

Оригинальная статья

Жирнокислотный состав фосфолипидов 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

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Российская Федерация

²Институт биологии Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Российская Федерация

³Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Российская Федерация

✉ vetchin@krc.karelia.ru

Аннотация

Изучена динамика жирнокислотного состава фосфолипидов в зимне-весенний период (январь–май) в почках *Betula pendula* Roth в условиях Карелии и Якутии. Для выделения фосфолипидов из суммарных липидов использовали колоночную хроматографию, а для разделения жирных кислот – газовую. Об активности ацил-липидных десатураз судили по величине индексов, отражающих стеароил- (SDR), олеоил-(ODR) и линолеил- (LDR) десатуразные отношения. Показано, что в период внутривисочечного развития зачаточных органов у березы повислой, независимо от места ее произрастания, в фосфолипидах преобладают ненасыщенные жирные кислоты. В период вынужденного покоя среди них преобладали диеновые, но к началу вегетации их доля снижалась на фоне увеличения триеновых жирных кислот. Эти изменения сопровождались небольшим повышением индекса двойной связи. Коэффициент ненасыщенности, напротив, уже в марте возрастал почти вдвое, что особенно явно проявилось в Якутии. Одновременно с этим показаны высокие значения индексов SDR и ODR, косвенно свидетельствующих об активном участии ω9- и ω6-десатураз в поддержании жидкокристаллического состояния фосфолипидов. LDR по значениям было наименьшим, однако к началу вегетации как в Карелии, так и в Якутии оно увеличилось почти в 3 раза. Высказано предположение, что в фосфолипидах почек березы повислой, произрастающей в Карелии и Якутии, в зимне-весенний период жидкожесткое состояние фосфолипидов мембран клеток меристематических тканей поддерживается за счет высокой активности десатураз, но наиболее заметную реакцию на воздействие температуры среди них проявила ацил-липидная ω3-десатураза. Помимо этого, в Якутии в процессе эволюции у березы повислой выработался дополнительный механизм, связанный со значительным снижением оводненности клеток и тканей, что также способствует сохранению упорядоченного состояния фосфолипидов и их функций, особенно в период действия экстремально низких отрицательных температур воздуха и многолетней мерзлоты.

Ключевые слова: *Betula pendula*, адаптация, десатуразы, жирные кислоты, фосфолипиды, Карелия, Якутия

Финансирование. Финансирование исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» (Институт леса КарНЦ РАН – № FMEN-2021-0018) и Института биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук (№ FWRS-2021-0024).

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

Для цитирования: Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Татарина Т.Д., Пономарев А.Г., Васильева И.В. Жирнокислотный состав фосфолипидов в почках березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2024;29(4):597–607. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-4-597-607>

Fatty acid composition of phospholipids in silver birch buds in the winter-spring period in Karelia and Yakutia

Lidiia V. Vetchinnikova^{✉,1}, Alexander F. Titov², Tatiana D. Tatarinova³, Anatoly G. Ponomarev³, Irina V. Vasilyeva³

¹Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation

²Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation

³Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation

✉vetchin@krc.karelia.ru

Abstract

Changes in the fatty acid composition of phospholipids in buds during the winter-spring period (January–May) were studied in silver birch (*Betula pendula* Roth) growing in Karelia and Yakutia. Phospholipids were isolated from total lipids using column chromatography, while fatty acids were separated through gas chromatography. The metrics for acyl-lipid desaturase activity were represented by the ratios of stearoyl- (SDR), oleoyl- (ODR), and linoleoyl- (LDR) desaturases. Our findings demonstrate that, regardless of geographical location, the predominant phospholipid fraction during the development of primordia within the bud consists of unsaturated fatty acids. During the period of exogenous bud dormancy, dienoic acids were the most prevalent; however, their share declined by the onset of the growing season, while the proportion of trienoic acids increased. These changes were accompanied by a slight rise in the double bond index. Conversely, the unsaturation index nearly doubled by March, with this change being particularly pronounced in Yakutia. Simultaneously, the SDR and ODR values were high, indirectly indicating the active involvement of $\omega 9$ and $\omega 6$ desaturases in maintaining the liquid-crystalline state of phospholipids. The LDR value in phospholipids was the lowest, yet it nearly tripled by the onset of the growing season in both Karelia and Yakutia. We hypothesize that the liquid state of phospholipids in the cell membranes of meristematic tissue in the buds of silver birch growing in Karelia and Yakutia during the winter-spring period is sustained by high desaturase activity, with the most significant response to temperature changes observed in acyl-lipid $\omega 3$ desaturase. Furthermore, through the course of evolution, silver birch in Yakutia has developed an additional mechanism that involves a pronounced reduction in cell and tissue water content, which also contributes to maintaining an ordered state of phospholipids and their functions, particularly when exposed to extremely low air temperatures and permafrost.

Keywords: *Betula pendula*, adaptation, desaturases, fatty acids, phospholipids, Karelia, Yakutia

Funding. This study was funded by the federal budget of Russia through the state assignment for the Karelian Research Centre RAS (Forest Research Institute KarRC RAS – No. FMEN-2021-0018) and the Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS (No. FWRS-2021-0024).

