

УДК [582.632.1:581.321.1:577.115.3] : [581.543.2 + 581.543.5] (470.22 + 571.56)

ДИНАМИКА ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА НЕЙТРАЛЬНЫХ ЛИПИДОВ В ПОЧКАХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ И ЯКУТИИ

Л. В. Ветчинникова^{1*}, А. Ф. Титов², Т. Д. Татарина³,
А. Г. Пономарев³, И. В. Васильева³

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
* vetchin@krc.karelia.ru

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

³ Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения РАН
(пр. Ленина, 41, Якутск, Республика Саха (Якутия), Россия, 677980)

Изучены изменения жирнокислотного состава нейтральных липидов в зимне-весенний период (январь–май) в почках березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающей в контрастных по природно-климатическим условиям регионах – Карелии и Якутии. Показана динамика их изменений в указанный период, в течение которого апикальная верхушечная меристема находится на стадии внутривислого развития. Установлено, что независимо от места произрастания березы повислой нейтральные липиды, содержащиеся в почках, характеризовались высоким уровнем ненасыщенных жирных кислот. С повышением температуры воздуха их содержание снижалось, но величина индекса двойной связи в почках деревьев, произрастающих в Карелии, оставалась почти без изменений, а в Якутии – даже несколько увеличивалась. Одновременно с этим установлено, что в условиях Карелии в нейтральных липидах устойчиво преобладают ди- и триеновые жирные кислоты, а в Якутии – моно- и диеновые. Выход деревьев из состояния вынужденного покоя в изученный период сопровождался определенными изменениями в активности ацил-липидных десатураз: в условиях Якутии значения олеоил- и линолеил-десатуразных отношений в почках увеличивались с января к маю, тогда как в Карелии наблюдалось их небольшое повышение лишь в апреле. Зафиксированные высокие показатели индекса стеароил-десатуразных отношений, особенно в Якутии, по-видимому, связаны с функциональной ролью нейтральных липидов как энергетического и/или субстратного резерва, который используется не только в процессах, связанных с адаптацией почек к низким температурам, но и при формировании в них зачаточных структур. Из полученных данных также следует, что динамика изученных показателей, характеризующих особенности нейтральных липидов, содержащихся в почках березы повислой, определялась преимущественно их физиологическим состоянием и фазой развития сформированных в них зачаточных органов, но сроки прохождения фаз, а также состав и содержание жирных кислот – природно-климатическими условиями мест их произрастания.

Ключевые слова: почки березы повислой; *Betula pendula* Roth; адаптация; низкие отрицательные температуры; десатуразы; жирные кислоты; нейтральные липиды; Карелия; Якутия

Для цитирования: Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Татарина Т. Д., Пономарев А. Г., Васильева И. В. Динамика жирнокислотного состава нейтральных липидов в почках березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 3. С. 30–40. doi: 10.17076/eco1901

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН – № FMEN-2021-0018, Институт биологии КарНЦ РАН – № FMEN-2022-0004) и Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (№ FWRS-2021-0024).

**L. V. Vetchinnikova^{1*}, A. F. Titov², T. D. Tatarinova³, A. G. Ponomarev³, I. V. Vasileva³.
DYNAMICS OF THE FATTY ACID COMPOSITION OF NEUTRAL LIPIDS IN SILVER BIRCH
BUDS DURING THE WINTER-SPRING PERIOD IN KARELIA AND YAKUTIA**

¹ Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vetchin@krc.karelia.ru

² Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

³ Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (41 Lenin Ave, 677007 Yakutsk, Russia)

Changes in the fatty acid composition of neutral lipids in buds in the winter-spring period (January-May) were studied in silver birch (*Betula pendula* Roth) growing under the notably different natural and climatic conditions of Karelia and Yakutia. In this period, the apical meristem develops inside the bud. The study showed that irrespective of the geographical location, neutral lipids in silver birch buds contained high levels of unsaturated fatty acids. Their content declined as the air temperature rose, but the double bond index in buds of the trees growing in Karelia remained almost unchanged, whereas in Yakutia it even increased somewhat. At the same time, the prevalent neutral lipid fractions in Karelia were di- and trienoic fatty acids, and in Yakutia it was mono- and dienoic acids. Awakening from exogenous dormancy in the period in question was accompanied by certain changes in the activity of acyl-lipid desaturases: in Yakutia, the oleoyl- and linoleoyl-desaturase ratios in buds increased from January towards May, while in Karelia a minor rise in the ratios was observed only in April. The high stearoyl-desaturase ratios, especially in Yakutia, are probably explained by the functional role of neutral lipids as energy and/or substrate depots, which are utilized not only in the processes of bud adaptation to low temperatures but also in the formation of primordial structures in buds. Our data also indicate that the variation of the indices that represent the specific features of neutral lipids in silver birch buds was mostly controlled by the physiological status and the development phase of embryonic organs formed therein, whereas the timing of the phases, as well as the composition and content of fatty acids – by the local environmental and climatic conditions.

Keywords: silver birch buds; *Betula pendula* Roth; adaptation; low negative temperatures; desaturases; fatty acids; total lipids; Karelia; Yakutia

For citation: Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Tatarinova T. D., Ponomarev A. G., Vasileva I. V. Dynamics of the fatty acid composition of neutral lipids in silver birch buds during the winter-spring period in Karelia and Yakutia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 3. P. 30–40. doi: 10.17076/eco1901

Funding. The research was funded from the Russian federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS – #FMEN-2021-0018, Institute of Biology KarRC RAS – #FMEN-2022-0004) and the Institute for Biological Problems of Cryolithozone of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (#FWRS-2021-0024).

