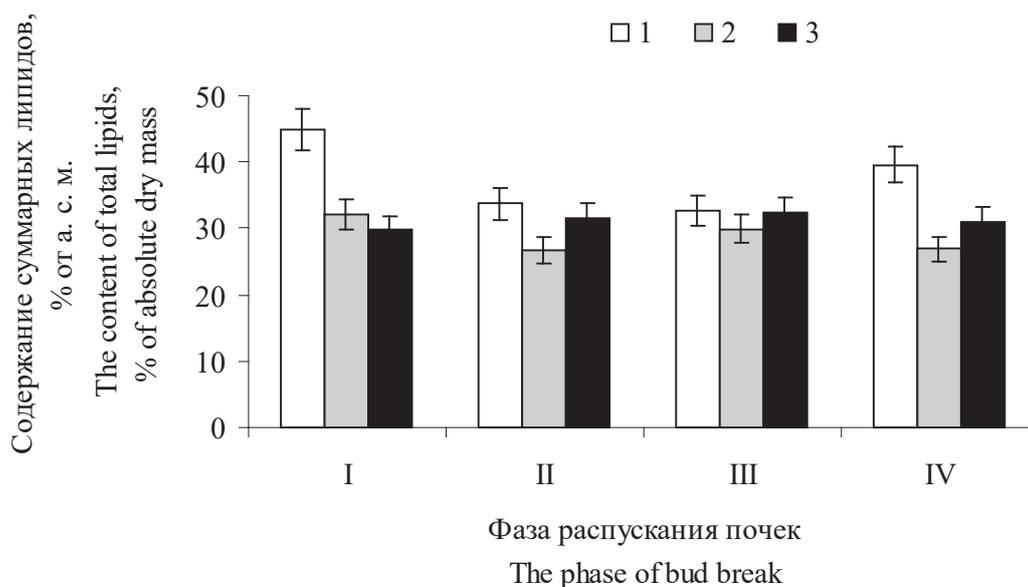


Рис. 1. Содержание суммарных липидов в почках растений рода *Betula* L. в период распускания. Здесь и на рис. 2:

1 – *Betula pubescens* Ehrh., 2 – *B. pendula* Roth, 3 – *B. pendula* var. *carelica* Merckl.

Fig. 1. Total lipid content in buds of birch of different species and forms during bud break. Here and in Fig. 2:

1 – *Betula pubescens* Ehrh., 2 – *B. pendula* Roth, 3 – *B. pendula* var. *carelica* Merckl.

но. Однонаправленного для всех берез изменения содержания ГЛ в процессе распускания почек не наблюдалось. ГЛ – сложные липиды, в составе которых имеются молекулы углеводной группы, являются основными компонентами тилакоидных мембран хлоропластов. ФЛ составляют основу всех мембран клетки. Уровень этой фракции липидов у трех берез повышался в фазу раскрытия почек. Очевидно, в этот период, в III фазу распускания почек, когда почки раскрываются и появляются молодые листья, ФЛ в них активно синтезируются и принимают участие в формировании клеточных структур. Ранее на основании сравнительного исследования липидного состава распускающихся почек (без учета фаз развития) и молодых листьев у березы повислой и березы пушистой было сделано заключение, что при распускании почек существенно повышается содержание ФЛ в связи с активным образованием клеточных структур, в мембраны которых они входят [Шуляковская и др., 2004]. Наши данные показали, что это происходит в III фазу распускания почек. Перед появлением хвои в меристемах почек хвойных растений содержание ГЛ и ФЛ в мембранах также значительно возрастало, что объясняют увеличением размеров клеток и формированием их фотосинтетического аппарата [Алаудинова, 2011].

#### Динамика ЖК СЛ у распускающихся почек растений рода *Betula* L.

В СЛ почек исследованных берез поддерживался высокий уровень ненасыщенных ЖК (ННЖК) – до 85 % от суммы ЖК, свидетельствующий о немалой степени жидкости мембран клеток развивающихся почек, что, очевидно, является необходимым условием для активно протекающих в этот период метаболических процессов и обеспечивает защитные функции растений от возможных неблагоприятных климатических условий в весенний период (табл.). Показатели индекса двойных связей (ИДС) ЖК СЛ почек имели значения больше 1,0 у всех трех объектов, что говорит о высокой доле в составе СЛ ННЖК, содержащих в своем составе кратные связи. Значительная степень ненасыщенности ЖК мембранных липидов определяет физическое состояние биологических мембран, что важно для поддержания текучести липидного окружения мембранных белков и особенно ферментов, обеспечения пропускной способности мембран для ионов и молекул, а это, в свою очередь, определяет характер и интенсивность метаболизма в клетках [Somerville, Browse, 1991; Hugly, Somerville, 1992; Смирнов, Богдан, 2007; Лось, 2014]. В почках разных видов берез преобладали ди-

