

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

ОСОБЕННОСТИ ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ГЛИКОЛИПИДОВ В ПОЧКАХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В РАЗНЫХ ПРИРОДНО- КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

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

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 особенности состава жирных кислот (ЖК) и активности ацил-липидных десатураз гликолипидов в почках березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающей на одной широте – 62° с. ш., но на разной долготе – 34° и 130° в. д., в Карелии и Якутии соответственно. Установлено, что независимо от места произрастания в зимне-весенний период в гликолипидах, входящих в состав мембран хлоропластов зачаточных органов, сформированных в почках, происходят сходные изменения. В частности, доля ненасыщенных ЖК, которые преобладают над насыщенными, увеличивается в период с января по май. Одновременно с этим повышаются значения коэффициента ненасыщенности и индекса двойной связи. В Карелии в период вынужденного покоя (январь–март) в ненасыщенных ЖК преобладали диеновые, а с повышением температуры воздуха (апрель–май) – триеновые ЖК. В Якутии наблюдалась такая же картина, но повышение доли триеновых ЖК отмечено только к началу вегетации (в мае), что очевидно связано с низкой температурой не только воздуха, но и корнеобитаемого слоя почвы в условиях многолетней мерзлоты. Выход деревьев из состояния вынужденного покоя сопровождался повышением активности $\omega 9$ - и $\omega 6$ -десатураз, о чем свидетельствовали высокие значения индексов, отражающих соответственно стеароил- (SDR) и олеоил- (ODR) десатуразные отношения. Резкое увеличение индекса LDR (линолеил-десатуразных отношений) к началу вегетации позволило предположить, что увеличение доли линоленовой ЖК (вследствие усиления активности $\omega 3$ -десатуразы) является одним из факторов повышения устойчивости тканей зачаточных побегов не только к перепадам температуры воздуха в весенний период, но и к изменению световых условий при распускании почек. Но если в условиях Карелии накопление линоленовой ЖК в гликолипидах зафиксировано уже в апреле, то в Якутии – только в мае. На основании полученных данных и анализа литературы авторы пришли к заключению, что в зимний период активность десатураз обусловлена главным образом общим физиологическим состоянием деревьев, а в весенний – фазой внутриспочечного развития зачаточных органов.

Ключевые слова: береза повислая; *Betula pendula* Roth; почки; адаптация; низкие отрицательные температуры; гликолипиды; жирные кислоты; десатуразы; Карелия; Якутия

Для цитирования: Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Татаринова Т. Д. Особенности жирнокислотного состава гликолипидов в почках березы повислой, произрастающей в разных природно-климатических условиях // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 8. С. 14–26. doi: 10.17076/eco1990

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН, FMEN-2021-0018) и Института биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения РАН (FWRS-2021-0024).

L. V. Vetchinnikova^{1*}, A. F. Titov², T. D. Tatarinova³. FEATURES OF THE FATTY ACID COMPOSITION OF GLYCOLIPIDS IN BUDS OF SILVER BIRCH GROWING UNDER DIFFERENT NATURAL AND CLIMATIC CONDITIONS

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 the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (41 Lenin Ave., 677980 Yakutsk, Russia)

The specific features of the fatty acid (FA) composition and activity of acyl-lipid desaturases in bud glycolipids were studied in silver birch (*Betula pendula* Roth) growing at the same latitude – 62° N but at different longitudes – 34° and 130° E – in Karelia and Yakutia, respectively. Studies showed that the changes happening in the winter-spring season in glycolipids within the chloroplast membranes of primordia developing inside buds were quite similar in both regions. To wit, the share of unsaturated FAs, which prevail over saturates FAs, grew from January through May. At the same time, the unsaturation index and the double bond index also increased. During the endogenous dormancy period in Karelia (January–March), unsaturated FAs were dominated by dienoic acids, and after a temperature rise (in April–May) by trienoic FAs. The pattern in Yakutia was the same, but the rise in the share of trienoic FAs took place only by the onset of the growing season (in May), which is obviously due to low temperatures of both the air and the root layer of soil in a permafrost region. Awakening from exogenous dormancy was accompanied by a rise in the activity of ω9- and ω6-desaturases, as evidenced by high values of the indices representing stearoyl- (SDR) and oleoyl- (ODR) desaturase ratios, respectively. A sharp rise in the LDR (linoleoyl-desaturase ratio) at the onset of the growing season suggests that an increase in the share of linolenic acid (induced by higher ω3-desaturase activity) is a factor that promotes the resistance of primordial shoot tissues both to abrupt air temperature variations in spring and to the change in the light conditions during bud break. Where in Karelia a rise in linolenic FA in glycolipids was observed already in April, in Yakutia it only happened in May. Having analyzed the new data and the literature, the authors have come to the conclusion that desaturase activity in winter is mainly governed by the overall physiological status of the tree, while the determinant in spring is the phase of primordia development inside the bud.

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

For citation: Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Tatarinova T. D. Features of the fatty acid composition of glycolipids in buds of silver birch growing under different natural and climatic conditions. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 8. P. 14–26. doi: 10.17076/eco1990

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) and the Institute for Biological Problems of the Cryolithozone of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (FWRS-2021-0024).

Введение

Древесные растения в течение своего длительного жизненного цикла постоянно подвергаются действию различных факторов внешней среды, и в первую очередь климатических. Среди последних наиболее сильное влияние оказывает температура, значительные колебания которой наблюдаются в течение суток, от месяца к месяцу, по сезонам и по годам. Однако в процессе длительной эволюции растения смогли приспособиться к этому, реагируя, например, на сезонные колебания температуры изменением сроков прохождения фенологических фаз [Grimberg et al., 2018]. При этом показано, что такого рода сдвиги более выражены на этапе весеннего развития растений по сравнению с осенним и чаще наблюдаются в условиях высоких широт Северного полушария, где средние температуры воздуха ниже по сравнению с Южным [Delgado et al., 2020]. Важно, что смещение сроков начала вегетации, вызванное, в частности, действием пониженных температур, на более поздние даты даже на несколько дней может существенно сокращать общую продолжительность вегетационного периода [Cook et al., 2021; Roslin et al., 2021].