Введение

Важным составным элементом лесных формаций Севера являются белые березы (*Betula L.*, секция *Albae*), которые благодаря высокому адаптационному потенциалу успешно освоили и продолжают осваивать самые разнообразные местообитания. В результате этого один из наиболее известных представителей данного рода береза повислая (*Betula pendula* Roth) имеет в настоящее время широкий ареал на Евразийском континенте – от Атлантики до Восточной Сибири и формирует здесь мелколиственные леса во всех климатических зонах, кроме тундры. При этом ее адаптационная пластичность, так же как и у других видов, может по-разному проявлять себя вдоль широтного градиента [Salojärvi et al., 2017], что главным образом обусловлено температурой, а влияние последней в отношении многих видов живых организмов, включая растения, особенно заметно проявляется в зимне-весенний период [Delgado et al., 2020].

Многочисленные исследования показывают, что в процессе длительной эволюции растения в ответ на быстрое, но непродолжительное понижение температуры, а также на продолжительное действие низких температур выработали большое количество различных защитно-приспособительных реакций [Трунова, 2007; Титов, Таланова, 2011; Strimbeck et al., 2015; Xiao et al., 2022], среди которых важную роль многие авторы отводят температурозависимым изменениям в структурно-функциональной организации мембран, и в частности, увеличению уровня ненасыщенности жирнокислотного состава мембранных липидов [Upchurch, 2008; Лось, 2014; Sidorov, Tsydendambaev, 2014]. В ряде работ также установлено, что в процесс адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды вовлечены нейтральные липиды, биологическая функция которых долгое время рассматривалась только как энергетическая и/или запасная [Piispanen, Saranpää, 2004; Solovchenko, 2012; Grimberg et al., 2018].

Учитывая вышесказанное, целью данной работы явилось изучение изменений жирнокислотного состава и активности десатураз нейтральных липидов в почках березы повислой в зимне-весенний период в контрастных по природно-климатическим условиям Карелии и Якутии.

Материалы и методы

Объектом исследования были 30–40-летние деревья березы повислой *Betula pendula* Roth,

а материалом для исследований служили почки, сбор которых осуществляли с января по май, т. е. в период, когда выживаемость растений напрямую зависела от действия факторов внешней среды, главным образом от температуры. Сбор почек проводили на территории Республики Карелия (в зеленой зоне г. Петрозаводска, 61°79' с. ш. 34°35' в. д.) и Республики Саха (Якутия) (окрестности г. Якутска, 62°15' с. ш. 129°37' в. д.). Выбранные для исследования деревья по внешним признакам являются абсолютно типичными для данного вида, произрастают на одной широте, имеющей сходный фотопериод, но удалены друг от друга в долготном направлении более чем на 5 тыс. км, что обуславливает значительные различия их местообитаний по природно-климатическим характеристикам. В частности, территории Карелии и Центральной Якутии относятся соответственно к северо-западной и северо-восточной границам ареала березы повислой в Евразии и являются контрастными по температурно-влажностному режиму: в Карелии климат умеренно континентальный, переходный к морскому, с возвратными зимними потеплениями, а в Якутии – резко континентальный с зимними температурами до –60 °С (рис. 1). Основным фактором, лимитирующим рост растений в Карелии, считается недостаток тепла. Однако благодаря близости Атлантического океана и его воздействию среднегодовая температура воздуха в Карелии примерно на 10 °С выше, чем в более континентальных районах, расположенных на той же географической широте, – например, в Якутии. Дополнительным фактором, ограничивающим произрастание растений в Якутии, является то, что она находится в области сплошного распространения многолетней мерзлоты.

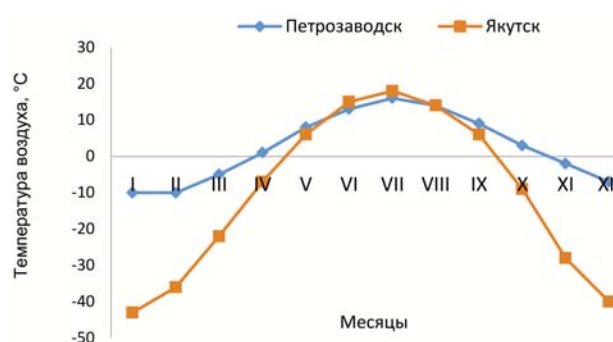


Рис. 1. Изменение температуры воздуха (°C) в течение года (средние многолетние данные) в окрестностях г. Петрозаводска и г. Якутска

Fig. 1. Air temperature variations (°C) over the year (long-term averages) in the vicinity of Petrozavodsk and Yakutsk

Экстракцию липидов из тканей осуществляли смесью хлороформа и метанола (2:1 по объему) с добавлением воды. Для выделения нейтральных липидов (НЛ) использовали метод колоночной хроматографии с силикагелем (размер зерен – 75–150 мк, Sigma). В качестве колонки служили пипетки Пастера длиной 145 мм. Фракцию НЛ извлекали хлороформом. Метилловые эфиры жирных кислот (ЖК) получали переэтерификацией липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида и разделяли на газо-жидкостном хроматографе «Хроматэк – Кристалл-5000 М.1» (Йошкар-Ола, Россия) с использованием капиллярной колонки HP-INNOWAX (50 м × 0,32 мм) при температурах: термостата – 180 °С (изотерма), пламенно-ионизационного детектора – 240 °С, испарителя – 220 °С и скорости газа-носителя (азот) 50 мл/мин. Вычисляли содержание индивидуальных ЖК, а также их групп, объединенных по числу двойных связей в углеродной цепочке: насыщенные (двойные связи отсутствуют) и ненасыщенные (моноеновые, диеновые, триеновые).