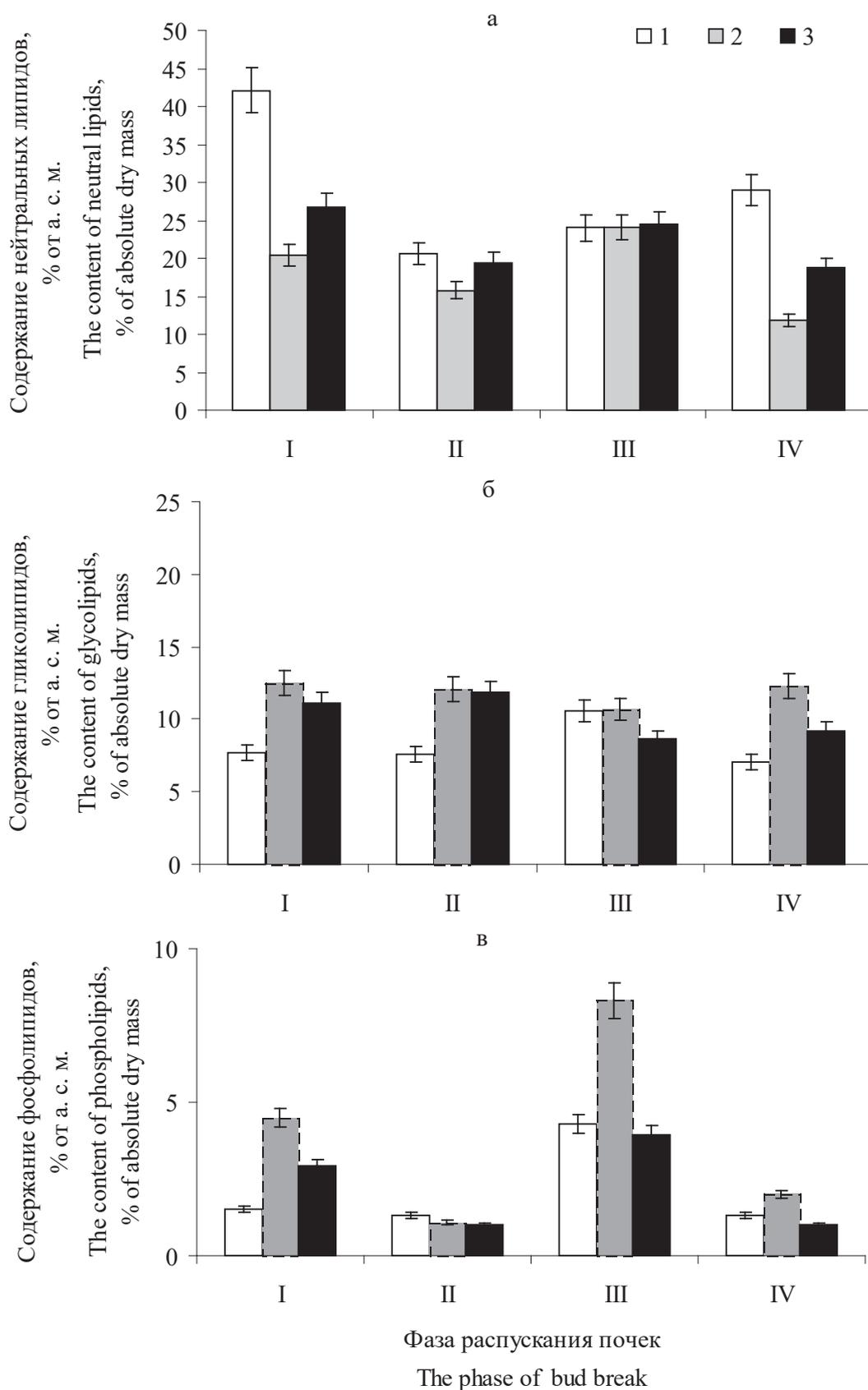


Рис. 2. Динамика содержания нейтральных липидов (а), глико- (б) и фосфолипидов (в) в почках растений рода *Betula* L. в период распускания

Fig. 2. Variation of the content of neutral lipids (a), glyco- (б) and phospholipids (в) in buds of birch of different species and forms during bud break

Состав жирных кислот (ЖК) суммарных липидов почек растений рода *Betula* L. по фазам распускания

The composition of total lipid fatty acids (FA) in buds of plants of the genus *Betula* L. at different phases of bud break