Как показано в многочисленных исследованиях, устойчивость растений к продолжительному действию низких положительных и отрицательных температур формируется в результате комплекса различных структурных и физиолого-биохимических изменений в клетках и тканях [Трунова, 2007; Титов, Таланова, 2011; Theocharis et al., 2012; Strimbeck et al., 2015], в числе которых важная роль отводится жирнокислотному составу мембранных липидов [Los et al., 2013; Лось, 2014; He, Ding, 2020; Xiao et al., 2022]. Экспериментально доказано, что увеличение уровня ненасыщенных жирных кислот приводит к снижению температуры фазового перехода липидов из жидкокристаллического состояния в твердое и тем самым обеспечивает необходимую текучесть и функциональную активность мембран при отрицательных температурах воздуха [Grimberg et al., 2018; Hernández, Sejudo, 2021].

Изучению жирнокислотного состава липидов и их роли в реакции растений на действие факторов внешней среды посвящена обширная литература, однако в большинстве случаев такие работы проводятся на травянистых растениях, как правило, имеющих сельскохозяйственное значение [Попов и др., 2020]. Древесные растения изучены в этом плане гораздо хуже, хотя следует иметь в виду,

что крона у них находится относительно высоко над землей и в отличие от травянистых растений не имеет в зимний период защиты в виде снежного покрова. В имеющихся публикациях по изучению ЖК-состава липидов древесных растений работы выполнены преимущественно на хвойных видах [Алаудинова и др., 2010; Нохсоров и др., 2019]. Хотя в холодной и умеренной зонах Евразии широко представлены и лиственные породы, такие как, например, береза, которая благодаря высокой экологической пластичности формирует здесь мелколиственные леса или выступает в качестве примеси к хвойным породам [Ветчинникова, Титов, 2021]. При этом ее адаптационный потенциал может по-разному проявляться в неодинаковых природно-климатических условиях. Следует также иметь в виду, что у березы особо чувствительным к продолжительному действию низких температур органом являются почки, несущие зачаточные гофрированные листовые пластинки, мембраны хлоропластов которых представлены преимущественно гликолипидами.

Исходя из вышеизложенного целью данной работы явилось сравнительное изучение динамики жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз гликолипидов в зимне-весенний период в почках березы повислой, деревья которой произрастают в Карелии и Якутии, расположены на одной широте, но значительно удалены друг от друга в долготном направлении и находятся в существенно разных природно-климатических условиях.

Материалы и методы

Объектом исследования были деревья березы повислой *Betula pendula* Roth, произрастающие на территории Республики Карелия (северо-западная часть Евразии) и Республики Саха (Якутия) (северо-восточная часть Евразии). Материалом для исследований служили вегетативные почки и смешанные, несущие, соответственно, зачаточные органы только вегетативных побегов или одновременно вегетативных и генеративных (женских соцветий). Сбор образцов для исследования проводили в зимне-весенний период (с января по май) индивидуально с трех (одних и тех же в каждом регионе) деревьев, которые по внешним признакам являются типичными для данного вида и произрастают в местообитаниях, расположенных на одной широте – 62° с. ш., но удаленных друг от друга более чем на 5 тыс. км в направлении с запада (окрестности г. Петрозаводска, 34° в. д.) на восток (окрестности г. Якутска, 130° в. д.).

Оба региона, где проводилось исследование, имеют сходный фотопериод, но существенно различаются по температурно-влажностному режиму. В частности, в Карелии климат умеренно-континентальный, переходный к морскому, с возвратными потеплениями в зимний период и заморозками в весенний, а в Якутии – резко континентальный, со сверхнизкими зимними температурами (до –60 °С), без возвратных потеплений, но с резкими перепадами дневной и ночной температуры в весенний период. Среднегодовое количество осадков в Карелии по сравнению с Якутией выше более чем в два раза [Filatov et al., 2019; Ананичева и др., 2021]. Дополнительным фактором, лимитирующим рост и развитие растений на территории Якутии, является многолетняя мерзлота. Климатические показатели в период сбора материала исследований в целом не отличались от среднегодовых (табл. 1).

Липиды из тканей (0,5 г сухой массы) извлекали смесью хлороформа и метанола (2:1 по объему) с добавлением воды. Для выделения гликолипидов (ГЛ) из суммарных липидов использовали колоночную хроматографию [Simola, Koskimies-Soininen, 1984; Piispanen, Saranpää, 2004]. Метилловые эфиры жирных кислот (ЖК) получали в присутствии ацетилхлорида и разделяли на газожидкостном

хроматографе «Хроматэк – Кристалл-5000 М.1» (Россия) с использованием капиллярной колонки HP-INNOWAX (50 м × 0,32 мм) при температурах: пламенно-ионизационного детектора – 240 °С, термостата – 180 °С (изотерма), испарителя – 220 °С и скорости газа-носителя (азот) 50 мл/мин. ЖК идентифицировали сравнением времени удерживания со стандартными ЖК (Supelco 37 component Fame Mix, Германия), а также сопоставлением индекса эквивалентной длины цепи экспериментально полученных компонентов с известными [Сиймер и др., 1971; Nakamura et al., 2014]. Количественное определение ЖК проводили методом внутреннего стандарта (маргаиновая кислота). Вычисляли содержание индивидуальных ЖК, а также их групп, объединенных по числу двойных связей в углеводородной цепочке: насыщенные (двойные связи отсутствуют) и ненасыщенные (с одной двойной связью – моноеновые, с двумя двойными связями – диеновые, с тремя двойными связями – триеновые).

Индекс двойной связи DBI (double bond-index) и коэффициент ненасыщенности U/S (unsaturated/saturated, ненасыщенные/насыщенные ЖК) рассчитывали по формулам Лайонса с соавт. [Lyons et al., 1964]. Об активности ω9-, ω6- и ω3-ацил-липидных десатураз, катализирующих введение двойных связей

Таблица 1. Некоторые характеристики климата Карелии и Якутии, на территории которых произрастает береза повислая [Климатические...]