Индекс двойной связи, DBI (double bond index), и коэффициент ненасыщенности, U/S (unsaturated/saturated, ненасыщенные/насыщенные ЖК), рассчитывали по формулам [Lyons et al., 1964].

Об активности ацил-липидных ω9-, ω6- и ω3-десатураз, катализирующих введение двойных связей в углеводородные цепи олеиновой (C_{18:1}), линолевой (C_{18:2}) и линоленовой (C_{18:3}) ЖК косвенно судили по индексам стеароил- (SDR, stearoyl-desaturase ratio), олеоил- (ODR, oleoyl-desaturase ratio) и линолеил-

(LDR, linoleoyl-desaturase ratio) десатуразных отношений, рассчитанным на основании содержания (% от суммы ЖК) компонентов типа C₁₈ [Jaworski, Stumpf, 1974; Алаудинова и др., 2010; Иванова и др., 2018].

Обработку полученных данных проводили с помощью общепринятых методов с использованием статистического пакета программ Microsoft Excel. В статье обсуждаются только величины, являющиеся статистически достоверными при $p \leq 0,05$.

Анализ липидов выполнен с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» Института леса ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что в составе НЛ, содержащихся в почках березы повислой, преобладали ненасыщенные ЖК, сумма которых варьировала от 74,6 до 85,8 % в условиях Карелии и от 85,7 до 90,7 % – Якутии, постепенно снижаясь в течение зимне-весеннего периода (табл. 1). Несмотря на общую тенденцию увеличения суммы насыщенных ЖК с января (вынужденный покой) к маю (начало распускания почек), их доля оказалась в 1,8 раза выше у деревьев, растущих в Карелии, по сравнению с таковыми в Якутии.

Изменения, происходившие в соотношении ненасыщенных и насыщенных ЖК, нашли отражение в снижении коэффициента U/S, который характеризует степень ненасыщенности липидов. Величина DBI, характеризующая

Таблица 1. Общая характеристика нейтральных липидов, содержащихся в почках березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии

Table 1. General characterisation of neutral lipids contained in birch buds in winter-spring period in conditions of Karelia and Yakutia

Месяцы Months	Карелия Karelia				Якутия Yakutia			
	S	U	U/S	DBI	S	U	U/S	DBI
Январь January	14,2	85,8	6,07	2,33	9,3	90,7	9,74	1,87
Март March	16,3	83,7	5,13	2,32	9,7	90,3	9,28	1,84
Апрель April	17,1	82,9	4,83	2,41	10,1	89,9	8,89	1,95
Май May	25,4	74,6	2,94	2,28	14,4	85,7	6,07	1,93

Примечание. S – насыщенные ЖК (в % от суммы ЖК), U – ненасыщенные ЖК (в % от суммы ЖК), U/S – коэффициент ненасыщенности, DBI – индекс двойной связи.

Note. S – saturated FAs (% of total FAs), U – unsaturated FAs (% of total FAs), U/S – unsaturation coefficient, DBI – double bond index.

их количество в молекулах ненасыщенных ЖК, была в 1,2 раза выше в северо-западной части ареала березы повислой по сравнению с северо-восточной. Однако в условиях Якутии отмечена динамика его роста на фоне снижения суммы ненасыщенных ЖК с января к маю. Добавим также, что показатели сумм насыщенных (S), ненасыщенных (U) ЖК и коэффициента ненасыщенности (U/S), отмеченные в условиях Якутии в мае (перед началом распускания почек), по величине оказались почти равными наблюдавшимся в условиях Карелии в феврале (период вынужденного покоя) (табл. 1). В этом проявилась сходная реакция деревьев на действие низкой температуры воздуха, соответствующей примерно -10°C , которая в последние десятилетия наблюдалась в Карелии преимущественно в январе, а в Якутске – только в апреле (рис. 1).

Значительные различия обнаружены нами в соотношении индивидуальных ЖК в зависимости от места произрастания деревьев и их физиологического состояния в конкретные фазы сезонного развития. Так, среди насыщенных ЖК в пуле НЛ преобладала пальмитиновая ЖК ($\text{C}_{16:0}$), содержание которой увеличивалось в течение зимне-весеннего развития березы повислой, но в условиях Карелии ее значения были в 2,2 раза выше по сравнению с Якутией (21,9 и 9,8 % от суммы ЖК соответственно). Вместе с тем, в условиях Якутии было зафиксировано стабильное присутствие стеариновой ЖК ($\text{C}_{18:0}$), хотя ее доля в среднем составила 2,7 %, в Карелии сходные ее значения отмечены только в мае. Ненасыщенные ЖК в НЛ почек березы повислой характеризовались наличием 16 и 18 атомов углерода с разным числом двойных связей, среди которых

в Карелии преобладали линолевая ($\text{C}_{18:2}$) и линоленовая ($\text{C}_{18:3}$) ЖК. У деревьев в Якутии ненасыщенные ЖК оказались более разнообразными (здесь они не приводятся, так как для идентификации части из них требуются дополнительные исследования).