Фаза распускания Bud break phase	Содержание ЖК (% от суммы ЖК) Content of FA (% of the sum of FA)							
	16:0	18:0	18:1 (n-9)	18:2 (n-6)	18:3 (n-3)	Σ насыщ. Σ saturated	Σ ненасыщ. Σ unsaturated	ИДС DBI
<i>B. pubescens</i>								
I	29,34a	9,11a	4,64a	38,29в	18,62a	38,45a	61,55a	1,37a
II	32,40a	8,08a	3,24a	34,64	21,64a	40,48a	59,52a	1,37a
III	27,82в	4,81в	14,67a	30,99a	21,70a	32,63в	67,36в	1,41в
IV	30,61в	12,63a	7,07a	26,13в	23,56a	43,24a	56,76a	1,30a
<i>B. pendula</i>								
I	12,79	2,12	6,86	39,31в	38,91в	14,91	85,08	2,02
II	18,17	1,86	6,08в	35,03в	38,86в	20,03	79,97	1,92
III	29,54в	4,05в	10,4в	25,71в	30,30	33,59в	66,41в	1,52в
IV	27,28в	4,22в	9,52	28,43в	30,55	31,50в	68,50в	1,58в
<i>B. pendula var. carelica</i>								
I	13,68	2,17	6,88	44,34	32,94	15,85	84,16	1,94
II	18,49	2,25	9,91	40,60	28,76	20,74	79,27	1,77
III	17,70	2,90	7,53	38,74	33,14	20,60	79,41	1,84
IV	17,54	2,25	11,65	33,76	34,80	19,79	80,21	1,83

*Примечание.* а – различия достоверны по сравнению с показателями, характеризующими соответствующую фазу у двух других берез при  $p \leq 0,05$ ; в – различия достоверны по сравнению с показателями, характеризующими соответствующую фазу у карельской березы при  $p \leq 0,05$ .

*Note.* а – differences are significant compared to the values describing the same phase in two other birch forms/species at  $p \leq 0.05$ ; в – differences are significant compared to the values describing the same phase in Karelian birch at  $p \leq 0.05$ .

еновые и триеновые кислоты, в листьях – триеновые [Ветчинникова и др., 2000; Шуляковская и др., 2004]. Предполагается, что при формировании листьев происходит десатурация ЖК с образованием новых двойных связей. Также при формировании фотосинтетического аппарата в клетках молодой хвои *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. в составе ННЖК ГЛ почти вдвое возрастала доля триеновых ЖК [Алаудинова, 2011]. Следует отметить, что максимальное содержание ННЖК в почках растений рода *Betula* и у хвойных растений отмечалось в зимний период, что обеспечивало поддержание жидкого фазового состояния мембран [Ветчинникова, 2004; Алаудинова, 2011; Романова и др., 2016]. При переходе растений от зимнего к весеннему периоду повышалась скорость гидрогенизации двойных связей ННЖК и, как следствие, происходило снижение их доли в ЖКС липидов. Изменения в ЖКС лиственных и хвойных древесных растений свидетельствуют о наличии у них определенной аналогии в перестройке клеточного метаболизма в сезонных циклах их развития.

Группу ННЖК почек исследованных берез в период распускания составляли преимущественно линолевая  $C_{18:2}$  и линоленовая  $C_{18:3}$  кислоты (до 44 и 39 % от суммы ЖК соответственно). Растения, в отличие от животных, могут синтезировать эти ЖК, которые в основном и опре-

деляют состояние мембран [Miquel, Browse, 1992; Macartney et al., 1994; Васьковский, 1997; Лось, 2001; Hills, Roscoe, 2006; Dörmann, 2006; Алаудинова, Миронов, 2011; Попов и др., 2017]. Уровень линоленовой кислоты в СЛ почек исследованных берез во все фазы распускания был высоким. Значительное количество этой кислоты в СЛ почек обеспечивало активные метаболические процессы, связанные со структурно-функциональными изменениями при переходе растения из состояния вынужденного покоя к активной вегетации. При росте листовой пластинки у березы повислой и березы пушистой происходило снижение относительного содержания линолевой кислоты ( $C_{18:2}$ ) и повышение линоленовой ( $C_{18:3}$ ), что было наиболее выражено в ГЛ листьев [Шуляковская и др., 2004]. Увеличение степени ненасыщенности ЖК в процессе развития листа связывают с биогенезом хлоропластов, мембраны тилакоидов которых отличаются высоким уровнем ННЖК (до 85–90 % от суммы ЖК) [Murphy, 1986]. Триеновые ЖК обладают значительно более низкой по сравнению с насыщенными, моно- и диеновыми ЖК температурой плавления, что крайне важно для сохранения мембранами жидкокристаллического состояния, обеспечивающего активное протекание метаболических процессов в клетке. Преимущественное накопление линоленовой кислоты именно в ти-

лакоидных мембранах хлоропластов обусловлено той важной ролью, которую играет данная ЖК в процессе фотосинтеза. Эта ЖК способна принимать спиральную конформацию, что позволяет включающим ее липидам образовывать комплексы с мембранными белками и пигментами при построении фотосинтетических субъединиц и обеспечивает возможность переноса электронов по электронтранспортной цепи хлоропластов [Laskay, 1986].