Table 1. Some climatic characteristics of Karelia and Yakutia, where the silver birch grows [Climatic...]

Характеристика климата Climate characteristics	Карелия Karelia	Якутия Yakutia
Географические координаты Geographic coordinates	62°N, 34°E	62°N, 130°E
Тип климата Climate type	умеренно-континентальный, переходный к морскому moderate continental transitional to marine	резко континентальный extreme continental
Безморозный период (дни) Frost-free period (days)	120–130	78–126
Средняя температура воздуха, °С Average air temperature, °С		
годовая annual	+2,8...+3,3	–8,3...–8,8
в январе in January	–8,8...–10,2	–46,6...–48,5
в июле in July	+16,4...+16,9	+18,5...+21,8
Число дней с температурой воздуха Number of days with air temperature		
> +5 °С	159–165	109–128
> +10 °С	112–114	72–97
Годовое количество осадков, мм Annual precipitation, mm	550–750	173–293

в углеводородные цепи соответственно олеиновой (C_{18:1}), линолевой (C_{18:2}) и линоленовой (C_{18:3}) ЖК, судили по величине индексов, отражающих стеароил- (SDR), олеоил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения, рассчитанные на основании содержания (% от суммы ЖК) компонентов типа C₁₈ [Jaworski, Stumpf, 1974; Алаудинова, Миронов, 2009; Розенцвет и др., 2012].

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

Обработку данных трех биологических и трех-пяти химических повторностей проводили с помощью общепринятых методов с использованием статистического пакета программ Microsoft Excel. В статье обсуждаются величины, являющиеся статистически достоверными при $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Согласно полученным данным, в зимне-весенний период в ГЛ почек березы повислой ненасыщенные ЖК преобладали над насыщенными, но их сумма была выше в условиях Карелии (80,7–83,3 % от суммы ЖК) по сравнению с Якутией (63,8–74,7 %) (табл. 2). При этом в Карелии доля ненасыщенных ЖК хотя и незначительно, но повышалась с января по май, а насыщенных, напротив, плавно снижалась. В Якутии по мере выхода растений из состояния вынужденного покоя к началу вегетации в ГЛ также наблюдали увеличение ненасыщенных ЖК,

но здесь в марте их сумма была выше почти на 15 %, а в мае – на 11 % по сравнению с январем.

Рост ненасыщенных ЖК в составе ГЛ почек березы повислой в зимне-весенний период повлек за собой увеличение коэффициента ненасыщенности (U/S) и индекса двойной связи (DBI) (табл. 2). При этом значения U/S в изученный период были почти в 2 раза выше в Карелии по сравнению с Якутией, за исключением марта. Значения DBI оказались не только близкими, но и почти синхронно изменялись от января к маю независимо от места произрастания деревьев и фазы их развития.

Определенные особенности выявлены в соотношении и динамике моно-, ди- и триеновых ЖК в ГЛ. В частности, в период вынужденного покоя (январь–март) в почках березы повислой преобладали диеновые ЖК (рис. 1) независимо от места ее произрастания. В апреле в условиях Якутии доля диеновых ЖК сохранилась на том же уровне, а в Карелии существенно уменьшилась (в 1,8 раза) на фоне увеличения (в 2,2 раза) триеновых ЖК. Очевидно, низкая температура воздуха и более медленное оттаивание почвы в условиях многолетней мерзлоты сдерживают в весенний период начало активной деятельности корневой системы растений в Якутии. В результате начало вегетации деревьев, произрастающих на одной широте (62° с. ш.), но на разной долготе (34° и 130° в. д. в Карелии и Якутии соответственно), происходит в разные сроки (рис. 2). Согласно полученным данным, вегетация березы повислой в северо-западной части ее ареала по сравнению с северо-восточной наступает раньше не менее чем на 10 дней.

Таблица 2. Общая характеристика гликолипидов, содержащихся в почках березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии

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

Месяц Month	Карелия Karelia				Якутия Yakutia			
	S	U	U/S	DBI	S	U	U/S	DBI
Январь January	19,34	80,66	4,17	2,06	36,20	63,79	1,76	2,08
Март March	19,26	80,74	4,19	2,07	21,57	78,43	3,64	2,13
Апрель April	18,46	81,54	4,42	2,48	29,71	70,29	2,37	2,15
Май May	16,70	83,30	4,99	2,77	25,31	74,69	2,95	2,74

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

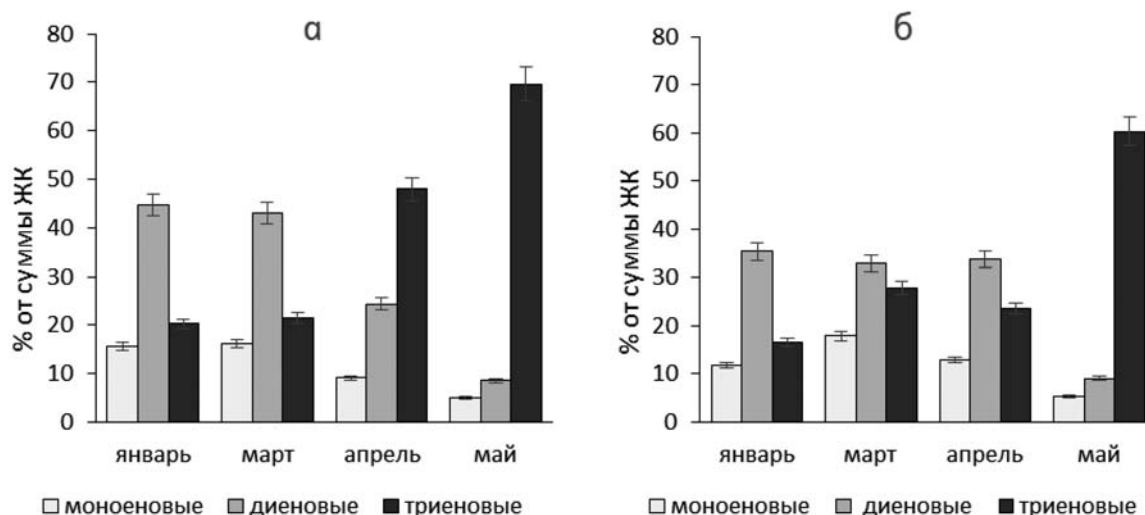


Рис. 1. Относительное содержание моно-, ди- и триеновых ЖК в гликолипидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б)