Существенные изменения в НЛ почек березы повислой выявлены по составу отдельных групп – моно-, ди-, триеновых ЖК и их соотношению, доля которых также зависела от природно-климатических условий местообитания и фазы зимне-весеннего развития деревьев. Например, в условиях Карелии ненасыщенные ЖК были представлены главным образом ди- и триеновыми ЖК, а в условиях Якутии – преимущественно моно- и диеновыми (рис. 2). Преобладание моноеновых ЖК в НЛ почек березы повислой в условиях Якутии представляется вполне закономерным, поскольку они, наряду с другими функциями, участвуют в передаче сигналов, регулирующих процессы точной дифференцировки [Semenova et al., 2017] зачаточных органов вегетативных и/или генеративных побегов, сформированных в почках березы повислой. Добавим, что процесс их внутрипочечного развития здесь является более длительным, чем, к примеру, в Карелии, поскольку в условиях многолетней мерзлоты медленное оттаивание почвы сдерживает начало деятельности корневой системы и вегетации растений в целом.

В пуле ненасыщенных ЖК олеиновая ($\text{C}_{18:1}$) определяла основной уровень моноеновых, линолевая – диеновых, а линоленовая – триеновых ЖК, хотя их соотношение в НЛ изменялось в зависимости от места произрастания березы повислой. В частности, в условиях Карелии

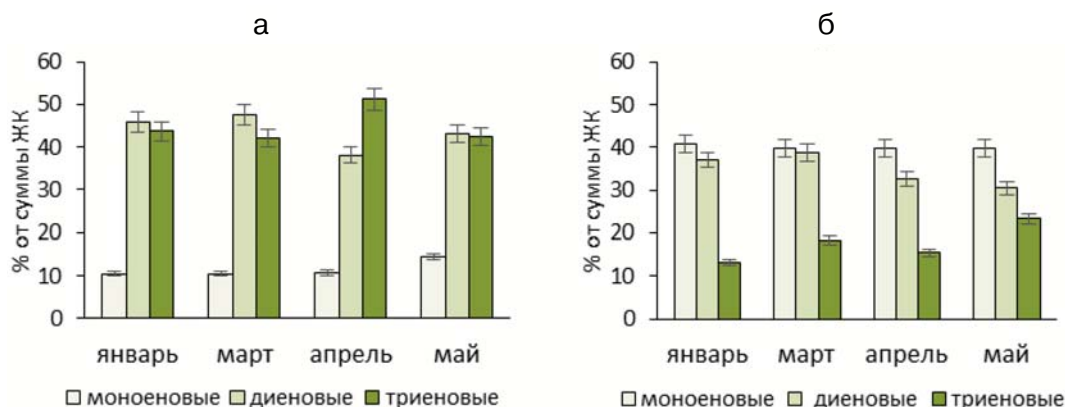


Рис. 2. Содержание моно-, ди- и триеновых ЖК в нейтральных липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б), в % от суммы ЖК

Fig. 2. The content of mono-, di- and trienoic fatty acids (FAs) in the neutral lipids of silver birch buds during the winter-spring period in Karelia (a) and in Yakutia (б), % of total FAs

преобладали линолевая и линоленовая ЖК, которые в сумме достигали 70 % (от суммы ЖК) (рис. 3). В период отрицательных температур (январь–март) доля линолевой ЖК здесь была несколько выше (на 5 %), чем линоленовой, но с повышением температуры (в апреле) значения последней увеличивались (на 10 %), а к маю они почти сравнялись. На олеиновую ЖК здесь приходилось не более 7 %, а с января по май отмечена тенденция к ее снижению.

В условиях Якутии в наиболее холодные месяцы (январь–март) в составе НЛ доминировала олеиновая ЖК (более 25 % от суммы ЖК), но с повышением температуры воздуха к началу распускания почек (май) ее доля снижалась, оставаясь при этом более чем вдвое выше по сравнению с Карелией (рис. 3). Содержание линолевой ЖК по мере повышения температуры воздуха сохранялось довольно стабильным, а линоленовой ЖК – возрастало от января к маю почти вдвое.

Изменение уровня ненасыщенности ЖК, как известно, происходит с участием ферментов $\omega 9$ -, $\omega 6$ - и $\omega 3$ -ацил-липидных десатураз, которые осуществляют реакцию десатурации ЖК, т. е. превращения одинарной связи в двойные между атомами углерода в положении 3, 6 и 9 соответственно [Лось, 2014]. Об активности этих ферментов можно косвенно судить по индексам SDR, ODR и LDR, которые рассчитывали на основании содержания стеариновой ($C_{18:0}$), олеиновой ($C_{18:1}$), линолевой ($C_{18:2}$) и линоленовой ($C_{18:3}$) ЖК.