Обнаруженное нами в процессе распускания почек у исследованных берез снижение уровня линолевой кислоты, возможно, обусловлено использованием ее в метаболических процессах при переходе растения к активной вегетации. В СЛ листьев по сравнению с почками у березы повислой и березы пушистой наблюдалось повышенное содержание триеновых кислот (главным образом линоленовой) за счет пониженного уровня диеновых (преимущественно линолевой) [Ветчинникова и др., 2000], и, как отмечено выше, при росте листовой пластинки происходило снижение содержания линолевой кислоты [Шуляковская и др., 2004]. В весенний период динамика ННЖК в почках лиственных древесных пород (судя по березе) и хвойных растений различается и у разных видов хвойных растений имеет характерные для вида особенности [Ветчинникова и др., 2000; Шуляковская и др., 2004; Алаудинова, 2011; Романова и др., 2016].

В почках исследованных берез в группе НЖК преобладала пальмитиновая (до 32 % от суммы ЖК). Ранее также было показано, что в почках и листьях березы повислой и пушистой эта кислота составляла максимальное количество среди НЖК [Чернобровкина, Ильинова, 1983; Родионов и др., 1987; Ветчинникова и др., 2000; Шуляковская и др., 2004]. В распускающихся почках исследованных берез однонаправленного изменения содержания пальмитиновой и стеариновой кислот не наблюдалось.

*Различия в липидном составе распускающихся почек у различающихся по морфологическим признакам растений рода *Betula* L.*

Значительные изменения уровня СЛ в распускающихся почках происходили только у березы пушистой. В фазу набухания почек уровень СЛ у нее в 1,4 раза превышал этот показатель у березы повислой, в 1,5 раза – у карельской березы и в 1,5 и 1,3 раза превышал уровень липидов в молодых листьях у березы повислой и карельской березы соответственно. Ранее также было показано, что у почек растений с морфо-

логическими показателями березы пушистой по сравнению с березой повислой, идентифицированной по морфологическим признакам, высоко содержание СЛ, повышенный уровень короткоцепочковых и насыщенных ЖК [Ветчинникова и др., 2000; Ветчинникова, 2004]. В фазы разворачивания и особенно раскрытия почек уровень СЛ в них у трех берез был близким. У березы пушистой отмечалось самое высокое содержание НЛ в набухших почках и в молодых листьях. В фазу раскрытия почек уровень НЛ в их составе был одинаковым у всех берез (24 % от а. с. м.). Динамика НЛ в почках трех берез в первые три фазы распускания была идентичной, в IV фазу – в молодых листьях по сравнению с III фазой у березы пушистой содержание НЛ повышалось, а у других берез – снижалось.

В почках березы пушистой в процессе распускания отмечалось минимальное количество ГЛ, кроме фазы раскрытия, когда уровень ее повышался и достигал значения этого показателя у березы повислой (11 % от а. с. м.). В почках березы повислой уровень ГЛ не изменялся в период исследования, а у карельской березы содержание этой фракции понижалось к фазе раскрытия почек и оставалось на том же уровне в молодых листьях.

У березы повислой в набухающих почках, и особенно в фазу их раскрытия, содержание ФЛ было значительно выше (4–8 % от а. с. м.), чем у других берез, в то время как в фазу разворачивания и в молодых листьях уровни ФЛ у всех исследованных берез сближались. У березы пушистой уровень ФЛ в почках был неизменным (до 2 % от а. с. м.) в период исследования, за исключением фазы раскрытия почек, когда он повышался (до 4 % от а. с. м.). У березы повислой и карельской березы отмечалась идентичная динамика ФЛ в почках – снижение уровня во II и IV фазы при повышенном содержании в I и III фазы.

У березы пушистой, в отличие от других берез, отмечался самый низкий уровень ННЖК (57–67 % от суммы ЖК) во все фазы. В почках березы повислой в последние две фазы распускания сумма данной группы ЖК снижалась, а в почках карельской березы в период исследования оставалась без изменений.