Acknowledgements. Lipid analysis was conducted using the equipment of the Core Facility “Analytical Laboratory” of the Forest Research Institute of the KarRC of the RAS.

For citation: Vetchinnikova L.V., Titov A.F., Tatarinova T.D., Ponomarev A.G., Vasilyeva I.V. Fatty acid composition of phospholipids in silver birch buds in the winter-spring period in Karelia and Yakutia. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2024;29(4):597–607. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-4-597-607>

Введение

Береза повислая (*Betula pendula* Roth) благодаря значительному адаптационному потенциалу имеет обширный ареал, находящийся преимущественно в умеренном климатическом поясе (между 62–68° с.ш.), и является здесь важной лесообразующей породой. Хотя в северной части ареала в целом ее роль в формировании лесного покрова не столь велика и может при этом

заметно варьировать. Например, на территории Евразии в северо-восточной части ареала, к которой относится Республика Карелия, береза повислая занимает около 12 % от лесопокрытой площади, а в северо-западной – в Республике Саха (Якутия) – только 1,4 %. Тем не менее, несмотря на относительно небольшое участие березы повислой в формировании лесного покрова на указанных территориях она играет важную био-

геоэкологическую роль, выполняя климаторегулирующую, водоохранную и почвозащитную функции [1, 2].

Как известно, основным фактором среды, лимитирующим рост растений на северной границе умеренного климата, является дефицит тепла, который может по-разному проявлять себя вдоль широтного градиента. В частности, в природно-климатических условиях Центральной Якутии возможность выживания растений главным образом определяется экстремально низкими температурами воздуха (до $-60\text{ }^{\circ}\text{C}$) в зимний период, резкими перепадами, существующими между дневными и ночными температурами в межсезонье, а также отрицательной температурой корнеобитаемого слоя почвы, фиксируемой здесь на протяжении большей части года (вследствие не только пониженной температуры приземного слоя воздуха, но и многолетней мерзлоты). В отличие от этого, в Карелии, расположенной на одной с Якутией широте, среднегодовая температура воздуха на $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ выше, что обусловлено близостью Атлантического океана, накладывающей явный отпечаток на своеобразие растительного и животного мира.

У березы повислой особо чувствительным органом к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды, включая низкие температуры, являются почки (несущие зачаточные вегетативные и/или генеративные органы) [3], а первичной мишенью в условиях низкотемпературного воздействия (особенно продолжительного по времени и экстремального по значениям) обычно выступают клеточные мембраны [4]. Наблюдаемые в этом случае структурные перестройки в мембранах затрагивают все их составляющие, включая фосфолипиды и их наиболее лабильные компоненты, которыми считаются жирные кислоты (ЖК) [5, 6], вызывая при этом определенные функциональные изменения. В частности, увеличение под влиянием низкой температуры доли ненасыщенных ЖК в фосфолипидах обуславливает более рыхлую упаковку полиеновых ЖК в липидном бислое мембран, что в свою очередь влечет за собой изменение физических свойств мембранных липидов, улучшая возможности их функционирования за счет увеличения текучести и пластичности [7, 8].

Исходя из вышесказанного, целью данной работы явилось сравнительное изучение изменений жирнокислотного состава и активности десатураз фосфолипидов 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 и ее восточно-азиатская географическая раса, которая рядом авторов рассматривается в качестве самостоятельного вида – березы плосколистной (*B. platyphylla* Sukacz.) [9, 10], произрастающие на территории Республики Карелия (в окрестностях г. Петрозаводск, $61^{\circ}79'$ с.ш., $34^{\circ}35'$ в.д.) и Республики Саха (Якутия) (окрестности г. Якутска, $62^{\circ}15'$ с.ш., $129^{\circ}37'$ в.д.). Выбранные для исследования деревья по внешним признакам являются 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-восточной и северо-западной 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 – резкоконтинентальный с зимними температурами до $-60\text{ }^{\circ}\text{C}$. Вегетационный период в Карелии (в районе г. Петрозаводск) обычно длится около 4,6 мес. (примерно с 14 мая по 2 октября), а в Якутии (в районе г. Якутск) – 3,5 мес. (примерно с 21 мая по 6 сентября). Среднесуточная температура в Карелии и в Якутии в январе составляет около $-9,5$ и $-47,6\text{ }^{\circ}\text{C}$, а в июле $+16,6$ и $+20,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ соответственно [11, 12]. Значительно регионы различаются и по годовому количеству осадков (в среднем 650 и 230 мм в Карелии и Якутии соответственно). Климатические показатели в период сбора материала исследований в целом не отличались от среднемноголетних (табл. 1).

Материалом для исследований служили почки деревьев, несущие зачаточные органы вегетативных (ауксибласты или брахибласты, соответственно удлиненные или укороченные побеги) и/или генеративных (женские соцветия) побегов, сбор которых осуществляли с января по май, т. е. в период, когда выживаемость растений напрямую зависела от действия факторов внешней среды и, главным образом, от температуры.