Fig. 1. The relative content of mono-, di- and trienoic fatty acids (FAs) in the glycolipids of silver birch buds during the winter-spring period in Karelia (a) and in Yakutia (b), % of total FAs

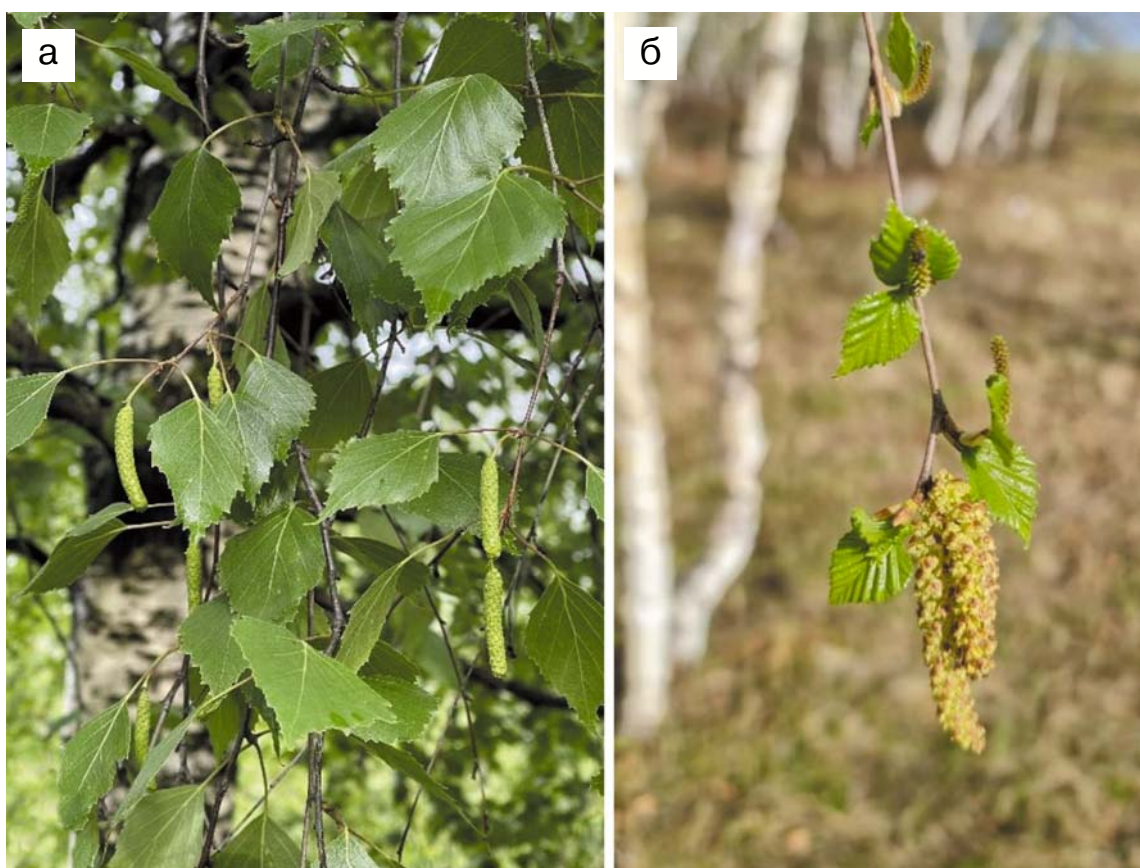


Рис. 2. Деревья березы повислой, произрастающие на одной широте в контрастных по природно-климатическим условиям регионах России, на разных фазах развития: (а) – в Карелии (62° с. ш. 34° в. д.) и (б) – в Якутии (62° с. ш. 130° в. д.) в один и тот же день 28.05.2024 г.

Fig. 2. Silver birch trees, growing at the same latitude in contrasting natural and climatic conditions in the regions of Russia at different developmental phases: (a) – in Karelia (62°N, 34°E) and (b) – in Yakutia (62°N, 130°E) on the same day (2024.05.28)

К примеру, 28 мая 2024 г. в окрестностях г. Петрозаводска (62° с. ш. 34° в. д.) у березы повислой наблюдали активный рост листовой пластинки и даже формирование плодовой сережки (рис. 2, а). В окрестностях г. Якутска (62° с. ш. 130° в. д.) в тот же день наблюдалось лишь начало роста листовой пластинки и одновременное с ним цветение пестичных (женских) соцветий (после их выхода из почек) и тычиночных (мужских) (рис. 2, б). Интересно, что в мае, несмотря на контрастность условий произрастания и различия в фенофазах развития деревьев, в обоих регионах в ГЛ почек березы повислой доминировали триеновые ЖК (69,6 и 60,3 % в Карелии и Якутии соответственно) (рис. 1).

В ГЛ почек березы повислой в зимне-весенний период развития основной среды монотонных была олеиновая ЖК ($C_{18:1}$), среди диеновых – линолевая ($C_{18:2}$), а среди триеновых – линоленовая ($C_{18:3}$). В условиях Карелии в период вынужденного покоя (январь–март) в составе ненасыщенных ЖК преобладала линолевая (около 37 %). Повышение температуры воздуха (апрель–май) повлекло за собой увеличение линоленовой ЖК, доля которой к маю достигла 67 % (рис. 3). В Якутии также наблюдали высокий уровень линолевой ЖК (около 35 %), но по продолжительности он сохранялся дольше – с января по апрель. К началу вегетации (в мае) независимо от континентальности климата в ГЛ почек березы повислой доминировала линоленовая ЖК (67,0 и 59,4 % в Карелии и Якутии соответственно). В этом проявилась сходная реакция ГЛ, содержащихся в почках деревьев

березы повислой, на действие факторов внешней среды в весенний период независимо от природно-климатических условий места их произрастания.