Самое низкое содержание линоленовой кислоты обнаружено у березы пушистой в набухших почках (19 % от суммы ЖК), в дальнейшем в процессе распускания почек отмечалась тенденция к увеличению уровня этой кислоты (до 24 %). В почках березы повислой уровень линоленовой кислоты в III и IV фазах был пониженным по сравнению с двумя первыми фазами, у карельской березы ее содержание ос-

тавалось стабильным в период исследования. Уровень линолевой кислоты был самый высокий в почках карельской березы по сравнению с другими березами.

Содержание пальмитиновой кислоты в почках березы пушистой в исследуемый период было стабильно высокое (28–32 % от суммы ЖК). Уровень ее значительно увеличивался в последние две фазы распускания почек березы повислой (в 2,3 раза) и оставался относительно стабильным у карельской березы (14–18 %). Уровень стеариновой кислоты в почках берез составлял лишь 2–13 %. Он был более высоким в почках березы пушистой по сравнению с другими березами, и лишь в фазе раскрытия почек содержание ее приближалось к уровню у других берез. У березы повислой уровень стеариновой кислоты повышался вдвое в две последние фазы. У карельской березы ее содержание было самым низким в последние две фазы распускания почек – вдвое ниже, чем у березы повислой, и в 5,6 раза ниже, чем у березы пушистой.

## Заключение

В результате исследований у растений рода *Betula* L. выявлены тенденции, касающиеся изменения содержания СЛ, их фракций и ЖК СЛ в почках по фазам распускания. Содержание СЛ варьировало от 27 до 45 % от а. с. м. в зависимости от фазы распускания почек. В составе СЛ преобладали НЛ (до 42 % от а. с. м.), ГЛ и ФЛ не превышали 13 и 8 % соответственно. ННЖК составляли до 85 % от суммы ЖК. Преобладание ННЖК в СЛ почек берез позволяет сохранять текучесть мембран их тканей на физиологически активном уровне, обеспечивающем интенсивные структурно-функциональные изменения в распускающихся почках и устойчивость их к возможным неблагоприятным климатическим условиям в весенний период.

Основной вклад в группу ННЖК почек берез вносили линолевая и линоленовая (до 44 и 39 % от суммы ЖК соответственно), в группу ЖК – пальмитиновая (до 32 %). Установленное снижение содержания линолевой кислоты в почках берез в процессе их распускания, вероятно, связано с использованием этой кислоты в метаболических процессах, направленных на формирование структур молодого листа, при дальнейшем росте которого продолжается ее снижение и накапливаются триеновые кислоты, преимущественно линоленовая, активно участвующая в процессе фотосинтеза.

Особенности липидного состава распускающихся почек исследуемых берез, разли-

чающихся по морфологическим признакам, заключаются в следующем. У березы пушистой, в отличие от двух других берез, отмечался высокий уровень СЛ и фракции НЛ в набухших почках и молодых (до 10 мм) листьях; низкий уровень ГЛ и ФЛ, за исключением фазы раскрытия почек; высокое содержание НЖК (до 43 % от суммы) (кроме III фазы), обусловленное преимущественно высоким уровнем пальмитиновой и стеариновой кислот; низкий уровень линоленовой кислоты и олеиновой (кроме III фазы). У близкородственных растений – березы повислой и ее подвида карельской березы – показатели, характеризующие содержание исследуемых липидных соединений в распускающихся почках, составляли близкие величины. Отличительной особенностью карельской березы является значительно более низкий уровень ФЛ в фазе раскрытия почек по сравнению с другими березами, пальмитиновой и стеариновой кислот – в последние две фазы их распускания, а также стабильное содержание суммы ННЖК и повышенный уровень линолевой кислоты в период исследования.

Выявленные различия в содержании СЛ, их фракций и жирнокислотного состава у распускающихся почек различающихся по морфологическим показателям берез могут отражать особенности липидного обмена тканей в процессе развития почек в весенний период. Физиолого-биохимические механизмы, обуславливающие процессы аккумуляции липидных соединений в почках разных видов и форм растений рода *Betula* L. в годичном цикле их развития, в частности, по фазам распускания, являются во многом нераскрытыми и представляют интерес для дальнейших исследований.

*Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (ИЛ КарНЦ РАН).*

## Литература

Алаудинова Е. В. Экологические особенности низкотемпературной адаптации лесообразующих хвойных видов Сибири: структурно-химические изменения меристем почек: Дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2011. 462 с.

Алаудинова Е. В., Миронов П. В. Сосна обыкновенная: особенности метаболизма мембранных липидов живых тканей почек // ИВУЗ. Лесной журнал. 2011. № 4. С. 17–23.

Березовые леса Беларуси: типы, ассоциации, сезонное развитие и продуктивность / Под ред. И. Д. Юркевича. Минск: Наука і тэхніка, 1992. 183 с.