Некоторые климатические характеристики северо-западной (Республика Карелия) и северо-восточной (Республика Саха (Якутия)) частей ареала березы повислой [13]

Climatic characteristics of the north-western region (Republic of Karelia) and north-eastern region (Republic of Sakha (Yakutia)) within the distribution range of the silver birch [13]

Характеристика	Карелия	Якутия
Географические координаты	62° с.ш., 34° в.д.	62° с.ш., 130° в.д.
Тип климата	Переходный от морского к континентальному	Резко-континентальный
Продолжительность солнечного сияния, часов за год	1650–1750	2228–2258
Годовое количество осадков, мм	550–750	173–293
Безморозный период, дней	120–130	78–126
Температура воздуха, °С		
средняя годовая	+2,8 ... +3,3	-8,3 ... -8,8
средняя в январе	-8,8 ... -10,2	-46,6 ... -48,5
средняя в июле	+16,4 ... +16,9	+18,5 ... +21,8
Число суток с температурой воздуха > +5 °С	159–165	109–128
Число суток с температурой воздуха > +10 °С	112–114	72–97

Содержание воды в почках оценивали после высушивания тканей при температуре 105 °С до постоянных значений и вычисляли по формуле $[(FW - DW)/FW] \times 100 \%$, где FW – сырая биомасса, а DW – сухая.

Экстракцию липидов из тканей (0,5 г сухой массы) осуществляли смесью хлороформа и метанола (2:1 по объему) с добавлением воды. Разделение липидов на фракции проводили методом колоночной хроматографии с использованием силикагеля (размер зерен – 75–150 мкм, Sigma). В качестве колонки служили пипетки Пастера длиной 145 мм. Фракцию фосфолипидов извлекали метанолом [14]. Метилловые эфиры жирных кислот (ЖК) получали 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. ЖК идентифицировали сравнением времени удерживания со стандартными ЖК (Supelco 37 component Fame Mix, Германия), а также сопоставлением эквивалентной длины цепи экспериментально полученных компонентов с известными длинами [15]. Вычисляли содержание индивидуальных ЖК, а также их групп, объединенных по числу двойных связей в угле-

родной 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 [16]. 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), олеоил- (ODR) и линолеил- (LDR) десатуразных отношений, рассчитанным на основании содержания (% от суммы ЖК) компонентов типа C₁₈ [17].

Обработку полученных данных проводили с помощью общепринятых методов с использованием статистического пакета программ Microsoft Excel. На рисунках приведены средние арифметические значения трех и более независимых опытов и их стандартные отклонения. В статье обсуждаются только величины, являющиеся статистически достоверными при $P \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что, независимо от места произрастания деревьев, в фосфолипидах преобладали ненасыщенные ЖК, сумма которых варьировала от 67,7 до 77,4 % в условиях Карелии и от 68,4 до 80,1 % – в Якутии (рис. 1).

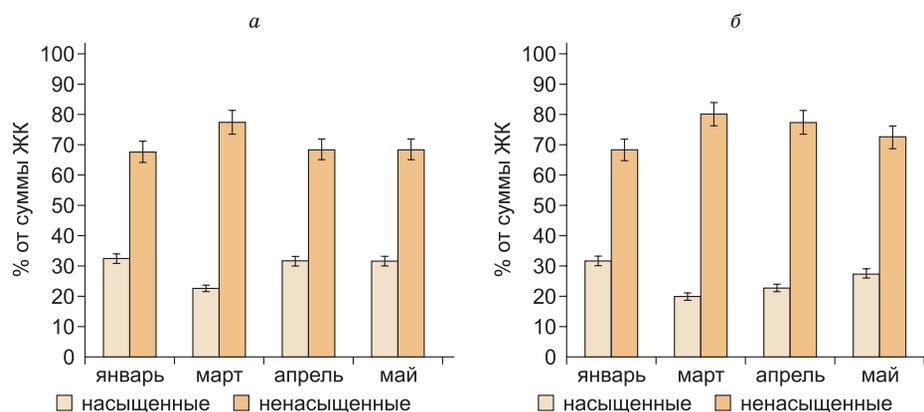


Рис. 1. Содержание насыщенных и ненасыщенных ЖК в фосфолипидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б)

Fig. 1. The content of saturated and unsaturated fatty acids (FAs) in the phospholipids of silver birch buds during the winter-spring period in Karelia (a) and Yakutia (b), % of total FAs

Причем в течение зимне-весеннего периода в условиях Карелии их значения сохранялись почти на одном уровне за исключением некоторого повышения, отмеченного в марте (на 10 %). В Якутске наблюдали такое же повышение ненасыщенных ЖК в марте, но в весенний период (по май включительно) их доля снижалась более плавно, чем в Карелии.

Изменения, происходившие в соотношении ненасыщенных и насыщенных ЖК, нашли отражение в снижении коэффициента ненасыщенности (U/S), который характеризует степень ненасыщенности липидов (табл. 2). Так, в марте его значения в Карелии увеличились в 1,6 раза, в Якутии – даже вдвое. Величина индекса двойной связи (DBI), характеризующая их количество в молекулах ненасыщенных ЖК, была относительно стабильной, повышаясь незначительно

и почти синхронно в обоих регионах к началу вегетации. В этом проявилась сходная реакция на действие факторов внешней среды со стороны фосфолипидов, содержащихся в почках деревьев березы повислой, произрастающих на значительном расстоянии друг от друга в местообитаниях, контрастных по природно-климатическим условиям. Вместе с тем, определенные различия по значениям изученных показателей проявились в весенний период, когда в условиях Якутии U/S был выше DBI (в 1,7 раза), особенно в марте–апреле, в Карелии аналогичные различия были отмечены только в марте.