Из полученных данных следует, что выход деревьев из состояния вынужденного покоя в зимне-весенний период (до начала их вегетации) сопровождался изменениями в актив-

ности ацил-липидных десатураз (табл. 2). Так, в фазу вынужденного покоя (январь–март) в НЛ почек березы повислой зафиксирована высокая активность $\omega 9$ -десатуразы (SDR) (около 0,90), обеспечивающей введение первой двойной связи в углеводородную цепь, которая снижалась только в мае, но по величинам оставалась выше в Якутии, чем в Карелии. По всей вероятности, в условиях многолетней мерзлоты в липидах почек березы повислой существует определенная взаимосвязь между экспрессией генов $\omega 9$ -ацил-липидной десатуразы, участвующей в биосинтезе олеиновой кислоты, и устойчивостью растений к низкой температуре. Зафиксированные высокие показатели индекса SDR, по-видимому, связаны также с функциональной ролью НЛ как энергетического и/или субстратного резерва, который используется не только в процессах, связанных с адаптацией почек березы повислой к низким температурам, но и при формировании в них зачаточных структур.

В условиях Карелии в почках березы повислой наибольшей активностью характеризовалась $\omega 6$ -десатураза, ответственная за превращение олеиновой кислоты в линолевую, о чем свидетельствуют высокие значения индекса ODR (в среднем 0,92), которые оставались относительно стабильными в течение всего изученного периода. В условиях Якутии они были почти вдвое ниже, увеличиваясь с января к маю (с 0,50 до 0,65).

Интересные данные получены для $\omega 3$ -десатуразы, обеспечивающей введение второй двойной связи: будучи минимальной по величине (0,28) в период экстремально низких температур в условиях Якутии, ее активность

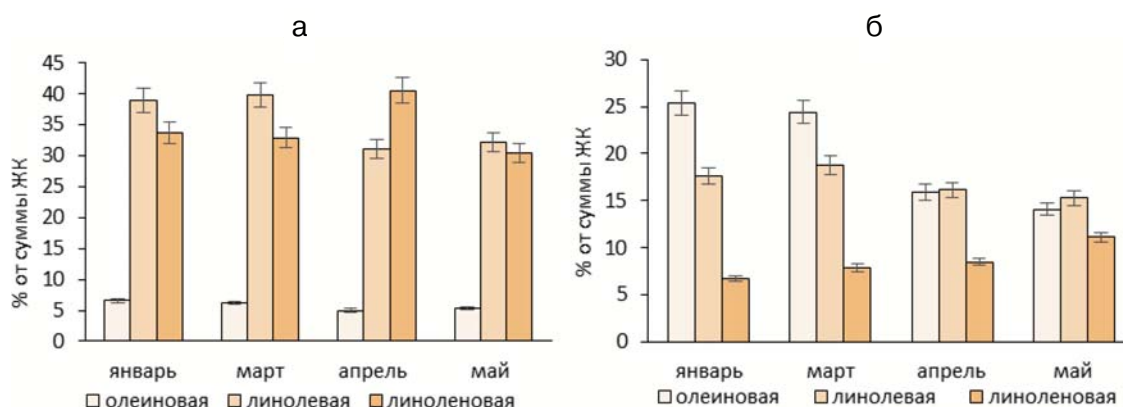


Рис. 3. Содержание олеиновой, линолевой и линоленовой ЖК в нейтральных липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б), в % от общей суммы ЖК

Fig. 3. The content of oleic, linoleic and linolenic FAs in the neutral lipids of silver birch buds during the winter-spring period in Karelia (a) and in Yakutia (b), % of total FAs

Таблица 2. Значения расчетных индексов, отражающих изменение активности ω 9- (SDR), ω 6- (ODR) и ω 3- (LDR) десатураз в нейтральных липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии

Table 2. Calculated values of indices reflecting changes in the activity of ω 9- (SDR, stearic desaturation ratio), ω 6- (ODR, oleic desaturation ratio) and ω 3- (LDR, linoleic desaturation ratio) desaturases in bud neutral lipids of silver birch in winter-spring period in conditions of Karelia and Yakutia

Индекс десатуразной активности Indice desaturation ratio	Месяцы Months							
	Январь January		Март March		Апрель April		Май May	
	Карелия Karelia	Якутия Yakutia	Карелия Karelia	Якутия Yakutia	Карелия Karelia	Якутия Yakutia	Карелия Karelia	Якутия Yakutia
SDR (ω 9)	0,86	0,90	0,89	0,93	0,70	0,84	0,67	0,83
ODR (ω 6)	0,92	0,50	0,91	0,51	0,94	0,61	0,92	0,65
LDR (ω 3)	0,46	0,28	0,45	0,30	0,57	0,34	0,49	0,42

Примечание. SDR, ODR, LDR – стеарил-, олеил- и линолеил-десатуразные отношения.

Note. SDR, ODR, LDR – stearoyl-, oleoyl- and linoleoyl-desaturase ratios.

к началу распускания почек здесь возросла в 1,5 раза и почти сравнялась с таковой в условиях Карелии. По-видимому, это обусловлено усилением синтеза линоленовой ЖК, которое зафиксировано в Якутии в мае. Отметим, что эти результаты согласуются с данными литературы о том, что увеличение доли линоленовой кислоты свидетельствует об усилении активности ω 3-десатуразы [Лось, 2014; Романова и др., 2016].