Васьковский В. Е. Липиды // Соросовский образоват. журнал. 1997. № 3. С. 32–37.

Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости. М.: Наука, 2004. 183 с.

Ветчинникова Л. В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 269 с.

Ветчинникова Л. В., Шуляковская Т. А., Канючкова Г. К. Жирнокислотный состав суммарных липидов различных органов *Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh., произрастающих в Карелии // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36(2). С. 85–92.

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.

Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с.

Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биол. химии. 2001. Т. 41. С. 161–198.

Лось Д. А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 346 с.

Марковская Е. Ф., Шмакова Н. Ю. Растения и лишайники Западного Шпицбергена. Петрозаводск: ПетрГУ, 2017. 270 с.

Нестеров В. Н. Состав нейтральных липидов *Hidrilla verticillata* (L. FIL.) в условиях аккумуляции и элиминации ионов тяжелых металлов // Прикл. проблемы экологии. 2007. С. 1045–1054.

Попов В. Н., Антипина О. В., Пчелкин В. П., Цыденданбаев В. Д. Изменение жирнокислотного состава липидов хлоропластных мембран растений табака при низкотемпературном закаливании // Физиология растений. 2017. Т. 62, № 2. С. 109–115.

Родионов В. С., Ильинова М. К., Шуляковская Т. А. Годичные ритмы концентрации и жирнокислотного состава липидов почек березы // Лесоведение. 1987. № 4. С. 57–64.

Романова И. М., Живетьев М. А., Дударева Л. В., Граскова И. А. Динамика жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Иркутской области // Химия растит. сырья. 2016. № 2. С. 61–66.

Смирнов Л. П., Богдан В. В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях экотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. М.: Наука, 2007. 182 с.

Столяров Б. В., Савинов И. М., Витенберг А. Г. Руководство к практическим работам по газовой хроматографии. Л.: Химия, 1978. 294 с.

Чернобровкина Н. П., Ильинова М. К. Состав жирных кислот глико- и фосфолипидов почек и листьев березы повислой // Липидный обмен древесных

растений в условиях Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 112–118.

Шуляковская Т. А., Ветчинникова Л. В., Канючкова Г. К., Ильинова М. К. Содержание липидов и жирнокислотный состав их фракций в различные фазы развития почек и листьев *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. // Раст. ресурсы. 2004. Т. 40(1). С. 69–75.

Dörmann P. Lipid synthesis, metabolism and transport. (Chapter 17) // Advances in photosynthesis and respiration. The structure and function of plastids / Ed. by R. R. Wise, J. K. Hooper. Dordrecht: Springer-Verlag, 2006. P. 335–353.

Folch J., Lees M., Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226, no. 1. P. 497–509.

Hills M. J., Roscoe T. J. Synthesis of Structural and Storage Lipids by the ER // Plant Cell Monographs. The Plant Endoplasmic Reticulum / Ed. by D. G. Robinson. 2006. Vol. 4. P. 155–186.

Hugly S., Somerville C. A role for membrane lipid polyunsaturation in chloroplast biogenesis at low temperature // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. P. 197–202.

Jamieson G. R. GLC identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids // J. Chromat. Sci. 1975. Vol. 13. P. 491–497.

Laskay G., Lehoczki E. Correlation between linolenic acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley // Biochim. Biophys. Acta. 1986. Vol. 849, no. 1. P. 77–84.

Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plant // Plant Physiology. 1964. Vol. 39, no. 2. P. 262–268.

Marsh J. B., Weinstein D. B. Simple charring method for determination of lipids // J. Lipids Res. 1966. Vol. 7, no. 4. P. 574–576.

Macartney A. I., Maresca B., Cossins A. R. Temperature adaptation of biological membranes / Ed. A. R. Cossins. London: Portland Press, 1994. P. 129–139.

Miquel M., Browse J. Arabidopsis Mutants Deficient in Polyunsaturated Fatty Acid Synthesis. Biochemical and Genetic Characterization of a Plant Oleoyl-Phosphatidylcholine Desaturase // J. Biol. Chem. 1992. Vol. 267. P. 1502–1509.

Murphy D. J. The molecular organisation of the photosynthetic membranes of higher plants // Biochim. Biophys. Acta. 1986. Vol. 864. P. 33–94.

Piispanen R., Saranpää P. Seasonal and within-stem variations of neutral lipids in silver birch (*Betula pendula*) wood Tree Physiology. 2004. No. 24. P. 991–999.

Somerville C., Browse J. Plant Lipids: Metabolism, Mutants and Membranes // Science. 1991. Vol. 252. P. 80–87.