Определенные изменения выявлены нами и по соотношению отдельных групп – моно-, ди-, триеновых ЖК в фосфолипидах почек березы повислой, доля которых также зависела от физиологического состояния и фазы развития сфор-

Таблица 2

Показатели, характеризующие ненасыщенность ЖК состава фосфолипидов почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии

Table 2

Indicators describing the composition of unsaturated fatty acids (FAs) in the bud phospholipids of silver birch during the winter-spring season in Karelia and Yakutia

Показатель	Месяцы							
	Январь		Март		Апрель		Май	
	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия
U/S	2,09	2,16	3,43	4,01	2,17	3,41	2,17	2,63
DBI	2,00	1,99	2,02	2,04	2,16	2,06	2,26	2,27

Примечание. U/S – коэффициент ненасыщенности, DBI – индекс двойной связи.

Note. U/S – unsaturation coefficient, DBI – double bond index.

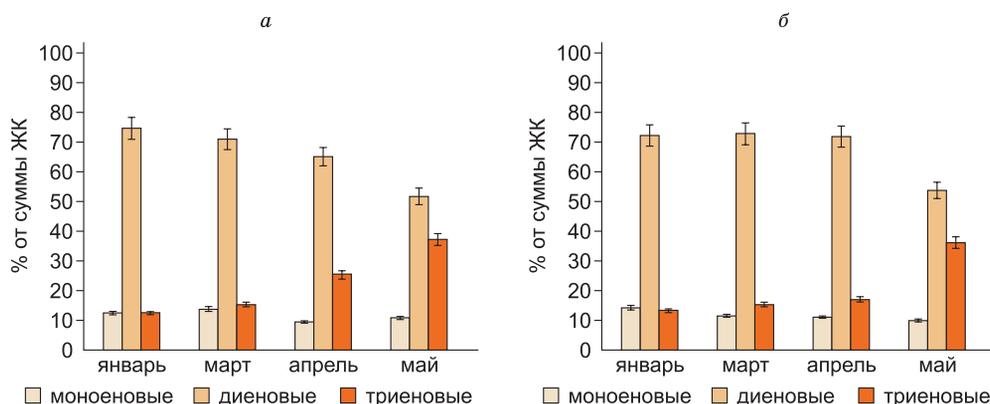


Рис. 2. Содержание моно-, ди- и триеновых ЖК в фосфолипидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б)

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

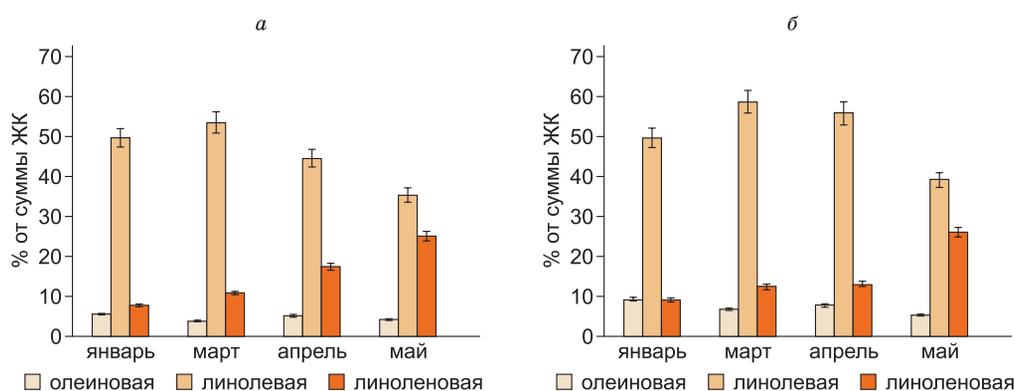


Рис. 3. Содержание олеиновой, линолевой и линоленовой ЖК в фосфолипидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (а) и Якутии (б)

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

мированных в них зачаточных органов в зимне-весенний период (рис. 2). В частности, независимо от места произрастания деревьев в период вынужденного покоя (январь–март) в фосфолипидах преобладали диеновые ЖК. В апреле в условиях Карелии происходило их небольшое снижение (на 5 %) на фоне увеличения триеновых ЖК (в 1,7 раза), а в условиях Якутии сходную динамику отмечали только в мае. Очевидно, это обусловлено тем, что процесс внутривисочечного развития зачаточных органов вегетативных и/или генеративных побегов, сформированных в почках березы повислой в Якутии, является более длительным, чем в Карелии, поскольку в условиях многолетней мерзлоты более медленное оттаивание почвы сдерживает начало активной деятельности корневой системы и вегетации растений в целом.