Описанная выше избирательность действия десатураз, скорее всего, обусловлена особенностями формирования фотосинтетического аппарата зачаточных органов в период внутривиточного развития в весенний период и направлена на сохранение их жизнеспособности не только к действию низких отрицательных, но и резких перепадов суточных температур, которые в Якутии наблюдаются до конца мая и размах колебаний которых часто достигает 20 °С, что связано с географическим положением данного региона [Junttila et al., 2003].

Добавим, что, согласно полученным нами данным, содержание ненасыщенных ЖК и индекс U/S в условиях Якутии сохранялись на максимальном уровне (в среднем 90,3 и 9,3 % соответственно) до апреля, когда произошел подъем температуры от экстремально низких значений до тех, которые обычно наблюдаются практически на всем протяжении ареала березы повислой в зимний период (в среднем около –20 °С). Очевидно, что на жирнокислотный состав липидов почек березы определяющее влияние оказывает в данном случае именно температура. Дополнительным лимитирующим фактором для древесных растений на территории Якутии является отрицательная

температура корнеобитаемого слоя почвы, отмечаемая на протяжении большей части года в условиях многолетней мерзлоты. В том числе и поэтому снежный покров в Якутии (рис. 4, а) сохраняется значительно дольше, чем в Карелии (рис. 4, б), и, соответственно, начало вегетации у березы повислой в условиях Якутии наблюдается в более поздние сроки по сравнению с Карелией.

В целом результаты исследований показали, что независимо от места произрастания березы повислой в зимне-весенний период в НЛ ее почек доля ненасыщенных ЖК преобладает над насыщенными, что отражалось в высоких значениях коэффициента U/S и DBI. Это соответствует утвердившемуся к настоящему времени мнению о роли ненасыщенных ЖК в низкотемпературной устойчивости растений [He, Ding, 2020; Nokhsorov et al., 2023]. Анализ жирнокислотного состава нейтральных липидов позволил выявить различия, отражающие природно-климатические особенности мест произрастания березы повислой. В частности, в условиях Карелии в НЛ почек березы повислой устойчиво преобладали ди- и триеновые жирные кислоты, а в Якутии – моно- и диеновые. Существенное накопление линолевой и линоленовой ЖК обусловили высокую активность ω 6- (ODR) и ω 3- (LDR) десатураз в почках деревьев, произрастающих в условиях Карелии. В условиях же Якутии в НЛ преобладала олеиновая кислота, что обеспечивалось высокой активностью ω 9-десатуразы (SDR) даже в апреле и мае. Это может свидетельствовать о наличии определенной взаимосвязи между экспрессией генов ω 9-десатуразы, участвующей в биосинтезе олеиновой кислоты, и механизмами низкотемпературной устойчивости в условиях вечной



Рис. 4. Деревья березы повислой, произрастающие на одной широте в контрастных по природно-климатическим условиям регионах России: (а) – в Якутии (62° с. ш. 130° в. д.) и (б) – в Карелии (62° с. ш. 34° в. д.) в один и тот же день – 14.04.2024 г.

Fig. 4. Silver birch, growing at the same latitude in contrasting climatic conditions in the regions of Russia: (a) – in Yakutia (62°N, 130°E) and (б) – Karelia (62°N, 34°E) on the same day 2024.04.14

мерзлоты. Вместе с тем зафиксированные высокие показатели индекса SDR, особенно у деревьев, растущих в Якутии, по-видимому, связаны с функциональной ролью нейтральных липидов не только как энергетического и/или субстратного резерва, который используется в процессах, связанных с адаптацией почек к низким температурам, но также и при формировании в них зачаточных структур.

Выводы

1. В НЛ почек березы повислой, произрастающей в условиях Карелии и Якутии, ненасыщенные ЖК преобладают над насыщенными. При этом доля ненасыщенных ЖК в почках выше у берез в Якутии по сравнению с березами в Карелии, несмотря на общую тенденцию их снижения по мере выхода растений из состояния вынужденного покоя.

2. С повышением температуры воздуха в зимне-весенний период в НЛ почек березы повислой величина коэффициента ненасыщенности снижается, а индекса двойной связи, напротив, несколько увеличивается у деревьев, растущих в Якутии, или остается почти неизменной у деревьев, растущих в условиях Карелии.

3. В условиях Карелии в почках березы повислой в жирнокислотном составе НЛ преобладают ди- и триеновые ЖК, а в условиях Якутии – моно- и диеновые, что, по-видимому, обусловлено природно-климатическими факторами мест произрастания, главным из которых является температура.

4. Значения индексов олеил- и линолеил-десатуразных отношений, косвенно свидетельствующих об активности $\omega 6$ - и $\omega 3$ -десатураз, в НЛ почек березы повислой в условиях Якутии увеличиваются с января к маю, тогда как в Карелии в зимне-весенний период они остаются неизменными, за исключением небольшого повышения в апреле.

5. Высокие показатели индекса стеароил-десатуразных отношений, обнаруженные в почках березы повислой (особенно произрастающей в Якутии), по-видимому, связаны с функциональной ролью НЛ, как энергетического и/или субстратного резерва, используемого не только в процессах, связанных с адаптацией почек к низким температурам, но и при формировании в них зачаточных структур.

6. В целом динамика изученных показателей НЛ в почках березы повислой, растущей в условиях Карелии и Якутии, определяется в зимне-весенний период преимущественно их

физиологическим состоянием и фазой развития сформированных в них зачаточных органов, но сроки прохождения фаз, а также состав и содержание жирных кислот – природно-климатическими условиями мест их произрастания.