Накопление линоленовой ЖК в гликолипидах, которые сосредоточены преимущественно в тилакоидных мембранах хлоропластов, по всей вероятности, связано с подготовкой фотосинтетического аппарата зачаточных структур вегетативных и генеративных органов, сформировавшихся в почках, к началу раскрытия последних. Основная функция хлоропластов заключается в преобразовании энергии света в химическую энергию, от которой в значительной степени зависит жизнедеятельность растений. Однако, как известно, их мембраны проявляют высокую чувствительность к колебаниям факторов внешней среды [Cook et al., 2021]. Имеются сведения, что ненасыщенные ЖК способствуют восстановлению комплекса фотосистемы II в случае ее повреждения светом [Allakhverdiev et al., 2009]. Ранее показано также, что высокий уровень накопления линоленовой ЖК в суммарных липидах хвои ели сибирской *Picea obovata* в условиях Восточной Сибири совпадает с весенним максимумом содержания хлорофиллов в ССК (светособирающем комплексе) [Иванова и др., 2018]. Имеются и другие доказательства, подтверждающие важную роль ГЛ в сохранении стабильного функционирования мембран хлоропластов в условиях действия на растения неблагоприятных факторов внешней среды, в первую очередь таких, как свет и температура [Hernández, Cejudo, 2021].

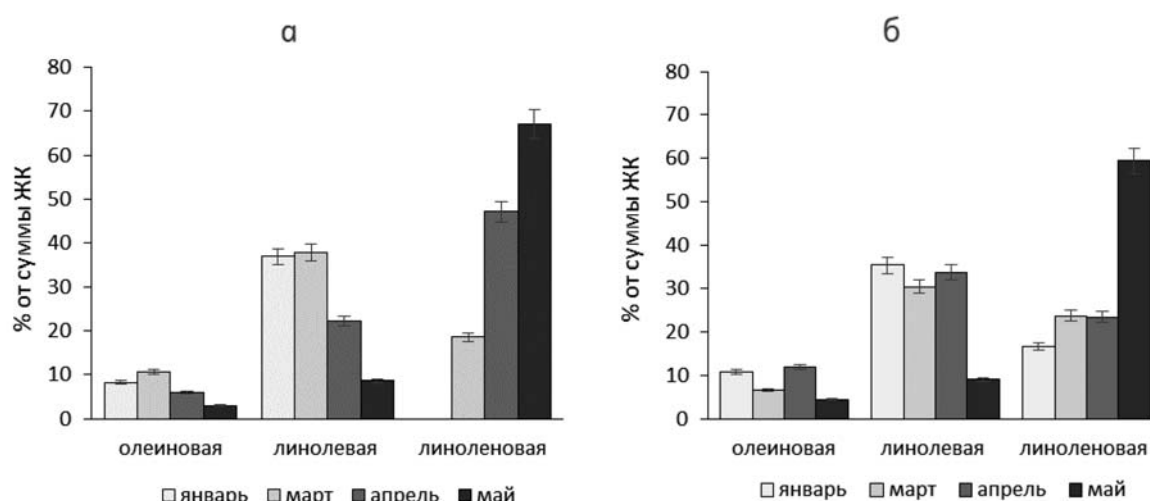


Рис. 3. Относительное содержание олеиновой, линолевой и линоленовой ЖК в гликолипидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б)

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

Среди насыщенных ЖК основными в ГЛ были пальмитиновая ($C_{16:0}$) и стеариновая ($C_{18:0}$). Доля пальмитиновой ЖК в почках березы повислой устойчиво снижалась в зимне-весенний период, но ее значения в Якутии были выше по сравнению с Карелией (например, в январе – 26,1 и 16,9 %, в мае – 20,9 и 15,6 % соответственно). Стеариновая ЖК в условиях Карелии стабильно присутствовала в период вынужденного покоя деревьев березы повислой (2,4 %), но к началу вегетации (в мае) уменьшилась в 4 раза (до 0,6 %). В Якутии ее максимальное содержание зафиксировано в январе (9,5 %), когда температура воздуха была –45 °С и даже ниже. К началу вегетации доля стеариновой ЖК снизилась (до 3,7 %), но по абсолютным значениям была выше, чем в Карелии.

Рассматривая текучесть мембран в качестве основного параметра, обеспечивающего их нормальное функционирование в период низких зимних температур, необходимо оценивать активность ω 9-, ω 6- и ω 3-ацил-липидных десатураз [Cook et al., 2021], которые повышают уровень ненасыщенности липидов в результате превращения одинарной связи, характерной для насыщенных ЖК, в двойную между определенными атомами углерода. На данный момент принято проводить ее косвенную оценку по величине индексов, отражающих стеариол- (SDR), олеол- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения.

В ГЛ почек березы повислой устойчиво высокий уровень активности ω 9-ацил-липидной десатуразы, обеспечивающей введение первой двойной связи в углеводородную цепь, наблюдали по индексу SDR, причем его значения в Карелии были выше по сравнению с Якутией

в 1,5 раза, кроме апреля, когда они сравнялись и составили около 0,7. Это свидетельствует о значительной активности ω 9-ацил-липидной десатуразы, направленной на превращение стеариновой ЖК в олеиновую и образование тем самым субстрата для дальнейшего синтеза ди- и триеновых ЖК.

Максимальная активность зафиксирована у ω 6-десатуразы, ответственной за превращение олеиновой кислоты в линолеовую. На это указывают высокие значения индекса ODR в ГЛ почек березы повислой (0,87–0,96 и 0,83–0,94 в условиях Карелии и Якутии соответственно), которые имели тенденцию увеличения с января по май (табл. 3) за исключением небольшого понижения в марте в Карелии (на 0,03) или в апреле в Якутии (на 0,06). Снижение ODR сопровождалось накоплением олеиновой ЖК, при этом в период вынужденного покоя ее доля варьировала от 6 до 12 %, но к началу вегетации снизилась вдвое (рис. 3).