Анализ состава ЖК и их динамики в отдельных группах фосфолипидов показал следующее. Среди ненасыщенных ЖК основной уровень моноеновых определяла олеиновая ЖК ($C_{18:1}$), диеновых – линолевая ($C_{18:2}$), а триеновых – линоленовая ($C_{18:3}$). В период действия наиболее низких отрицательных температур (январь) в фосфолипидах почек березы повислой преобладала линолевая ЖК (около 50 %) (рис. 3). Повышение температуры воздуха (апрель–май) повлекло за собой увеличение доли линоленовой ЖК (до 26 %) на фоне снижения линолевой (в 1,5 раза относительно максимального ее содержания в марте). В целом динамика накопления отдельных ЖК в фосфолипидах, содержащихся в почках березы повислой, растущей в разных частях ареала, носила сходный характер: доля линолевой ЖК снижалась, а линоленовой – возрастала в зимне-весен-

Величина расчетных индексов, отражающих изменение активности ω 9- (SDR), ω 6- (ODR) и ω 3- (LDR) десатураз в фосфолипидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии и Якутии

Table 3

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 the phospholipids of silver birch buds during the winter-spring period in Karelia and Yakutia

Индекс десатуразной активности	Месяцы							
	Январь		Март		Апрель		Май	
	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия
SDR (ω 9)	0,71	0,70	0,78	0,84	0,74	0,87	0,80	0,72
ODR (ω 6)	0,91	0,86	0,95	0,91	0,92	0,90	0,94	0,93
LDR (ω 3)	0,13	0,15	0,17	0,17	0,28	0,19	0,41	0,40

Примечание. SDR, ODR, LDR – стеароил-, олеоил- и линолеил-десатуразные отношения.

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

ний период. Однако в условиях Карелии более заметно она проявилась в апреле, а в условиях Якутии – только в мае.

Сравнительный анализ активности ω 9-ацил-липидной десатуразы, обеспечивающей введение первой двойной связи в углеводородную цепь, показал, что индекс стеароил-десатуразных отношений (SDR) в фосфолипидах почек березы повислой находился на довольно высоком уровне как в Карелии, так и в Якутии – 0,71–0,80 и 0,70–0,87 соответственно (табл. 3). При этом в условиях Карелии его значения постепенно повышались с января по май. В Якутске динамика была сходной, за исключением мая, когда величина данного показателя снизилась в 1,3 раза по сравнению с апрелем.

Наибольшей активностью характеризовалась ω 6-десатураза, ответственная за превращение олеиновой кислоты в линолеовую, о чем свидетельствуют высокие значения индекса ODR (до 0,95 и 0,93 в Карелии и Якутии соответственно), которые имели тенденцию увеличения по мере выхода деревьев из состояния вынужденного покоя до начала их вегетации, но более заметной она была в условиях криолитозоны.

Линолеил-десатуразные отношения (LDR) по значениям были наименьшими и варьировали от 0,13 до 0,41 и от 0,15 до 0,40 в Карелии и Якутии соответственно. Однако активность ω 3-ацил-липидной десатуразы в фосфолипидах в зимне-весенний период постепенно усиливалась, а к началу вегетации увеличилась в 3,2 и 2,7 раза в Карелии и Якутии соответственно. Это гово-

рит о том, что олеиновая кислота не накапливалась, а превращалась в линолеовую с января по апрель, в мае – в линоленовую кислоту, придавая биологическим мембранам большую текучесть, и следовательно, способность к выполнению своих функций в условиях действия пониженных температур. Ранее увеличение содержания линоленовой ЖК в ранне-весенний период (март) было обнаружено в суммарных липидах хвои ели сибирской *Picea obovata* в условиях Восточной Сибири, что, по мнению авторов [18], связано с высокой активностью генов *fad7* и *fad8* пластидной ω 3-ацил-липидной десатуразы в структуре хлоропластных мембран в связи с повышением температуры воздуха. Наблюдаемое в весенний период (и особенно к началу вегетации) уменьшение доли линолевой ЖК в фосфолипидах почек березы повислой, по-видимому, связано со снижением активности гена *fad6* в хлоропластах зачаточных листьев также вследствие изменения температуры воздуха. Важнейшей десатуразой в нефотосинтезирующих тканях высших растений является *fad2*, которая локализована в эндоплазматическом ретикулуме и катализирует образование второй двойной связи в моноеновых ЖК [19].

Выявленная избирательность действия десатураз в фосфолипидах почек березы повислой скорее всего обусловлена особенностями формирования вегетативных и/или генеративных органов в период их внутрипочечного развития в весенний период и направлена на сохранение их жизнеспособности не только в условиях дейст-

вия низких отрицательных, но и резких перепадов температур в суточном цикле, которые в Якутии (в отдельные годы и в Карелии) наблюдаются до конца мая. Очевидно, что на состав ЖК фосфолипидов определяющее влияние оказывает в данном случае именно температура. В Якутии, расположенной в зоне многолетней мерзлоты, кроме низкой отрицательной температуры воздуха дополнительным негативным фактором является отрицательная температура корнеобитаемого слоя почвы, вследствие которой снежный покров здесь сохраняется значительно дольше и соответственно начало вегетации у березы повислой сдвигается на более поздние сроки по сравнению с Карелией.