Авторы выражают глубокую благодарность А. А. Перку, О. С. Серебряковой и Н. Е. Петровой за помощь в сборе растительного материала в Якутии и Карелии, а также М. К. Ильиной и И. В. Морозовой за частичную обработку первичных данных.

Литература

Алаудинова Е. В., Поваляева В. А., Миронов П. В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород Центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 3. Особенности обмена нейтральных липидов меристем почек *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2010. № 1. С. 67–74.

Иванова М. В., Макаренко С. П., Суворова Г. Г. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои *Picea obovata* в весенний период вегетации // Сибирский экологический журнал. 2018. № 2. С. 239–247. doi: 10.15372/SEJ20180208

Лось Д. А. Десатуры жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 372 с.

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 растительного сырья. 2016. № 2. С. 61–66. doi: 10.14258/jcprgm.201602732

Титов А. Ф., Таланова В. В. Локальное действие высоких и низких температур на растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 166 с.

Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с. (Тимирязевские чтения; 64)

Delgado M., Roslin T., Tikhonov G. et al. Differences in spatial versus temporal reaction norms for spring and autumn phenological events // PNAS. 2020. Vol. 117(49). P. 31249–31258. doi: 10.1073/pnas.2002713117

Grimberg Å., Lager I., Street N. R., Robinson K. M., Marttila S., Mähler N., Ingvarsson P. K., Bhalerao R. P. Storage lipid accumulation is controlled by photoperiodic signal acting via regulators of growth cessation and dormancy in hybrid aspen // New Phytol. 2018. Vol. 219, no. 2. P. 619–630. doi: 10.1111/nph.15197

He M., Ding N.-Z. Plant unsaturated fatty acids: Multiple roles in stress response // Front. Plant Sci. Sec. Plant Physiol. 2020. Vol. 11. Art. 562785 doi: 10.3389/fpls.2020.562785

Jaworski J. G., Stumpf P. K. Fat metabolism in higher plants. Properties of a soluble stearyl-acyl carrier protein desaturase from maturing *Carthamus tinctorius* // Arch. Biochem. Biophys. 1974. Vol. 162. P. 158–165.

Junttila O., Nilsen J., Igeland B. Effect of temperature on the induction of bud dormancy in ecotypes

of *Betula pubescens* and *Betula pendula* // Scand. J. For. Res. 2003. Vol. 18, no. 3. P. 208–217. doi: 10.1080/02827581.2003.9728291

Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plant // Plant Physiol. 1964. Vol. 39. P. 262–268.

Nokhsorov V. V., Senik S. V., Sofronova V. E., Kotlova E. R., Misharev A. D., Chirikova N. K., Dudareva L. V. Role of lipids of the evergreen shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to low temperature in the cryolithozone // Plants. 2023. Vol. 12, no. 1. Art. 15. doi: 10.3390/plants12010015

Piispanen R., Saranpää P. Seasonal and within-stem variations of neutral lipids in silver birch (*Betula pendula*) wood // Tree Physiol. 2004. Vol. 24, no. 9. P. 991–999. doi: 10.1093/treephys/24.9.991

Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // Nat. Genet. 2017. Vol. 49, no. 6. P. 904–912. doi: 10.1038/ng.3862

Semenova N. V., Makarenko S. P., Shmakov V. N., Konstantinov Y. M., Dudareva L. V. Fatty acid composition of total lipids from needles and cultured calluses of conifers *Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., and *Larix sibirica* Ledeb // Biochemistry (Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology. 2017. Vol. 11. P. 287–295. doi: 10.1134/S1990747817040092

Sidorov R. A., Tsydendambaev V. D. Biosynthesis of fatty oils in higher plants // Russ. J. Plant Physiol. 2014. Vol. 61, no. 1. P. 1–18. doi: 10.1134/S1021443714010130

Solovchenko A. E. Physiological role of neutral lipid accumulation in eukaryotic microalgae under stresses // Russ. J. Plant Physiol. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 167–176. doi: 10.1134/S1021443712020161

Strimbeck G. R., Schaberg P. G., Fossdal C. G., Schröder W. P., Kjellsen T. D. Extreme low temperature tolerance in woody plants // Front Plant. Sci. 2015. Vol. 6. Art. 884. doi: 10.3389/fpls.2015.00884

Upchurch R. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress // Biotechnol. Lett. 2008. Vol. 30. P. 967–977. doi: 10.1007/s10529-008-9639-z

Xiao R., Zou Y., Guo X., Li H., Lu H. Fatty acid desaturases (FADs) modulate multiple lipid metabolism pathways to improve plant resistance // Mol. Biol. Rep. 2022. Vol. 49. P. 9997–10011. doi: 10.1007/s11033-022-07568-x

References

Alaudinova E. V., Povalyaeva V. A., Mironov P. V. Lipids of meristems of forest-forming conifers of Central Siberia under conditions of low-temperature adaptation. 3. Features of neutral lipid metabolism of *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. bud meristems. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya* = *Chemistry of Plant Raw Materials*. 2010;1:67–74. (In Russ.)