Интересными оказались данные по индексу LDR, значения которого в наиболее холодный зимний период были наименьшими (0,32), а к началу вегетации увеличились почти втрое (0,88) независимо от места произрастания деревьев. Это говорит о том, что олеиновая кислота по мере ее образования не накапливалась, а превращалась в линолеовую (с января по апрель), а затем – в линоленовую (в мае) (благодаря увеличению активности ω 3-ацил-липидной десатуразы), придавая биологическим мембранам большую текучесть, необходимую не только для выживания, но и для внутрипочечного развития зачаточных структур вегетативных и генеративных органов березы повислой в зимне-весенний период (рис. 3).

Таблица 3. Значения индексов, отражающих изменение активности ω 9-, ω 6- и ω 3- десатураз в гликолипидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии

Table 3. Values of indices reflecting changes in the activity of ω 9-, ω 6- and ω 3- desaturases in bud glycolipids of silver birch in winter-spring period in conditions of Karelia and Yakutia

Месяц Month	Карелия Karelia			Якутия Yakutia		
	SDR (ω 9)	ODR (ω 6)	LDR (ω 3)	SDR (ω 9)	ODR (ω 6)	LDR (ω 3)
Январь January	0,77	0,87	0,32	0,53	0,83	0,32
Март March	0,79	0,84	0,33	0,58	0,89	0,44
Апрель April	0,70	0,92	0,68	0,67	0,83	0,41
Май May	0,81	0,96	0,89	0,55	0,94	0,87

Примечание. SDR, ODR, LDR – стеариол-, олеол- и линолеил-десатуразные отношения.

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

Однако накопление линоленовой ЖК в ГЛ по срокам происходило позднее в условиях Якутии (в мае), чем в Карелии (в апреле), что, по-видимому, обусловлено влиянием природно-климатических факторов, характерных для местообитания деревьев.

В целом полученные результаты хорошо согласуются с общепринятой точкой зрения о том, что накопление ненасыщенных ЖК в составе ГЛ является одним из важных механизмов, обеспечивающих высокую устойчивость растений к действию природно-климатических факторов, и в первую очередь низких отрицательных температур. Так, в зимне-весенний период содержание ненасыщенных ЖК в ГЛ почек березы повислой в условиях Карелии превышает 80 % (от суммы ЖК), а в Якутии – варьирует от 64 до 78 %. Одновременно с этим происходит увеличение значений не только коэффициента ненасыщенности и индекса двойной связи, но и активности ацил-липидных десатураз. В частности, в период вынужденного покоя в ГЛ почек березы повислой наблюдается высокая активность $\omega 6$ -десатуразы, ответственной за синтез линолевой ЖК. Резкое повышение активности $\omega 3$ -десатуразы (в 2,7 раза) в ГЛ способствовало синтезу линоленовой ЖК, доля которой в почках березы повислой к началу вегетации увеличилась в условиях Карелии в 1,4 раза, а в Якутии – в 2,5. По всей вероятности, это обусловлено тем, что зачаточные органы вегетативных и генеративных побегов, сформированные в почках, содержат хлоропласты, тилакоидные мембраны которых состоят преимущественно из ГЛ, содержащих, как правило, 60–70 % триеновых ЖК [Hernández, Cejudo, 2021], основной из которых является линоленовая. Результаты исследований дают также основания предположить, что на ЖК-состав гликолипидов почек березы повислой оказывает влияние не только температура воздуха и почвы (особенно в условиях многолетней мерзлоты), но и световой фактор, действие которого они испытывают с началом вегетации при распускании почек. Помимо этого, исследование показало, что сроки начала вегетации березы повислой в условиях Якутии, где климат резко континентальный, в весенний период сдвигаются на более поздние по сравнению с Карелией, где климат умеренно-континентальный, переходный к морскому. Однако только на основании представленных в статье данных трудно однозначно судить о причинах, определяющих сдвиги в сроках прохождения фенофаз березы повислой, произрастающей в разных природно-климатических условиях.

С одной стороны, они могут отражать адаптационный потенциал березы повислой, который по-разному реализуется в условиях Карелии и Якутии, а с другой – в условиях Якутии в процессе эволюции могла обособиться ее восточноазиатская географическая разновидность (раса), которая некоторыми авторами рассматривается в качестве самостоятельного вида – березы плосколистной *Betula platyphylla* Sukacz [Schenk et al., 2008; Выводцев, Тютрин, 2012; Скворцов и др., 2022].

Выводы

1. В гликолипидах почек березы повислой, произрастающей в двух разных регионах (Карелия и Якутия), находящихся на одной широте, но на значительном удалении друг от друга, ненасыщенные ЖК преобладают над насыщенными, доля которых увеличивается с января по май (при этом их количество в почках деревьев в условиях Карелии выше, чем в Якутии, за исключением марта, когда их значения были близки). Эти изменения сопровождались повышением коэффициента ненасыщенности и индекса двойной связи.

2. В Карелии в условиях умеренно континентального климата в период вынужденного покоя (январь–март) в гликолипидах почек березы повислой преобладали диеновые ЖК, а с повышением температуры воздуха (апрель–май) – триеновые ЖК. В Якутии повышение доли триеновых ЖК наблюдали только в мае, что, по-видимому, обусловлено низкой температурой не только воздуха, но и корнеобитаемого слоя почвы в условиях многолетней мерзлоты.

3. В гликолипидах почек березы повислой независимо от места произрастания выявлена высокая активность $\omega 6$ - и $\omega 3$ -десатураз, о чем свидетельствует увеличение индексов олеил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразных отношений. При этом значения $\omega 9$ -десатуразы (SDR), катализирующей синтез олеиновой ($C_{18:1}$) ЖК, были выше в условиях Карелии по сравнению с Якутией почти в 1,5 раза, за исключением апреля, когда они оказались приблизительно равными.

4. Усиление почти втрое наблюдаемой в мае активности $\omega 3$ -десатуразы (рассчитанной на основании LDR) в гликолипидах почек березы повислой позволяет предположить, что увеличение доли линоленовой ($C_{18:3}$) ЖК к началу вегетации повышает устойчивость тканей зачаточных вегетативных и генеративных органов не только к перепадам температуры воздуха в весенний период, но и к изменению световых условий при распускании почек.