Поступила в редакцию 21.02.2018

## References

Alaudinova E. V. Ekologicheskie osobennosti nizkotemperaturnoi adaptatsii lesoobrazuyushchikh khvoinykh vidov Sibiri: strukturno-khimicheskie izmeneniya meristem pochek [Ecological patterns of low-temperature adaption in stand-forming coniferous species of Si-

beria: structural chemical changes of bud meristem]: Dsc (Dr. of Biol.) thesis. Krasnoyarsk, 2011. 462 p.

Alaudinova E. V., Mironov P. V. Sosna obyknovennaya: osobennosti metabolizma membrannykh lipidov zhivykh tkanei pochek [Scots pine: features of meta-

bolism of membrane lipids of living bud tissues]. *IVUZ. Lesnoi zhurn.* [Bull. Higher Ed. Inst. Forestry J.]. 2011. No. 4. P. 17–23.

*Berezovye lesa Belarusi: tipy, assotsiatsii, sezonnoe razvitiye i produktivnost'* [Birch forests of Belarus: types, associations, seasonal development and productivity]. Minsk: Navuka i tekhnika, 1992. 183 p.

*Chernobrovkina N. P., Il'inova M. K.* Sostav zhirnykh kislot gliko- i fosfolipidov pochetk i list'ev berezy povislou [The composition of fatty acids of glyco- and phospholipids in silver birch buds and leaves]. *Lipidnyi obmen drevesnykh rastenii v usloviyakh Severa* [Lipid metabolism in trees under boreal conditions]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983. P. 112–118.

*Ermakov V. I.* Mekhanizmy adaptatsii berezy k usloviyam Severa [Mechanisms of birch adaptation to boreal conditions]. Leningrad: Nauka, 1986. 144 p.

*Keits M.* Tekhnika lipidologii [Lipidology techniques]. Moscow: Mir, 1975. 322 p.

*Los' D. A.* Struktura, regulyatsiya ekspressii i funktsionirovanie desaturaz zhirnykh kislot [Structure, regulation of expression and function of fatty acids desaturases]. *Uspekhi biol. khimii* [Biol. Chem. Reviews]. 2001. Vol. 41. P. 161–198.

*Los' D. A.* Desaturazy zhirnykh kislot [Fatty acid desaturases]. Moscow: Nauchnyi mir, 2014. 346 p.

*Markovskaya E. F., Shmakova N. Yu.* Rasteniya i lichainiki Zapadnogo Shpitsbergena [Plants and lichens of Western Spitsbergen]. Petrozavodsk: PetrGU, 2017. 270 p.

*Nesterov V. N.* Sostav neutral'nykh lipidov *Hidrilla verticillata* (L. FIL.) v usloviyakh akkumulyatsii i eliminatsii ionov tyazhelykh metallov [The composition of neutral lipids in *Hidrilla verticillata* (L. FIL.) under the accumulation and elimination of heavy metal ions]. *Prikl. probl. ekol.* [Appl. Iss. Ecol.]. 2007. P. 1045–1054.

*Popov V. N., Antipina O. V., Pchelkin V. P., Tsyndanbaev V. D.* Izmenenie zhirnokislотного состава lipidov khloroplastnykh membran rastenii tabaka pri nizkotemperaturnom zakalivanii [Change in fatty acid composition of lipids of chloroplast membranes of tobacco plants during low-temperature hardening]. *Fiziol. rastenii* [Plant Physiol.]. 2017. Vol. 62, no. 2. P. 109–115.

*Rodionov V. S., Il'inova M. K., Shulyakovskaya T. A.* Godichnye ritmy kontsentratsii i zhirnokislотного состава lipidov pochetk berezy [Annual rhythms of concentration and fatty acid composition of lipids in birch buds]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 1987. No. 4. P. 57–64.

*Romanova I. M., Zhivet'ev M. A., Dudareva L. V., Graskova I. A.* Dinamika zhirnokislотного состава i aktivnosti atsil-lipidnykh desaturaz v khvoe *Pinus sylvestris* L., proizrastayushchei v Irkutskoi oblasti [Variation of the fatty acid composition and activity of acyl-lipid desaturases in the needles of *Pinus sylvestris* L. in Irkutsk Region]. *Khimiya rastit. syr'ya* [Chem. Plant Raw Material]. 2016. Vol. 2. P. 61–66.

*Shulyakovskaya T. A., Vetchinnikova L. V., Kanyuchkova G. K., Il'inova M. K.* Soderzhanie lipidov i zhirnokislотного состава ikh fraktsii v razlichnyye fazy razvitiya pochetk i list'ev *Betula pendula* Roth i *B. pubescens* Ehrh. [The content of lipids and fatty acid composition of their fractions at different phases of bud and leaf develop-

ment in *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.]. *Rast. resursy* [Plant Res.]. 2004. Vol. 40(1). P. 69–75.

*Smirnov L. P., Bogdan V. V.* Lipidy v fiziologo-bio-khimicheskikh adaptatsiyakh ektotermnykh organizmov k abioticheskim i bioticheskim faktoram sredy [Lipids in the physiological-biochemical adaptations of ectothermic organisms to abiotic and biotic environmental factors]. Moscow: Nauka, 2007. 182 p.

*Stolyarov B. V., Savinov I. M., Vitenberg A. G.* Rukovodstvo k prakticheskim rabotam po gazovoi khromatografii [Gas chromatography manual]. Leningrad: Khimiya, 1978. 294 p.

*Vas'kovskii V. E.* Lipidy [Lipids]. *Sorosovskii obrazovatel. zhurn.* [Soros Ed. J.]. 1997. No. 3. P. 32–37.

*Vetchinnikova L. V.* Bereza: voprosy izmenchivosti [Birch: issues of variability]. Moscow: Nauka, 2004. 183 p.

*Vetchinnikova L. V.* Karel'skaya bereza i drugie redkie predstaviteli roda *Betula* L. [Karelian birch and other rare representatives of the genus *Betula* L.]. Moscow: Nauka, 2005. 269 p.

*Vetchinnikova L. V., Shulyakovskaya T. A., Kanyuchkova G. K.* Zhirnokislотноый состав summarnykh lipidov razlichnykh organov *Betula pendula* Roth. i *B. pubescens* Ehrh., proizrastayushchikh v Karelii [Fatty acid composition of total lipids of various organs *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh., growing in Karelia]. *Rast. resursy* [Plant Res.]. 2000. Vol. 36(2). P. 85–92.

*Dörmann P.* Lipid synthesis, metabolism and transport. (Chapter 17). *Advances in photosynthesis and respiration. The structure and function of plastids*. Dordrecht: Springer-Verlag, 2006. P. 335–353.

*Folch J., Lees M., Stanley G. H.* A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226, no. 1. P. 497–509.

*Hills M. J., Roscoe T. J.* Synthesis of Structural and Storage Lipids by the ER. *Plant Cell Monographs. The Plant Endoplasmic Reticulum*. 2006. Vol. 4. P. 155–186.

*Hugly S., Somerville C.* A role for membrane lipid polyunsaturation in chloroplast biogenesis at low temperature. *Plant Physiol.* 1992. Vol. 99. P. 197–202.

*Jamieson G. R.* GLC identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids. *J. Chromat. Sci.* 1975. Vol. 13. P. 491–497.

*Laskay G., Lehoczki E.* Correlation between linolenic acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley. *Biochim. Biophys. Acta*. 1986. Vol. 849, no. 1. P. 77–84.

*Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K.* Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plant. *Plant Physiology*. 1964. Vol. 39, no. 2. P. 262–268.

*Marsh J. B., Weinstein D. B.* Simple charring method for determination of lipids. *J. Lipids Res.* 1966. Vol. 7, no. 4. P. 574–576.

*Macartney A. I., Maresca B., Cossins A. R.* Temperature adaptation of biological membranes. London: Portland Press, 1994. P. 129–139.

*Miquel M., Browse J.* Arabidopsis Mutants Deficient in Polyunsaturated Fatty Acid Synthesis. Biochemical and Genetic Characterization of a Plant Oleoyl-Phosphatidylcholine Desaturase. *J. Biol. Chem.* 1992. Vol. 267. P. 1502–1509.

*Murphy D. J.* The molecular organisation of the photosynthetic membranes of higher plants. *Biochim. Biophys. Acta.* 1986. Vol. 864. P. 33–94.

*Piispanen R., Saranpää P.* Seasonal and within-stem variations of neutral lipids in silver birch (*Betula pendula*) wood *Tree Physiology.* 2004. No. 24. P. 991–999.

*Somerville C., Browse J.* Plant Lipids: Metabolism, Mutants and Membranes. *Science.* 1991. Vol. 252. P. 80–87.

Received February 21, 2018

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Чернобровкина Надежда Петровна**

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: chernobrovkina50@bk.ru

### **Морозова Ирина Валерьевна**

младший научный сотрудник  
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185030  
эл. почта: ivm1502@yandex.ru

### **Ильинова Мария Казимировна**

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: iljinova46@gmail.ru

## CONTRIBUTORS:

### **Chernobrovkina, Nadezhda**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: chernobrovkina50@bk.ru

### **Morozova, Irina**

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
50 Al. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: ivm1502@yandex.ru

### **Ilyinova, Maria**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: iljinova46@gmail.ru