Высокая устойчивость березы повислой к экстремально низким отрицательным температурам, которая наблюдается в зимний период в Якутии (до $-60\text{ }^{\circ}\text{C}$), по всей вероятности, связана еще и с тем, что температура фазового перехода липидов от гелеобразного состояния к жидкокристаллическому в значительной степени зависит от количества воды в тканях: при слабой их оводненности липиды могут находиться в упорядоченном состоянии даже при критически низкой температуре. Так, у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях Сибири при определенном уровне обезвоживания клеток структура биомембран становится нечувствительной вплоть до $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ [20, 21]. В литературе имеются также сведения о том, что береза способна сохранять жизнеспособность, теряя в зимний период до 80 % воды, тогда как, например, озимые злаки при замораживании менее устойчивы к обезвоживанию (не более 50 %) [22]. Обычно значительное снижение содержания воды в тканях происходит в период осенней подготовки древесных растений к глубокому покою, что помимо метаболических изменений способствует возникновению сигнала, индуцирующего экспрессию генов, участвующих в других биохимических механизмах защиты клеток [23]. Согласно нашим данным, в зимне-весенний период (январь–апрель) содержание воды в почках было минимальным и варьировало в пределах 32–34 %. В дальнейшем к началу вегетации (май) ее количество в тканях увеличилось почти в два раза (до 61 %). Кроме того, нами показано, что в условиях Якутии еще в предзимний период в почках березы повислой синтезируются стрессовые белки-дегидрины, которые принимают участие в осмо- и криозащитных механизмах при низкотемпературной адаптации древесных растений и могут рассматриваться даже

в качестве косвенных маркеров морозоустойчивости растений [24, 25].

Сходство, выявленное нами в изменениях жирнокислотного состава фосфолипидов, в определенной степени свидетельствует об очень близком генетическом родстве березы повислой, произрастающей в Карелии и Якутии, а некоторые отмеченные различия, очевидно, свидетельствуют об отсутствии полного (100%-го) совпадения их геномов. Поэтому исходя из полученных данных скорее можно согласиться с мнением о том, что береза, растущая в условиях Якутии, является восточно-азиатской географической расой березы повислой [26], произрастающей в северо-восточной части ее ареала, а не самостоятельным видом [10].

Заключение

Результаты исследований жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз фосфолипидов в почках березы повислой позволили выявить и сопоставить динамику их изменений в зимне-весенний период в Карелии и Якутии, где ее местообитания находятся на северной границе территории с умеренным климатом, но вместе с тем являются контрастными по природно-климатическим условиям. Установлено, что независимо от места произрастания деревьев содержание ненасыщенных ЖК в фосфолипидах почек березы повислой варьировало от 65 до 80 % (от суммы ЖК), что хорошо коррелируется с общепринятой точкой зрения об их важной роли в механизмах адаптации растений к низким температурам. При этом в период вынужденного покоя в почках березы повислой преобладали диеновые ЖК, но к началу вегетации их доля снижалась на фоне увеличения триеновых ЖК. Эти изменения сопровождались незначительным повышением значений DBI с января по май. Величина U/S, напротив, с повышением температуры воздуха уже в марте возрастала почти вдвое, что особенно явно проявилось в Якутии.

Из полученных данных следует, что выход деревьев из состояния вынужденного покоя в зимне-весенний период (до начала их вегетации) сопровождался изменениями в активности ацил-липидных ω 9-, ω 6- и ω 3-десатураз. Так, в фосфолипидах почек березы повислой ненасыщенные ЖК характеризовались высокими значениями индекса ODR (в Карелии – от 0,91 до 0,95, в Якутии – от 0,86 до 0,93), что свидетельствует об участии ацил-липидной ω 6-десатуразы

(ответственной за синтез линолевой ($C_{18:2}$) ЖК) в поддержании функциональной активности клеточных мембран зачаточных органов вегетативных и/или генеративных побегов на этапе их внутривиточного развития в зимне-весенний период у деревьев, растущих на этих территориях. Значения SDR по величине были несколько ниже, но также достаточно высокими (в Карелии – от 0,71 до 0,80, в Якутии – от 0,86 до 0,93), чтобы обеспечить устойчивое поддержание жидкокристаллического состояния мембранных липидов за счет введения первой двойной связи. Наиболее чувствительным к температуре из изученных показателей оказался индекс линолеил-десатуразных отношений (LDR), значения которого по величине были наименьшими, но они существенно (и почти синхронно) увеличивались (от 0,14 до 0,40) в фосфолипидах почек по мере выхода растений из состояния вынужденного покоя к началу вегетации, причем независимо от места произрастания растений. Исследования также показали, что в период вынужденного покоя (январь–апрель) содержание воды в почках березы повислой, произрастающей в Якутии, находилось на минимально возможном для выживания уровне (около 33 %), однако к началу вегетации (май) оно увеличилось почти вдвое.

В целом результаты исследований дают основания предположить, что в фосфолипидах почек березы повислой, произрастающей на северной границе территории с умеренным климатом, в зимне-весенний период жидкостные свойства мембран меристематических тканей поддерживаются в значительной степени за счет повышенной активности ферментов десатураз, но наиболее заметную реакцию на воздействие температуры среди них проявила ацил-липидная ω 3-десатураза. У березы повислой, произрастающей в Якутии, в процессе эволюции наряду с изменением жирнокислотного состава, по всей вероятности, выработался дополнительный механизм защиты мембран, связанный со значительным снижением оводненности тканей, что также способствует сохранению упорядоченного состояния фосфолипидов и их функций, но уже в условиях экстремально низких отрицательных температур воздуха и многолетней мерзлоты.

Список литературы / References

1. Чупров Н.П. *Березовые леса*. М.: Агропромиздат; 1986. 103 с.

Chuprov N.P. *Birch forests*. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1986. 103 p. (In Russ.)

2. Тимофеев П.А. *Деревья и кустарники Якутии*. Якутск: Бичик; 2003. 64 с.

Timofeev P.A. *Trees and shrubs of Yakutia*. Yakutsk: Bichik Publ.; 2003. 64 p. (In Russ.)

3. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю. *Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство*. Петрозаводск: КарНЦ РАН; 2013. 312 с.

Vetchinnikova L.V., Titov A.F., Kuznetsova T.Yu. *Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction*. Petrozavodsk; 2013. 312 p. (In Russ.)

4. Cook R., Lupette J., Benning C. The role of Chloroplast membrane lipid metabolism in plant environmental responses. *Cells*. 2021;10:706. <https://doi.org/10.3390/cells10030706>

5. Xiao R., Zou Y., Guo X., et al. Fatty acid desaturases (FADs) modulate multiple lipid metabolism pathways to improve plant resistance. *Molecular Biology Reports*. 2022;49(10):9997–10011. <https://doi.org/10.1007/s11033-022-07568-x>

6. Voronkov A., Ivanova T. Significance of lipid fatty acid composition for resistance to winter conditions in *Asplenium scolopendrium*. *Biology*. 2022;11(4):507. <https://doi.org/10.3390/biology11040507>

7. Лось Д.А. *Десатуразы жирных кислот*. М.: Научный мир; 2014. 372 с.

Los D.A. *Fatty acid desaturases*. Moscow: Nauchnyi Mir Publ.; 2014. 372 p. (In Russ.)

8. He M., Qin C.X., Wang X., Ding N.Z. Plant unsaturated fatty acids: Biosynthesis and regulation. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:390. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00390>

9. Schenk M.F., Thienpont C.-H., Koopman W.J.M., et al. Phylogenetic relationships in *Betula* (*Betulaceae*) based on AFLP markers. *Tree Genetics and Genomes*. 2008;4:911–924. <https://doi.org/10.1007/s11295-008-0162-0>

10. Скворцов К.И., Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. и др. Новые данные о распространении березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.) в Олюторском районе Корякского округа (Камчатский край). *Труды Карельского научного центра РАН*. 2022;(1):89–97. <https://doi.org/10.17076/bg1531>

Skvortsov K.I., Neshataeva V.Yu., Neshataev V.Yu., et al. 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 the Karelian Research Centre of RAS*. 2022;(1):89–97. (In Russ.) <https://doi.org/10.17076/bg1531>

11. Filatov N., Baklagin V., Efremova T., et al. 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. <https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1533355>

12. 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):6–21. <https://doi.org/10.18384/2712-7621-2021-3-6-21>
- 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. *Geographical Environment and Living Systems*. 2021;(3):6–21. (In Russ.) <https://doi.org/10.18384/2712-7621-2021-3-6-21>
13. Климатические данные регионов. ФГБУ «ВНИИГМИ-МЦД». <http://meteo.ru/data> (дата обращения: 20.03.2024).
- Climatic data of the region. FSBI “VNIIGMI-MCD”. <http://meteo.ru/data/> (accessed: 20.03.2024). (In Russ.)
14. 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. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.9.991>
15. 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. *Bulletin of Fisheries Sciences*. 2014;64(1):9–16.
16. Lyons J.M., Wheaton T.A., Pratt H.K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants. *Plant Physiology*. 1964;39(2):262–268. <https://doi.org/10.1104/pp.39.2.262>
17. Jaworski J.G., Stumpf P.K. Fat metabolism in higher plants. Properties of a soluble stearyl-acyl carrier protein desaturase from maturing *Carthamus tinctorius*. *Archive of Biochemistry and Biophysics*. 1974;162(1):158–165.
18. Иванова М.В., Макаренко С.П., Суворова Г.Г. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои *Picea obovata* в весенний период вегетации. *Сибирский экологический журнал*. 2018;11(2):239–247. <https://doi.org/10.15372/SEJ20180208>
- Ivanova M.V., Makarenko S.P., Suvorova G.G. Fatty acid composition of total lipids in needles of *Picea obovata* in spring vegetation period. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal=Contemporary Problems of Ecology*. 2018;11(2):239–247. (In Russ.) <https://doi.org/10.15372/SEJ20180208>
19. Dar A.A., Choudhury A.R., Kancharla P.K., Arumugam N. The FAD2 gene in plants: occurrence, regulation, and role. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8(1789):2–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01789>
20. Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. Сезонные изменения содержания воды в меристематических тканях почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. и ее распределение в клетках. *Хвойные бореальной зоны*. 2007;24(4–5):487–491.
- Alaudinova E.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V. Seasonal changes of water content in meristematic tissues of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. buds and its subcellular distribution. *Conifers of the Boreal Area*. 2007;24(4–5):487–491. (In Russ.)
21. Nokhsorov V.V., Senik S.V., Sofronova V.E., et al. Role of lipids of the evergreen shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to low temperature in the cryolithozone. *Plants*. 2023;12(1):15. <https://doi.org/10.3390/plants12010015>
22. Трунова Т.И. *Растение и низкотемпературный стресс*. М.: Наука; 2007. 54 с.
- Trunova T.I. *Plant and low temperature stress*. Moscow: Nauka; 2007. 54 p. (In Russ.)
23. Ozolina N.V., Kapustina I.S., Gurina V.V., et al. Comparison of the functions of plasma membrane and vacuolar membrane lipids in plant cell protection against hyperosmotic stress. *Planta*. 2023;258:39. <https://doi.org/10.1007/s00425-023-04191-3>
24. Tatarinova T.D., Bubyakina V.V., Vetchinnikova L.V., et al. Dehydrin stress proteins in birch buds in regions with contrasting climate. *Cell Tissue Biol*. 2017;11:483. <https://doi.org/10.1134/S1990519X17060098>
25. Kosova K., Prasil I.T., Vitamvas P. Role of dehydrins in plant stress response. In: Pesarakli M. (ed.) *Handbook of plant and crop stress*. Boca Raton: CRC Press; 2019, pp. 175–196.
26. *Betula pendula* subsp. *mandshurica* (Regel) Ashburner & McAll. *The Genus Betula: a taxonomic revision of birches*. 2013:291. <https://www.gbif.org/species/8245043> (accessed: 22.04.2024).

Об авторах

ВЕТЧИННИКОВА Лидия Васильевна, доктор биологических наук, доцент (РАН), главный научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0003-2091-905X>, ResearcherID: J-5665-2018, SPIN: 7683-6378, e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

ТИТОВ Александр Федорович, член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0001-6880-2411>, ResearcherID: A-6705-2014, SPIN: 2324-5060, e-mail: titov@krc.karelia.ru

ТАТАРИНОВА Татьяна Дмитриевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0009-0000-3107-4342>, ResearcherID: J-9072-2018, Scopus Author ID: 55506308300, SPIN: 5063-775, e-mail: tatarinova@gmail.com

ПОНОМАРЕВ Анатолий Гаврильевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0009-0006-9716-6032>, ResearcherID: J-7717-2018, Scopus Author ID: 7102493328, SPIN: 7366-9093, e-mail: anaponomarev@yandex.ru

ВАСИЛЬЕВА Ирина Вениаминовна, инженер-исследователь, <https://orcid.org/0000-0002-7817-8891>, ResearcherID: KHY-3297-2024, Scopus Author ID: 53064833500, SPIN 9841-0238, e-mail: ira_spira_vas@mail.ru

Вклад авторов

Ветчинникова Л.В. – разработка концепции, методология, администрирование данных, создание черновика рукописи, редактирование рукописи, визуализация, администрирование проекта; **Титов А.Ф.** – разработка концепции, редактирование рукописи, руководство исследованием; **Татарина Т.Д.** – методология, верификация данных, визуализация, редактирование рукописи; **Пономарев А.Г.** – проведение статистического анализа, визуализация; **Васильева И.В.** – ресурсное обеспечение, визуализация

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

About the authors

VETCHINNIKOVA, Lidiia Vasilievna, Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor (RAS), Chief Researcher, <https://orcid.org/0000-0003-2091-905X>, ResearcherID: J-5665-2018, SPIN: 7683-6378, e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

TITOV, Alexander Fedorovich, Corresponding Member of RAS, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, <https://orcid.org/0000-0001-6880-2411>, ResearcherID: A-6705-2014, SPIN: 2324-5060, e-mail: titov@krc.karelia.ru

TATARINOVA, Tatiana Dmitrievna, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, <https://orcid.org/0009-0000-3107-4342>, ResearcherID: J-9072-2018, Scopus Author ID: 55506308300, SPIN: 5063-7755, e-mail: t.tatarinova@gmail.com

PONOMAREV, Anatoly Gavrilovich, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, <https://orcid.org/0009-0006-9716-6032>, ResearcherID: J-7717-2018, Scopus Author ID: 7102493328, SPIN: 7366-9093, e-mail: anaponomarev@yandex.ru

VASILEVA, Irina Veniaminovna, Research Engineer, <https://orcid.org/0000-0002-7817-8891>, ResearcherID: KHY-3297-2024, Scopus Author ID: 53064833500, SPIN: 9841-0238, e-mail: ira_spira_vas@mail.ru

Authors' contribution

Vetchinnikova L.V. – conceptualization, methodology, data curation, writing – original draft, writing – review & editing, visualization, project administration; **Titov A.F.** – conceptualization, writing – review & editing, supervision; **Tatarinova T.D.** – methodology, validation, visualization, writing – review & editing; **Ponomarev A.G.** – formal analysis, visualization; **Vasileva I.V.** – resources, visualization

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Submitted 26.04.2024

Поступила после рецензирования / Revised 27.09.2024

Принята к публикации / Accepted 07.10.2024