5. На примере березы повислой, произрастающей в Карелии и Якутии, показано, что в гликолипидах почек, несущих зачаточные структуры побегов, происходят во многом сходные изменения, выражающиеся: а) в повышении коэффициента ненасыщенности и индекса двойной связи с января по май; б) в преобладании диеновых ЖК (за счет линолевой) в период вынужденного покоя, а триеновых (за счет линоленовой) – в мае; в) в устойчиво высоком подъеме активности $\omega 9$ - (SDR) и $\omega 6$ - (ODR) десатураз в зимне-весенний период и быстром росте $\omega 3$ - (LDR) десатуразы – к началу вегетации. По-видимому, активность десатураз в зимний период обусловлена прежде всего общим физиологическим состоянием деревьев, а в весенний – фазой внутрипочечного развития зачаточных органов. Указанные изменения в гликолипидах, наряду со многими другими физиолого-биохимическими изменениями, которые происходят в растениях в зимне-весенний период, выступают в качестве причины более поздних сроков начала вегетации березы повислой, произрастающей в более экстремальных условиях, характерных для Якутии.

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

Литература

Алаудинова Е. В., Миронов П. В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород Центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2009. № 2. С. 71–76.

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.

Ананичева М. Д., Литвиненко Т. В., Филиппова В. В. Изменение климата в Республике Саха (Якутия) и его влияние на население: инструментальные измерения и наблюдения местных жителей // Географическая среда и живые системы. 2021. № 3. С. 6–21. doi: 10.18384/2712-7621-2021-3-6-21

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Пространственная и возрастная структура популяций березы повислой и карельской березы // Труды Карельского

научного центра РАН. 2021. № 11. С. 22–38. doi: 10.17076/eb1501

Выводцев Н. В., Тютрин С. А. Изучение роста березы плосколистной (*Betula platyphylla* Suk.) // Ученые заметки ТОГУ. 2012. Вып. 3, № 1. С. 18–28.

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

Климатические данные регионов. ФГБУ «ВНИИГМИ-МЦД» [Электронный ресурс]. URL: <http://www/meteo.ru/data> (дата обращения: 04.11.2024).

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

Нохсоров В. В., Дударева Л. В., Петров К. А. Состав и содержание липидов и их жирных кислот в хвое *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. при закаливании к низкой температуре в условиях криолитозоны Якутии // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 4. С. 286–294. doi: 10.1134/S0015330319040109

Попов В. Н., Нарайкина Н. В., Пчелкин В. П. Роль $\omega 3$ -ацил-липидных десатураз жирных кислот в низкотемпературном закаливании *Solanum tuberosum* L. // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 5. С. 547–553. doi: 10.31857/S0015330320040120

Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С., Гребенкина Т. М., Головкин Т. К. Влияние кратковременных и продолжительных колебаний факторов среды на состав липидов *Plantago media* (L.) в условиях Южного Тимана // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1/3. С. 791–799.

Сиймер Э. Х., Таутс О. В., Мейстер К. Э. Рассчитанные значения ЭДЦ cis-полиеновых метилен-разделенных жирных кислот // Труды Таллинского политех. ин-та. Серия А. 1971. № 300. С. 73–78.

Скворцов К. И., Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю., Якубов В. В., Кузьмина Е. Ю., Кириченко В. Е. Новые данные о распространении березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.) в Олуторском районе Корякского округа (Камчатский край) // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 1. С. 89–97. doi: 10.17076/bg1531

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)

Allakhverdiev S. I., Los D. A., Murata N. Regulatory roles in photosynthesis of unsaturated fatty acids in membrane lipids // Lipids in Photosynthesis: Essential and Regulatory Functions / Wada H., Murata N., eds. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. P. 373–388.

Cook R., Lupette J., Benning C. The role of chloroplast membrane lipid metabolism in plant environmental responses // Cells. 2021. Vol. 10, no 3. Art. 706. doi: 10.3390/cells10030706

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

Filatov N., Baklagin V., Efremova T., Nazarova L., Palshin N. Climate change impacts on the watersheds of lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data // *Inland Waters*. 2019. Vol. 9, no 2. P. 130–141. doi: 10.1080/20442041.2018.1533355

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

Hernández M. L., Cejudo F.J. Chloroplast lipids metabolism and function. A redox perspective // *Front. Plant Sci.* 2021. Vol. 12. Art. 712022. doi: 10.3389/fpls.2021.712022

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.

Los D. A., Mironov K. S., Allakhverdiev S. I. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions // *Photosynth. Res.* 2013. Vol. 116, no. 2–3. P. 489–509. doi: 10.1007/s11120-013-9823-4

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.

Nakamura Yu., Shimizu K., Ando Ya. Gas chromatographic equivalent chain length (ECL) values of fatty acid methyl esters on a highly polar ionic liquid column, SLBIL111 // *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.* 2014. Vol. 64, no. 1. P. 9–16.

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

Roslin T., Antão L., Hållfors M. et al. Phenological shifts of abiotic events, producers and consumers across a continent // *Nat. Climate Change*. 2021. Vol. 11, no. 3. P. 241–248. doi: 10.1038/s41558-020-00967-7

Schenk M. F., Thienpont C.-H., Koopman W. J. M., Gilissen L. J. W. J., Smulders M. J. M. S. Phylogenetic relationships in *Betula* (*Betulaceae*) based on AFLP markers // *Tree Genet. Genomes*. 2008. Vol. 4. P. 911–924. doi: 10.1007/s11295-008-0162-0

Simola L. K., Koskimies-Soininen K. Comparison of glycolipids and plastids in callus cells and leaves of *Alnus* and *Betula* // *Plant Cell Physiol.* 1984. Vol. 25. P. 1329–1340.

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

Theocharis A., Clément Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature // *Planta*. 2012. Vol. 235. P. 1091. doi: 10.1007/s00425-012-164/-y

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., Mironov P. V. Lipids of the meristems of the main coniferous edificators from Central Siberia under low-temperature adaptation: 2. Features of the fatty acid metabolism of phospholipids from winter meristems of *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L., and *Pinus sylvestris* L. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2009;2:71–76. (In Russ.)