Delgado M., Roslin T., Tikhonov G. et al. Differences in spatial versus temporal reaction norms for spring and autumn phenological events. *PNAS*. 2020;117(49): 31249–31258. doi: 10.1073/pnas.2002713117

Grimberg Å., Lager I., Street N. R., Robinson K. M., Marttila S., Mähler N., Ingvarsson P. K., Bhalerao R. P. Storage lipid accumulation is controlled by photoperiodic signal acting via regulators of growth cessation and dormancy in hybrid aspen. *New Phytologist*. 2018;219(2):619–630. doi: 10.1111/nph.15197

He M., Ding N.-Z. Plant unsaturated fatty acids: Multiple roles in stress response. *Front. Plant Sci. Sec. Plant Physiol*. 2020;11:562785. doi: 10.3389/fpls.2020.562785

Ivanova M. V., Makarenko S. P., Suvorova G. G. Fatty acid composition of total lipids of *Picea obovata* needles in the spring growing season. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Siberian Ecological Journal*. 2018; 2:239–247. doi: 10.15372/SEJ20180208 (In Russ.)

Jaworski J. G., Stumpf P. K. Fat metabolism in higher plants. Properties of a soluble stearyl-acyl carrier protein desaturase from maturing *Carthamus tinctorius*. *Arch. Biochem. Biophys*. 1974;162:158–165.

Junttila O., Nilsen J., Igeland B. Effect of temperature on the induction of bud dormancy in ecotypes of *Betula pubescens* and *Betula pendula*. *Scand. J. For. Res*. 2003;18(3):208–217. doi: 10.1080/02827581.2003.9728291

Los' D. A. Fatty acid desaturases. Moscow: Nauchnyi mir; 2014. 372 p. (In Russ.)

Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plant. *Plant Physiol*. 1964;39:262–268.

Nokhsorov V. V., Senik S. V., Sofronova V. E., Kotlova E. R., Misharev A. D., Chirikova N. K., Dudareva L. V. Role of lipids of the evergreen shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to low temperature in the cryolithozone. *Plants*. 2023;12(1):15. doi: 10.3390/plants12010015

Piispanen R., Saranpää P. Seasonal and within-stem variations of neutral lipids in silver birch (*Betula pendula*) wood. *Tree Physiol*. 2004;24(9):991–999. doi: 10.1093/treephys/24.9.991

Romanova I. M., Zhivet'ev M. A., Dudareva L. V., Graskova I. A. Dynamics of fatty acid composition and activity of acyl-lipid desaturases in the needles of *Pinus sylvestris*

L., growing in the Irkutsk Region. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2016;2:61–66. doi: 10.14258/jcprm.201602732 (In Russ.)

Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch. *Nature Genetics*. 2017;49(6):904–912. doi: 10.1038/ng.3862

Semenova N. V., Makarenko S. P., Shmakov V. N., Konstantinov Y. M., Dudareva L. V. Fatty acid composition of total lipids from needles and cultured calluses of conifers *Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm., *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., and *Larix sibirica* Ledeb. *Biochemistry (Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology*. 2017;11:287–295. doi: 10.1134/S1990747817040092

Sidorov R. A., Tsydendambaev V. D. Biosynthesis of fatty oils in higher plants. *Russ. J. Plant Physiol*. 2014;61(1):1–18. doi: 10.7868/S0015330314010138

Solovchenko A. E. Physiological role of neutral lipid accumulation in eukaryotic microalgae under stresses. *Russ. J. Plant Physiol*. 2012;59(2):167–176. doi: 10.1134/S1021443712020161

Strimbeck G. R., Schaberg P. G., Fossdal C. G., Schröder W. P., Kjellsen T. D. Extreme low temperature tolerance in woody plants. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:884. doi: 10.3389/fpls.2015.00884

Titov A. F., Talanova V. V. Local effect of high and low temperatures on plants. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. 312 p. (In Russ.)

Trunova T. I. Plant and low-temperature stress. (Timiryazev Readings; 64). Moscow: Nauka; 2007. 54 p. (In Russ.)

Upchurch R. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. *Biotechnol. Lett*. 2008;30:967–977. doi: 10.1007/s10529-008-9639-z

Xiao R., Zou Y., Guo X., Li H., Lu H. Fatty acid desaturases (FADs) modulate multiple lipid metabolism pathways to improve plant resistance. *Mol. Biol. Rep*. 2022;49:9997–10011. doi: 10.1007/s11033-022-07568-x

Поступила в редакцию / received: 18.04.2024; принята к публикации / accepted: 26.04.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории лесных биотехнологий

e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

д-р биол. наук, чл.-корр. РАН, профессор, руководитель лаборатории экологической физиологии растений

e-mail: titov@krc.karelia.ru

Татарина Татьяна Дмитриевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник отдела экспериментальной биологии растений мерзлотных экосистем

e-mail: t.tatarinova@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Vetchinnikova, Lidiia

DSc (Biol.), Chief Researcher

Titov, Alexander

DSc (Biol.), RAS Corr. Fellow, Professor, Head of Laboratory

Tatarinova, Tatiana

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Пономарев Анатолий Гаврильевич

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
отдела экспериментальной биологии растений
мерзлотных экосистем

e-mail: anaponomarev@yandex.ru

Васильева Ирина Вениаминовна

инженер-исследователь отдела экспериментальной
биологии растений мерзлотных экосистем

e-mail: ira_spira_vas@mail.ru

Ponomarev, Anatoly

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Vasileva, Irina

Research Engineer