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.)

Allakhverdiev S. I., Los D. A., Murata N. Regulatory roles in photosynthesis of unsaturated fatty acids in membrane lipids. Wada H. and Murata N. eds. *Lipids in photosynthesis: Essential and regulatory functions*. Dordrecht: Springer Netherlands; 2009. P. 373–388.

Ananicheva M. D., Litvinenko T. V., Filippova V. V. Climate change in the Republic of Sakha (Yakutia) and its impact on the population: instrumental measurement and observations of the local population. *Geograficheskaya sreda i zhivye sistemy = Geographical Environment and Living Systems*. 2021;(3):6–21. (In Russ.). doi: 10.18384/2712-7621-2021-3-6-21

Climatic data of the regions. FGBU VNIIGMI-MTSD (All-Russia Research Institute of Hydrometeorological Information, World Data Centre). (In Russ.). URL: <http://meteo.ru/data> (accessed: 04.11.2024).

Cook R., Lupette J., Benning C. The role of chloroplast membrane lipid metabolism in plant environmental responses. *Cells*. 2021;10(3):706. doi: 10.3390/cells10030706

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

Filatov N., Baklagin V., Efremova T., Nazarova L., Palshin N. Climate change impacts on the watersheds of lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data. *Inland Waters*. 2019;9(2):130–141. doi: 10.1080/20442041.2018.1533355

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;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

- Hernández M. L., Cejudo F. J. Chloroplast lipids metabolism and function. A redox perspective. *Front. Plant Sci.* 2021;12:712022. doi: 10.3389/fpls.2021.712022
- 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. (In Russ.). doi: 10.15372/SEJ20180208
- 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.
- Los D. A. Fatty acid desaturases. Moscow: Nauchnyi mir; 2014. 372 p. (In Russ.)
- Los D. A., Mironov K. S., Allakhverdiev S. I. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions. *Photosynth. Res.* 2013;116; (2–3):489–509. doi: 10.1007/s11120-013-9823-4
- 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.
- Nakamura Yu., Shimizu K., Ando Ya. Gas chromatographic equivalent chain length (ECL) values of fatty acid methyl esters on a highly polar ionic liquid column, SLBIL111. *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.* 2014;64(1): 9–16.
- Nokhsorov V. V., Dudareva L. V., Petrov K. A. Composition and content of lipids and their fatty acids in the pine needles of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ledeb. during hardening to low temperature under cryolithozone conditions in Yakutia. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*. 2019;66(4): 286–294. (In Russ.). doi: 10.1134/s1021443719040101
- Piispanen R., Saranpää P. Seasonal and within-stem variations of neutral lipids in silver birch (*Betula pendula*) wood. *Tree Physiology*. 2004;24(9):991–999. doi: 10.1093/treephys/24.9.991
- Popov V. N., Naraikina N. V., Pchelkin V. P. Role of fatty acid ω 3 acyl-lipid desaturases in low-temperature hardening of *Solanum tuberosum* L. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*. 2020;67(5):547–553. (In Russ.). doi: 10.31857/S0015330320040120
- Roslin T., Antão L., Hållfors M. et al. Phenological shifts of abiotic events, producers and consumers across a continent. *Nature Climate Change*. 2021;11(3): 241–248. doi: 10.1038/s41558-020-00967-7
- Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S., Grebenkina T. M., Golovko T. K. Influence of short-term and long fluctuations of factors of environment on the content of lipids *Plantago media* L. in the conditions of Southern Timan. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk = Izvestia of Samara Scientific Center of the RAS*. 2012;14(1/3):791–799. (In Russ.)
- Schenk M. F., Thienpont C.-H., Koopman W. J. M., Gilissen L. J. W. J., Smulders M. J. M. S. Phylogenetic relationships in *Betula* (Betulaceae) based on AFLP markers. *Tree Genet. Genomes*. 2008;4:911–924. doi: 10.1007/s11295-008-0162-0
- Seimer E. Kh., Tauts O. V., Meister K. E. Calculated EDC values of cis-polyene methyleneseparated fatty acids. *Trudy Tallinskogo politekh. in-ta. Seriya A = Trudy Tallinn Polytechnic. Inst. Ser. A*. 1971;(300):73–78. (In Russ.)
- Simola L. K., Koskimies-Soininen K. Comparison of glycolipids and plastids in callus cells and leaves of *Alnus* and *Betula*. *Plant Cell Physiol.* 1984;25:1329–1340.
- Skvortsov K. I., Neshataeva V. Yu., Neshataev V. Yu., Yakubov V. V., Kuzmina E. Yu., Kirichenko V. E. New data on the distribution of Japanese white birch (*Betula platyphylla* Sukacz.) in the Olyutorsky District of the Koryak Okrug (Kamchatsky Krai). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2022;1:89–97. (In Russ.). doi: 10.17076/bg1531
- 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
- Theocharis A., Clément Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature. *Planta*. 2012;235:1091. doi: 10.1007/s00425-012-164/-y
- 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. Moscow: Nauka; 2007. 54 p. (Timiryazev Readings, 64). (In Russ.)
- Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Spatial and age structure of silver birch and curly birch populations. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2021;11:22–38. (In Russ.). doi: 10.17076/eb1501
- Vyvodtsev N. V., Tyutrin S. A. Management-volume inventory of Asian white birch (*Betula platyphylla* Suk.). *Uchenye zametki TOGU = Electronic scientific journal "Scientists notes PNU"*. 2012;3(1):18–28. (In Russ.)
- 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: 06.11.2024; принята к публикации / accepted: 12.12.2024.
 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

CONTRIBUTORS:

Vetchinnikova, Lidia

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher

Титов Александр Федорович

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

e-mail: titov@krc.karelia.ru

Татаринова Татьяна Дмитриевна

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

e-mail: t.tatarinova@gmail.com

Titov, Alexander

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

Tatarinova, Tatiana

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher