

Научная статья

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

DOI: 10.37482/0536-1036-2024-6-90-105

## Жирнокислотный состав и активность ацил-липидных десатураз в почках березы повислой в зимне-весенний период в Карелии и Якутии

Л.В. Ветчинникова<sup>1</sup>✉, д-р биол. наук, гл. науч. соуп.; ResearcherID: [J-5665-2018](https://orcid.org/0000-0003-2091-905X),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2091-905X>

А.Ф. Титов<sup>2</sup>, чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, проф., гл. науч. соуп.;

ResearcherID: [A-6705-2014](https://orcid.org/0000-0001-6880-2411), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6880-2411>

Т.Д. Татарнинова<sup>3</sup>, канд. биол. наук, ст. науч. соуп.; ResearcherID: [J-9072-2018](https://orcid.org/0009-0000-3107-4342),

ORCID: <https://orcid.org/0009-0000-3107-4342>

<sup>1</sup>Институт леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910; [vetchin@krc.karelia.ru](mailto:vetchin@krc.karelia.ru)✉

<sup>2</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910; [titov@krc.karelia.ru](mailto:titov@krc.karelia.ru)

<sup>3</sup>Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, просп. Ленина, д. 41, г. Якутск, Россия, 677007; [t.tatarinova@gmail.com](mailto:t.tatarinova@gmail.com)

Поступила в редакцию 30.06.23 / Одобрена после рецензирования 28.09.23 / Принята к печати 30.09.23

**Аннотация.** Изучена динамика жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз, содержащихся в почках березы повислой *Betula pendula* Roth, места произрастания которой находятся в контрастных природно-климатических условиях: на одной широте – 62° с. ш., но удалены друг от друга более чем на 5 тыс. км в долготном направлении – 34° в. д. (окрестности г. Петрозаводска) и 130° в. д. (окрестности г. Якутска). Установлено, что независимо от места произрастания в зимне-весенний период суммарные липиды почек березы повислой характеризовались высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот. В то же время выявлены существенные различия по составу и соотношению моно-, ди-, триеновых жирных кислот, динамика которых в значительной степени зависела как от фазы зимне-весеннего развития растений, так и от степени континентальности климата. Показано, что в условиях Карелии во время вынужденного покоя (январь–март) в липидах почек березы повислой наблюдается повышенное содержание диеновых, а к началу их распускания (апрель–май) – триеновых жирных кислот, тогда как в Якутии в зимне-весенний период устойчиво преобладают моноеновые и диеновые жирные кислоты. Одновременно с этим выявлена высокая активность ω6- и ω3-десатураз (ответственных за синтез линолевой C<sub>18:2</sub> и линоленовой C<sub>18:3</sub> жирных кислот) в липидах почек березы повислой, произрастающей в Карелии, а ω9-десатуразы (катализирующей синтез олеиновой C<sub>18:1</sub> жирной кислоты) – в Якутии. Высказано предположение, что в условиях многолетней мерзлоты существует взаимосвязь между экспрессией генов, контролирующей образование ω9-ацил-липидной десатуразы, и устойчивостью тканей зачаточных органов в период их внутривисочечного развития к отрицательным температурам не только воздуха, но и корнеобитаемого слоя почвы. По мнению авторов, особенности, выявленные в составе суммарных липидов в почках березы повислой в Якутии по сравнению с Карелией, могут рассматриваться как один

© Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Татарнинова Т.Д., 2024

Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

из дополнительных механизмов, повышающих адаптивный потенциал вида в условиях многолетней мерзлоты и позволивший представителям рода *Betula* L. расширить ареал до северной границы распространения древесной растительности.

**Ключевые слова:** *Betula pendula* Roth, адаптация, десатуразы, жирные кислоты, суммарные липиды, Карелия, Якутия

**Благодарности:** Финансовое обеспечение исследования осуществлялось из средств федерального бюджета Российской Федерации на выполнение госзадания Карельского научного центра РАН (Институт леса КарНЦ РАН; № FMEN-2021-0018) и Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (№ FWRS-2021-0024). Авторы выражают глубокую благодарность В.В. Бубякиной, выступившей инициатором проведения исследований березы в условиях Карелии и Якутии, А.А. Перку, А.Г. Пономареву, И.В. Васильевой, О.С. Серебряковой и Н.Е. Петровой за помощь в сборе растительного материала, а также И.В. Морозовой за частичную обработку первичных данных. Анализ липидов выполнен с использованием экспериментальной базы ЦКП «Аналитическая лаборатория» Института леса КарНЦ РАН.

**Для цитирования:** Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Татарина Т.Д. Жирнокислотный состав и активность ацил-липидных десатураз в почках березы повислой в зимне-весенний период в Карелии и Якутии // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 6. С. 90–105. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-6-90-105>

Original article

## The Fatty Acid Composition and the Activity of Acyl-Lipid Desaturases in the Buds of Silver Birch in Winter-Spring Period in Karelia and Yakutia

**Lidia V. Vetchinnikova**<sup>1</sup>✉, Doctor of Biology, Chief Research Scientist;

ResearcherID: [J-5665-2018](https://orcid.org/0000-0003-2091-905X), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2091-905X>

**Alexander F. Titov**<sup>2</sup>, Corresp. Member of RAS, Doctor of Biology, Prof., Chief Research Scientist; ResearcherID: [A-6705-2014](https://orcid.org/0000-0001-6880-2411), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6880-2411>

**Tatiana D. Tatarinova**<sup>3</sup>, Candidate of Biology, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [J-9072-2018](https://orcid.org/0009-0000-3107-4342), ORCID: <https://orcid.org/0009-0000-3107-4342>

<sup>1</sup>Forest Research Institute of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910, Russian Federation; [vetchin@krc.karelia.ru](mailto:vetchin@krc.karelia.ru)✉

<sup>2</sup>Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910, Russian Federation; [titov@krc.karelia.ru](mailto:titov@krc.karelia.ru)

<sup>3</sup>Institute of Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, prosp. Lenina, 41, Yakutsk, 677007, Russian Federation; [t.tatarinova@gmail.com](mailto:t.tatarinova@gmail.com)

Received on June 30, 2023 / Approved after reviewing on September 28, 2023 / Accepted on September 30, 2023

**Abstract.** The dynamics of the fatty acid composition and activity of acyl-lipid desaturases contained in the buds of silver birch *Betula pendula* Roth have been studied. The places of growth of this tree are located in contrasting natural and climatic conditions: at the same latitude – 62° N, but are separated from each other by more than 5 thousand km in the longitudinal direction – 34° E (the vicinity of Petrozavodsk) and 130° E (the vicinity of Yakutsk). It has been found that, regardless of the place of growth, in the spring-winter period, the total lipids

of the buds of silver birch have been characterized by a high content of unsaturated fatty acids. At the same time, significant differences have been revealed in the composition of mono-, di- and trienoic fatty acids, the dynamics of which have largely depended on both the phase of winter-spring plant development and the degree of continentality of the climate. It has been shown that in Karelia, during the exogenous dormancy period (January–March), an increased content of dienoic fatty acids is observed in the lipids of the buds of silver birch, and by the beginning of their breaking (April–May) – trienoic fatty acids, whereas in Yakutia in the winter-spring period monoenoic and dienoic fatty acids steadily prevail. At the same time, a high activity of  $\omega$ 6- and  $\omega$ 3-desaturases (responsible for the synthesis of linoleic C<sub>18:2</sub> and C<sub>18:3</sub> fatty acids) has been detected in the lipids of the buds of silver birch growing in Karelia, and  $\omega$ 9-desaturase (catalyzing the synthesis of oleic C<sub>18:1</sub> fatty acid) in Yakutia. It has been suggested that in permafrost conditions there is a relationship between the expression of genes controlling the formation of  $\omega$ 9-acyl-lipid desaturase and the resistance of the tissues of primordial organs during their intra-bud development to negative temperatures not only of the air, but also of the root-inhabited soil layer. The authors believe that the features identified in the composition of total lipids in the buds of silver birch in Yakutia compared to Karelia can be considered as one of the additional mechanisms that increase the adaptive potential of the species in permafrost conditions and allowing the representatives of the genus *Betula* L. to expand their area to the northern limit of the distribution of woody vegetation.

**Keywords:** *Betula pendula* Roth, adaptation, desaturases, fatty acids, total lipids, Karelia, Yakutia

**Acknowledgements:** The research was funded from the federal budget under the state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences; no. FMEN-2021-0018) and the Institute of Biological Problems of the Cryolithozone of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (no. FWRS-2021-0024). The authors are deeply grateful to V.V. Bubyakina, who initiated the research on birch in Karelia and Yakutia, to A.A. Perk, A.G. Ponomarev, I.V. Vasilyeva, O.S. Serebryakova and N.E. Petrova for assistance in collecting plant material in Yakutia and Karelia, and to I.V. Morozova for partial processing of the primary data. The lipid analysis was carried out using the equipment of the Core Facility “Analytical Laboratory” of the Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences.

**For citation:** Vetchinnikova L.V., Titov A.F., Tatarinova T.D. The Fatty Acid Composition and the Activity of Acyl-Lipid Desaturases in the Buds of Silver Birch in Winter-Spring Period in Karelia and Yakutia. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2024, no. 6, pp. 90–105. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-6-90-105>

### Введение

Среди многочисленных факторов внешней среды, оказывающих влияние на жизнедеятельность растений, 1-е место занимают климатические, основными из которых являются температура, свет и влажность. Но температура, в отличие от других, – постоянно действующий и всепроникающий фактор, который уже в силу этого имеет огромное влияние на все стороны жизнедеятельности организмов [12, 32]. Растения, ведущие прикрепленный образ жизни и не способные поддерживать на постоянном уровне собственную температуру, особенно зависят от данного фактора. Именно температурные условия во многом определяют границы ареалов дикорастущих и культурных растений, а также (наряду со светом) сроки начала и/или окончания их активной вегетации в естественных условиях. Кроме того, по мере продвижения на север температура все

более выступает как фактор, ограничивающий видовое разнообразие растений и возможность выращивания тех или иных сельскохозяйственных культур. Не являются исключением и древесные растения [31], крона которых в отличие от травянистых не имеет в зимний период защиты в виде снежного покрова.

Одним из основных компонентов лесных экосистем бореальной зоны, сформировавшихся на территории Евразии, являются белые березы (род *Betula* L., секция *Albae*). Они образуют чистые насаждения или входят в состав смешанных лесов, поднимаются высоко в горы, участвуют в формировании северной и южной границ произрастания древесной растительности. Поэтому представляет большой интерес вопрос о том, какие именно защитно-приспособительные механизмы определяют высокий адаптационный потенциал вида. Один из них может быть связан с особенностями жирнокислотного (ЖК) состава липидов [29, 35]. Так, с участием специфических ферментов (ацил-липидных десатураз) происходит увеличение степени ненасыщенности липидов, что влечет за собой более рыхлую упаковку в липидном бислое мембран, улучшая условия их функционирования за счет повышения пластичности и текучести [7, 27]. Кроме того, ЖК входят в состав не только структурных, но и запасных липидов, выступая в определенных случаях в качестве основного источника энергии для обеспечения метаболических процессов в ходе роста и развития растений.

Цель данной работы – изучение ЖК-состава и активности десатураз суммарных липидов в почках березы повислой в период ее зимне-весеннего развития в контрастных по природно-климатическим условиям Карелии и Якутии.

#### *Объекты и методы исследования*

Объектом изучения были 30–40-летние деревья березы повислой *Betula pendula* Roth, произрастающие на территории Республики Карелии и Республики Саха (Якутия). Места сбора образцов располагаются на одной широте – 62° с. ш., но удалены друг от друга в долготном направлении – 34° в. д. для окрестностей г. Петрозаводска и 130° в. д. для окрестностей г. Якутска – более чем на 5 тыс. км, что определяет значительные различия территорий по природно-климатическим условиям. Карелия относится к зоне умеренно континентального климата с переходом к морскому. Средняя температура января составляет от –4 до –13 °С, июля – от +12 до +22 °С, осадки – около 500 мм в год (рис. 1). Климат Центральной Якутии – резко континентальный. Средняя температура января – от –35 до –50 °С, а в отдельные годы в разных районах республики – до –60 °С и ниже (зима без возвратных потеплений), июля – от +20 до +36 °С. Средняя дневная температура воздуха, превышающая +5 °С, устанавливается только к середине мая, а ночные заморозки продолжают до конца месяца, в результате суточные перепады температуры могут достигать 20 °С. Годовая сумма осадков – 230–270 мм. Дополнительным лимитирующим фактором для растений на территории Якутии является многолетняя мерзлота (криолитозона). Климатические показатели в период сбора образцов в целом не отличались от среднегодовых.

Материалом для исследования служили почки деревьев, несущие только зачаточные органы вегетативных побегов (ауксибласты или брахибласты, соответственно удлиненные или укороченные побеги) и/или вместе с генеративными (женские соцветия), сбор которых проводили индивидуально с 3 (одних и тех

же в каждом регионе) деревьев в зимне-весенний период (с января по май), когда жизнедеятельность растений (от вынужденного покоя до начала распускания почек) напрямую зависела от действия факторов внешней среды и в первую очередь температуры. В каждой биологической повторности (пробе) делалось по 3–5 химических повторностей.

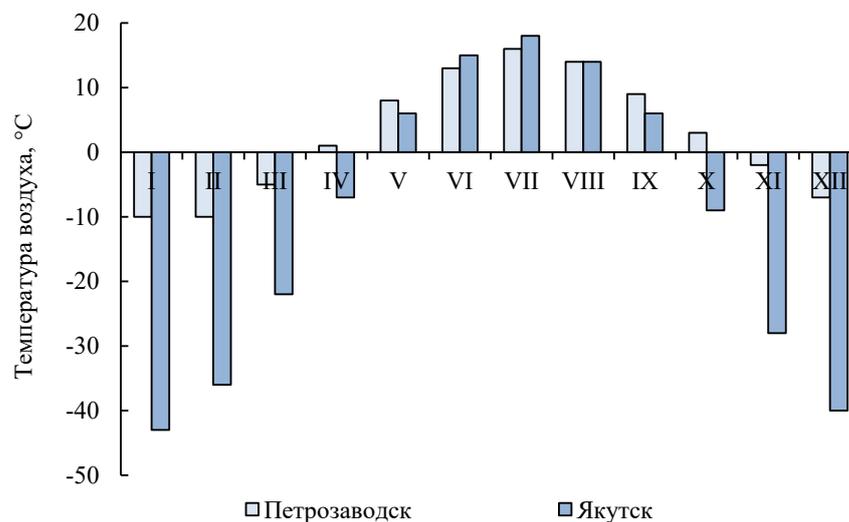


Рис. 1. Изменение температуры воздуха (средние многолетние данные) по месяцам в окрестностях г. Петрозаводска и г. Якутска

Fig. 1. The change in air temperature (long-term average data) by month in the vicinity of Petrozavodsk and Yakutsk

Для экстракции липидов из почек (0,5 г сухой массы) использовали смесь хлороформа и метанола (2:1 по объему) с добавлением воды. Метилловые эфиры ЖК получали в результате переэтерификации липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида и анализировали на газожидкостном хроматографе «Хроматэк – Кристалл-5000 М.1» (Йошкар-Ола, Россия) с использованием капиллярной колонки HP-INNOWAX (50 м × 0,32 мм) при температурах (°C): термостата – 180 (изотерма), пламенно-ионизационного детектора – 240 и испарителя – 220, а также при скорости газа-носителя (азот) – 50 мл/мин. ЖК идентифицировали сравнением времени удерживания со стандартными ЖК (Supelko 37 component Fame Mix), а также сопоставлением эквивалентной длины цепи экспериментально полученных компонентов с известными данными. Количественное определение ЖК проводили методом внутреннего стандарта (маргариновая кислота). Вычисляли содержание индивидуальных ЖК, а также их групп, объединенных по числу двойных связей в углеродной цепочке: насыщенные (двойные связи отсутствуют) и ненасыщенные (моно-, ди-, триеновые).

Коэффициент ненасыщенности ЖК (соотношение ненасыщенные/насыщенные ЖК)  $U/S$  (unsaturated/saturated) и индекс двойной связи DBI (double bond index) рассчитывали по формулам [25]:

$$U/S = \Sigma U / \Sigma S;$$

$$DBI = \Sigma P_i n_i / 100,$$

где  $P_i$  – доля  $i$ -й ЖК, %;  $n_i$  – количество двойных связей в  $i$ -й ЖК.

Об активности  $\omega 9$ -,  $\omega 6$ - и  $\omega 3$ -ацил-липидных десатураз, катализирующих введение двойных связей в углеводные цепи, косвенно судили по индексам, рассчитанным на основании содержания (% от суммы ЖК) отдельных компонентов ЖК типа  $C_{18}$  по следующим формулам:

$$\begin{aligned} \text{SDR} &= C_{18:1} / (C_{18:0} + C_{18:1}); \\ \text{ODR} &= (C_{18:2} + C_{18:3}) / (C_{18:1} + C_{18:2} + C_{18:3}); \\ \text{LDR} &= C_{18:3} / (C_{18:2} + C_{18:3}), \end{aligned}$$

где SDR, ODR, LDR – стеариол- (stearoyl-desaturase ratio), олеоил- (oleoyl-desaturase ratio) и линолеил-десатуразные (linoleoyl-desaturase ratio) отношения соответственно;  $C_{18:0}$ ,  $C_{18:1}$ ,  $C_{18:2}$ ,  $C_{18:3}$  – содержание стеариновой, олеиновой, линолевой и линоленовой ЖК соответственно, %.

Относительное содержание воды в почках березы повислой оценивали после высушивания их тканей при температуре 105 °С до постоянных значений и вычисляли по формуле:  $((A - B) / A) \cdot 100$  %, где А, В – сырая и абсолютно сухая массы соответственно.

Обработку данных проводили общепринятыми методами с привлечением статистического пакета Microsoft Office Excel 2010. В статье обсуждаются только величины, которые являются статистически достоверными при  $p \leq 0,05$ .

#### *Результаты исследования и их обсуждение*

Исследование показало, что в суммарных липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии содержалось от 9 до 12 насыщенных и ненасыщенных ЖК, а в условиях Якутии – от 10 до 16. Их максимальное количество отмечали в период вынужденного покоя (январь–март), когда температура воздуха устойчиво была ниже 0 °С. С повышением температуры в апреле число ЖК уменьшилось до 11 независимо от места произрастания берез, а в мае достигло минимума (9 и 10 в Карелии и Якутии соответственно). Значительные различия обнаружены в соотношении ЖК в зависимости от места произрастания растений и фазы их развития. Так, среди насыщенных ЖК в липидах преобладала пальмитиновая кислота ( $C_{16:0}$ ), содержание которой увеличивалось в течение зимне-весеннего периода, но в условиях Карелии в мае ее было в 2–3 раза больше по сравнению с Якутией (20,87 и 9,11 % от суммы ЖК, или 9,31 и 2,67 мг/г соответственно). Стеариновая ЖК ( $C_{18:0}$ ) в период вынужденного покоя растений зафиксирована в следовых количествах независимо от места произрастания дерева, но в апреле и мае в условиях Якутии данной ЖК было 2,7 % от суммы ЖК, что почти в 2 раза выше, чем в Карелии.

Ненасыщенные ЖК в липидах почек березы повислой характеризовались наличием 16 и 18 атомов углерода с разным числом двойных связей, при этом в Карелии преобладали линолевая ( $C_{18:2}$ ) и линоленовая ( $C_{18:3}$ ) ЖК. В Якутии ненасыщенные ЖК оказались более разнообразными за счет изомеров  $C_{18}$ , которые устойчиво воспроизводились в биологических повторностях, однако их идентификация требует проведения специальных исследований. В целом в липидах почек березы повислой преобладали ненасыщенные ЖК, сумма которых варьировала от 75 до 88 % в условиях Карелии и от 85 до 91 % – в Якутии, снижаясь от января (вынужденный покой) к маю (начало распускания почек).

Уменьшение уровня ненасыщенных ЖК и увеличение содержания насыщенных в суммарных липидах почек березы повислой в течение зимне-весеннего периода отразилось и на показателях U/S и DBI. В частности, первый из них был выше в условиях Якутии (в 2 раза), а второй, наоборот, в Карелии (на 10 %) (табл. 1). При этом независимо от места произрастания в период от зимы к весне их изменения носили противоположную направленность: U/S снижался (~ в 1,5 раза), а DBI – немного повышался (~ в 1,1 раза), хотя по значениям оставался в более узком диапазоне по сравнению с U/S.

Таблица 1

**Коэффициенты ненасыщенности ЖК и индексы двойной связи липидов почек березы повислой, произрастающей в условиях Карелии и Якутии, по месяцам**  
**The unsaturated coefficients of the fatty acids and the double bond indices of lipids in the buds of silver birch growing in Karelia and Yakutia, by month**

Место произрастания	Январь–февраль		Март		Апрель		Май	
	U/S	DBI	U/S	DBI	U/S	DBI	U/S	DBI
Карелия	5,28	2,16	5,85	2,22	5,78	2,37	3,48	2,46
Якутия	9,68	1,93	12,39	1,85	9,12	1,97	7,53	2,12

Существенные различия в суммарных липидах почек березы повислой выявлены по составу моно-, ди-, триеновых ЖК и их соотношению, которые в значительной мере зависели как от степени континентальности климата, так и от фазы зимне-весеннего развития растений. Например, в условиях Карелии преобладали диеновые (от 26,5 до 48,5 %) и триеновые (24,9 до 43,3 %) ЖК (рис. 2, *a*), но в период вынужденного покоя почти в 2 раза выше была доля диеновых, затем с началом сокодвижения (конец марта – начало апреля) они почти сравнялись с триеновыми ЖК, а к началу вегетации (май) триеновые превысили диеновые в 1,6 раза. Содержание моноеновых ЖК в условиях Карелии оставалось относительно стабильным, хотя с января по май отмечена тенденция к их снижению (с 11,3 до 7,9 %). В составе суммарных липидов почек березы повислой в условиях Якутии преобладали моноеновые (от 30,5 до 32,8 %) и диеновые (от 36,4 до 41,7 %) ЖК (рис. 2, *б*). Однако в мае их содержание снизилось, а моноеновые (25,3 %) почти сравнялись с триеновыми (23,4 %) ЖК.

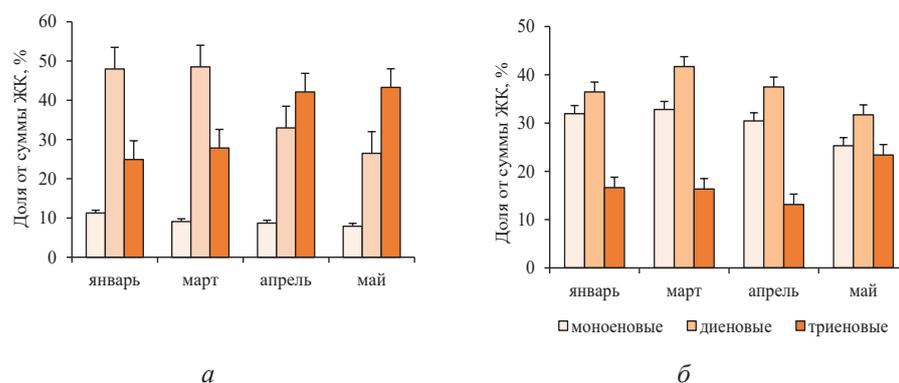


Рис. 2. Содержание моно-, ди- и триеновых ЖК в суммарных липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (*a*) и Якутии (*б*)

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

Анализ состава ЖК и их динамики в отдельных группах показал следующее. В условиях Карелии в период отрицательных температур (январь–март) в липидах почек березы повислой среди диеновых ЖК преобладала линолевая (около 47 %), а среди триеновых – линоленовая (около 24 %) (рис. 3, *а*). Повышение температуры воздуха (апрель–май) повлекло за собой увеличение количества линоленовой ЖК (до 42,3 %) на фоне снижения линолевой (26,5 %). Основной ЖК среди моноеновых была олеиновая (6,7 %), доля которой к весне уменьшилась в 2 раза.

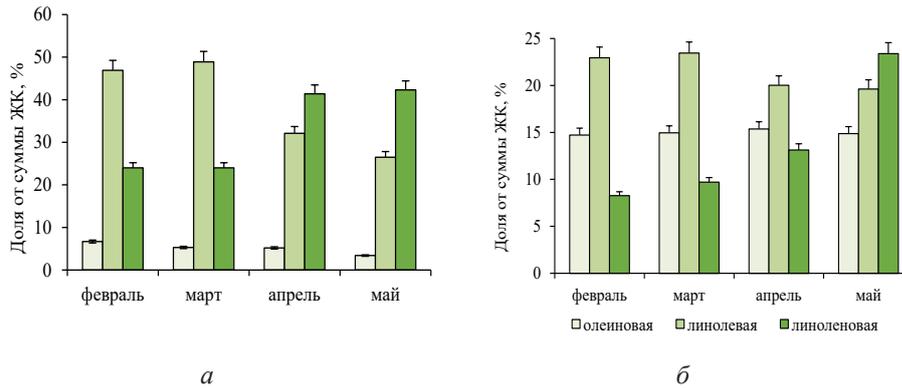


Рис. 3. Содержание олеиновой, линолевой и линоленовой ЖК в липидах почек березы повислой в зимне-весенний период в условиях Карелии (*а*) и Якутии (*б*)

Fig. 3. The content of oleic, linoleic and linolenic fatty acids in the lipids of silver birch buds in the winter-spring period in Karelia (*a*) and in Yakutia (*b*)

В условиях Якутии наблюдалась иная картина. Концентрация олеиновой ЖК (около 15 %) здесь была в 2 раза больше по сравнению с Карелией, такое превышение сохранялось в течение всего периода исследования (рис. 3, *б*). Среди диеновых ЖК преобладала линолевая, доля которой снизилась с февраля по апрель (с 22,9 до 19,6 %). Количество триеновых ЖК, представленных в основном линоленовой, наоборот, с февраля по март существенно увеличилось (с 8,3 до 23,4 %), но даже в мае их было значительно меньше, чем в Карелии.

Сравнительный анализ активности  $\omega$ 9-ацил-липидной десатуразы показал, что индекс SDR находился на довольно высоком уровне в липидах почек березы повислой независимо от места ее произрастания (табл. 2). В условиях Карелии его значения варьировали от 0,80 до 0,83 с января по апрель, снижаясь до 0,76 в мае. В Якутии динамика была сходной, но индекс SDR оказался немного выше даже в весенний период (0,85). По мере зимне-весеннего развития растений наблюдалось увеличение индекса ODR, но он был существенно выше в Карелии (от 0,91 до 0,95), чем в Якутии (от 0,68 до 0,74). Активность  $\omega$ 3-ацил-липидной десатуразы в липидах почек березы повислой по мере их зимне-весеннего развития увеличилась в 2 раза, однако значения LDR характеризовались как наименьшие и варьировали от 0,34 до 0,61 и от 0,26 до 0,54 в Карелии и Якутии соответственно.

Основными факторами окружающей среды, на которые реагируют листовые древесные растения, приспособившись к сезонным изменениям в годичном цикле в высоких широтах, являются температура и фотопериод [15, 26]. Именно ими в значительной степени определяются накопление запасных пита-

тельных веществ в тканях ствола, прекращение линейного и радиального роста, листопад и переход в состояние покоя, наблюдаемые осенью [18, 21, 34], а начало вегетации в весенний период – главным образом температурой [17].

Таблица 2

**Расчетные индексы, отражающие изменение активности  $\omega$ 9- (SDR),  $\omega$ 6- (ODR) и  $\omega$ 3- (LDR) десатураз в липидах почек березы повислой, произрастающей в условиях Карелии и Якутии, по месяцам**  
**The calculated indices reflecting the change in the activity of  $\omega$ 9- (SDR),  $\omega$ 6- (ODR) and  $\omega$ 3- (LDR) desaturases in the lipids of the buds of silver birch growing in Karelia and Yakutia, by month**

Индекс	Январь–февраль		Март		Апрель		Май	
	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия	Карелия	Якутия
SDR	0,80	0,89	0,81	0,96	0,83	0,85	0,76	0,85
ODR	0,91	0,68	0,93	0,69	0,92	0,68	0,95	0,74
LDR	0,34	0,26	0,34	0,29	0,51	0,40	0,61	0,54

В настоящей работе изучение ЖК-состава и активности ацил-липидных десатураз суммарных липидов, содержащихся в почках березы повислой, проводили в зимне-весенний период. Места ее произрастания – Карелия и Якутия различаются по погодно-климатическим условиям, но характеризуются одинаковой продолжительностью фотопериода. Логично полагать, что окончание периода покоя и весеннее развитие изученных растений здесь определяются именно температурой. Например, распускание почек и формирование листовой поверхности у березы повислой в Карелии происходит примерно в середине мая (рис. 4, а), а в Якутии – в более поздние сроки (рис. 4, б), что, скорее всего, обусловлено резкими суточными перепадами температуры воздуха в весенний период и отрицательной температурой корнеобитаемого слоя почвы, наблюдаемых в условиях многолетней мерзлоты.

Как уже отмечалось, среди механизмов адаптации растений к отрицательным температурам важная роль отводится увеличению уровня ненасыщенности ЖК-состава липидов в клеточных мембранах [7, 8, 33]. Нами показано, что независимо от места произрастания березы повислой – в Карелии или Якутии – в липидах их почек ненасыщенные ЖК преобладают над насыщенными, что говорит о высоком потенциале устойчивости первых к отрицательным температурам не только в зимний, но и в весенний период вплоть до начала распускания почек (в мае). При этом в условиях Якутии липиды почек характеризовались более высокими суммой ненасыщенных ЖК и, соответственно, коэффициентом их ненасыщенности, но индекс DBI здесь оказался ниже. Возможно, это обусловлено большой концентрацией в липидах моноеновых ЖК по сравнению с триеновыми, а также пониженным в 2 раза содержанием пальмитиновой ЖК.

Наличие в липидах линолевой ЖК, которая имеет 2 двойные связи в углеводной цепи, также является важным условием для формирования текучести мембран [7]. В липидах почек березы повислой, произрастающей в высоких широтах, ее максимальная концентрация (47 и 23 % в Карелии и Якутии соответственно) была зафиксирована в период действия наиболее низких отрицательных температур воздуха, когда растения находились в состоянии вынуж-

денного покоя. Повышение температуры в весенний период повлекло за собой снижение уровня линолевой ЖК (в 1,8 и 1,2 раза в условиях Карелии и Якутии соответственно) на фоне увеличения содержания линоленовой ЖК, для синтеза которой первая из названных является субстратом. Следует также отметить, что в Карелии рост доли линоленовой ЖК в липидах почек березы повислой произошел в 1-й декаде апреля, а в условиях Якутии – только в начале мая, когда среднесуточная температура воздуха перешла через 0 °С. Большое накопление этой ЖК к началу вегетации, что особенно заметно проявилось в гликолипидах [5], может свидетельствовать в пользу активного формирования мембран хлоропластов зачаточных листьев в период их внутрисочечного развития. Как правило, линоленовая ЖК снижает вязкость липидного бислоя тилакоидных мембран, способствуя тем самым ускорению электронного транспорта в хлоропластах (включая фотосистемы ФСII и ФСI) [19]. Важная роль в изменении ЖК-состава липидов отводится также аттрагирующей способности зачаточных листьев в период их внутрисочечного развития [4, 20], поскольку экспортером фотоассимилятов листва березы становится только при достижении 20 % от ее общей площади [14].

*a**b*

Рис. 4. Береза повислая, произрастающая в Карелии (*a*) и Якутии (*b*), 16.05.2023 г.

Fig. 4. The silver birch trees growing in Karelia (*a*) and Yakutia (*b*), 16.05.2023

Регулирование физических свойств мембран осуществляется растительной клеткой посредством изменения количества двойных связей, за формирование которых в липидах отвечают десатуразы ЖК (FAD – fatty acid desaturase), обеспечивающие появление таких связей в определенных положениях углеродных цепей, преобразовывая тем самым насыщенные ЖК в нена-

сыщенные [2, 7]. Появление 2-й и 3-й двойных связей в ненасыщенных ЖК с 18 углеродными атомами в хлоропластных мембранах происходит с участием  $\omega$ 6- (FAD5 и FAD6) и  $\omega$ 3-ацил-липидных (FAD7 и FAD8) десатураз [28, 30].

В зимне-весенний период в суммарных липидах почек березы повислой наблюдали высокую активность  $\omega$ 9-десатуразы (SDR), снижение которой отмечали только к началу распускания почек (в мае), но более высокой она оставалась в Якутии. По всей вероятности, в условиях многолетней мерзлоты в липидах почек березы повислой взаимосвязь между экспрессией генов  $\omega$ 9-ацил-липидной десатуразы и устойчивостью тканей к низкой отрицательной температуре выше по сравнению с Карелией. Преобладание моноеновых ЖК в липидах в условиях Якутии представляется закономерным, поскольку, наряду с другими функциями, они участвуют в передаче сигналов, регулирующих более продолжительные здесь, чем в Карелии, процессы клеточной дифференцировки [10] зачаточных органов вегетативных и/или генеративных побегов. Это обусловлено тем, что в условиях многолетней мерзлоты замедленное оттаивание почвы сдерживает начало деятельности корневой системы и вегетации растений в целом.

Анализ индексов ODR и LDR показал, что в условиях Карелии в липидах почек березы повислой активность  $\omega$ 6-ацил-липидной десатуразы по сравнению с  $\omega$ 3 была выше в 2,7 раза в период вынужденного покоя (январь–март). Весной, с началом распускания почек, экспрессия генов  $\omega$ 3-ацил-липидной десатуразы, очевидно, усилилась, о чем свидетельствовало повышение LDR в 1,8 раза, а уровня линоленовой ЖК – в 1,5 раза. В условиях Якутии эти показатели имели сходную динамику, но их значения были заметно ниже. Рост активности  $\omega$ 3-ацил-липидных десатураз (LDR) независимо от места произрастания берез начался уже в апреле, а в мае по сравнению с зимними месяцами она выросла в 2 раза. Увеличение содержания линоленовой ЖК в ранневесенний период (март) обнаружено в суммарных липидах хвои ели сибирской *Picea obovata* в условиях Восточной Сибири, что, по мнению авторов [6], обусловлено усилением экспрессии генов FAD7 и FAD8 пластидной  $\omega$ 3-ацил-липидной десатуразы, участвующей в биосинтезе линоленовой кислоты, на фоне повышения температуры воздуха. Наблюдаемое в весенний период (особенно к началу вегетации) уменьшение доли линолевой ЖК в суммарных липидах почек березы повислой, по-видимому, также обусловлено снижением активности гена FAD6 в хлоропластах зачаточных листьев в связи с изменением температуры воздуха. Важнейшей десатуразой в нефотосинтезирующих тканях высших растений является FAD2, которая локализована в эндоплазматическом ретикулуме и катализирует образование 2-й двойной связи в моноеновых ЖК [16]. Избирательность действия десатураз, скорее всего, обусловлена особенностями формирования мембран хлоропластов зачаточных листьев в период их внутрипочечного развития в весенний период, направленными на повышение устойчивости листьев к действию резких перепадов суточных температур, которые в Якутии наблюдаются до конца мая [8, 9, 22].

В целом полученные нами результаты хорошо согласуются с общепринятой точкой зрения о том, что накопление ненасыщенных ЖК в составе липидов является одним из важных механизмов, обеспечивающих высокую устойчивость растений к отрицательным температурам. Однако определенные

различия выявлены в липидах почек березы повислой, произрастающей на одной широте, но в контрастных природно-климатических условиях, поскольку изучаемые территории удалены друг от друга в долготном направлении. В частности, в условиях Якутии, где в зимний период наблюдается экстремально низкая температура воздуха, в суммарных липидах березы повислой среди ненасыщенных ЖК преобладают олеиновая и линолевая, тогда как в Карелии – линолевая и линоленовая. Возможно, это связано с тем, что фазовый переход липидов от гелеобразного состояния к жидкокристаллическому происходит при температуре, напрямую зависящей от оводненности тканей. Так, у сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в условиях Сибири при допустимом уровне обезвоживания структура биомембран в клетках сохраняется в упорядоченном состоянии до  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  [1]. Береза также способна выживать, существенно снижая содержание воды в тканях (до 80 %), тогда как, например, озимые злаки менее устойчивы к действию низких температур при обезвоживании (не более 50 %) [13]. Согласно нашим данным, в условиях Якутии в период вынужденного покоя (февраль–апрель) содержание воды в почках березы повислой составило чуть более 30 %, а к началу их распускания (май) существенно увеличилось – до 60 % и выше.

Обычно снижение содержания воды в тканях происходит в период осенней подготовки древесных растений к глубокому покою, что способствует возникновению сигнала, индуцирующего экспрессию генов, участвующих в других биохимических механизмах защиты клеток [23]. Например, в условиях Якутии в зимний период в почках березы повислой синтезируются стрессовые белки-дегидрины, которые принимают участие в осмо- и криозащитных механизмах при низкотемпературной адаптации древесных растений и могут использоваться даже в качестве косвенных маркеров морозоустойчивости растений [3, 9, 11, 24]. Добавим, что, согласно полученным нами данным, уровень ненасыщенных ЖК и индекс U/S в условиях Якутии были максимальными (92,5 и 12,4 % соответственно) только в марте, когда температура воздуха поднималась до тех значений (в среднем около  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), которые характерны для европейской части ареала березы повислой в зимний период. Очевидно, что на ЖК-состав липидов вегетативных почек березы определяющее влияние оказывают погодные условия, прежде всего температура. Поэтому независимо от места произрастания содержание линоленовой кислоты (как в абсолютных, так и в относительных единицах) в почках березы повислой положительно коррелирует с температурой воздуха, а коэффициент корреляции (по Спирмену) в обоих случаях соответствует 1 (при  $p \leq 0,95$ ).

### Заключение

Результаты исследования позволили выявить как сходство, так и ряд различий в жирнокислотном составе и активности ацил-липидных десатураз в почках березы повислой, места произрастания которой находятся в контрастных по природно-климатическим условиям Карелии и Якутии. Установлено, что независимо от места произрастания суммарные липиды характеризуются высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот, что способствует адаптации растений к отрицательным температурам в зимне-весенний период. В то же время выявлены существенные различия по составу и соотношению моно-,

ди-, триеновых жирных кислот, динамика которых в значительной степени зависит как от фазы зимне-весеннего развития растений, так и от степени континентальности климата. Показано, что в условиях Карелии в период вынужденного покоя (январь–март) в липидах почек березы повислой наблюдается повышенное содержание диеновых, а к началу их распускания (апрель–май) – триеновых жирных кислот, что сопровождается снижением индекса ненасыщенности жирных кислот и увеличением индекса двойной связи. В условиях Якутии в зимне-весенний период устойчиво преобладают моноеновые и диеновые жирные кислоты. Одновременно с этим выявлена высокая активность  $\omega$ 6- и  $\omega$ 3-десатураз (ответственных за синтез линолевой  $C_{18:2}$  и линоленовой  $C_{18:3}$  жирных кислот) в липидах почек березы повислой, произрастающей в Карелии, а  $\omega$ 9-десатуразы (катализирующей синтез олеиновой  $C_{18:1}$  жирных кислот) – в Якутии. Высказано предположение, что в условиях многолетней мерзлоты существует взаимосвязь между экспрессией генов, контролирующей образование  $\omega$ 9-ацил-липидной десатуразы, и устойчивостью тканей зачаточных органов в период их внутриспечного развития к отрицательным температурам не только воздуха, но и корнеобитаемого слоя почвы. Некоторые особенности (преобладание моно- и диеновых жирных кислот, повышенный уровень активности  $\omega$ 9-десатуразы и др.), выявленные в составе липидов в почках березы повислой в условиях многолетней мерзлоты, очевидно, определяются действием природно-климатических факторов места ее произрастания и могут рассматриваться как один из дополнительных механизмов, повышающих адаптивный потенциал березы повислой к отрицательным температурам не только воздуха, но и корнеобитаемого слоя почвы, позволивший представителям рода *Betula* L. расширить ареал до северной границы распространения древесной растительности.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. 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 бореал. зоны. 2007. Т. XXIV, № 4–5. С. 487–491.

Alaudinova E.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V. Seasonal Changes in Water Content in Meristematic Tissues of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. Buds and its Subcellular Distribution. *Khvoynye boreal'noi zony = Conifers of the Boreal Area*, 2007, vol. 24, no. 4–5, pp. 487–491. (In Russ.).

2. Берестовой М.А., Павленко О.С., Голденкова-Павлова И.В. Десатуразы жирных кислот растений: роль в жизнедеятельности растений и биотехнологический потенциал // Успехи соврем. биологии. 2019. Т. 139, № 4. С. 338–351.

Berestovoy M.A., Pavlenko O.S., Goldenkova-Pavlova I.V. Plant Fatty Acid Desaturases: Role in the Life of Plants and Biotechnological Potential. *Uspekhi sovremennoj biologii = Biology Bulletin Reviews*, 2019, vol. 139, no. 4, pp. 338–351. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0042132419040045>

3. Бубякина В.В., Татарина Т.Д., Пономарев А.Г., Перк А.А., Соломонов Н.Г. Особенности сезонной динамики дегидринов *Betula platyphylla* Sukacz., ассоциированные с формированием морозоустойчивости в условиях криолитозоны // Докл. акад. наук. 2011. Т. 439, № 6. С. 844–847.

Bubyakina V.V., Tatarinova T.D., Ponomarev A.G., Perk A.A., Solomonov N.G. Characteristics of Seasonal Dynamics of *Betula platyphylla* Sukacz. Dehydrins Associated with Frost Hardiness Development under the Cryolitic Zone Conditions. *Doklady*

*akademii nauk* = Doklady Biological Sciences, 2011, vol. 439, pp. 258–261. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0012496611040193>

4. Венжик Ю.В., Титов А.Ф., Таланова В.В. Кратковременное охлаждение проростков или корней пшеницы вызывает изменения в ультраструктуре клеток мезофилла листа // Тр. Карел. науч. центра Рос. акад. наук. 2017. № 5. С. 66–78.

Venzhik Yu.V., Titov A.F., Talanova V.V. Short-Term Chilling of Wheat Seedlings or Roots Affects the Ultrastructure of Mesophyll Cells. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossijskoj akademii nauk* = Transactions of KarRC RAS, 2017, no. 5, pp. 66–78. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17076/eb516>

5. Ветчинникова Л.В., Татаринова Т.Д., Серебрякова О.С., Перк А.А., Пономарев А.Г., Ильинова М.К., Петрова Н.Е., Васильева И.В. Жирнокислотный состав мембранных липидов в почках березы повислой в зимне-весенний период в условиях криолитозоны // Цитология. 2019. Т. 61, № 5. С. 412–424. <https://doi.org/10.1134/S0041377119050079>

Vetchinnikova L.V., Tatarinova T.D., Serebryakova O.S., Perk A.A., Ponomarev A.G., Il'ina M.K., Petrova N.E., Vasilieva I.V. The Fatty Acid Composition of Membrane Lipids in Buds of Silver Birch during the Winter-Spring Period under the Conditions of the Cryolithozone. *Tsitologiya* = Cell and Tissue Biology, 2019, vol. 13, pp. 397–406. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S1990519X19050092>

6. Иванова М.В., Макаренко С.П., Суворова Г.Г. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои *Picea obovata* в весенний период вегетации // Сиб. экол. журн. 2018. № 2. С. 239–247.

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, no. 2, pp. 239–247. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.15372/SEJ20180208>

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

Los' D.A. *Fatty Acid Desaturases*. Moscow, Nauchnyj mir Publ., 2014. 372 p. (In Russ.).

8. Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Петров К.А. Сезонная динамика липидов и их жирных кислот в почках *Betula pendula* Roth и *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus в условиях криолитозоны // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 3. С. 319–328.  
<https://doi.org/10.31857/S0015330320030185>

Nokhsorov V.V., Dudareva L.V., Petrov K.A. Seasonal Dynamics of Lipids and Their Fatty Acids in Leaf Buds of *Betula pendula* Roth and *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus under Conditions of the Cryolithozone. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2020, vol. 67, pp. 545–554. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1021443720030188>

9. Пономарев А.Г., Татаринова Т.Д., Перк А.А., Васильева И.В., Бубякина В.В. Дегидрины, ассоциированные с формированием морозоустойчивости березы плосколистной // Физиология растений. 2014. Т. 61, № 1. С. 114–120. <https://doi.org/10.7868/S0015330313060092>

Ponomarev A.G., Tatarinova T.D., Perk A.A., Vasilieva I.V., Bubyakina V.V. Dehydrins Associated with the Development of Frost Resistance of Asian White Birch. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2014, vol. 61, pp. 105–111 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S1021443713060095>

10. Семенова Н.В., Макаренко С.П., Шмаков В.Н., Константинов Ю.М., Дударева Л.В. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои и каллусов некоторых хвойных: *Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm., *Pinus koraiensis* Siebold Zucc. и *Larix sibirica* Ledeb. // Биол. мембраны: Журн. мембран. и клеточ. биологии. 2017. Т. 34, № 4. С. 298–306. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0233475517040053>

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. *Biologicheskie membrany: Zhurnal membranoj i kletочноj biologii* = Biochemistry

(Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology, 2017, vol. 11, pp. 287–295. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1990747817040092>

11. Татарина Т.Д., Бубякина В.В., Ветчинникова Л.В., Перк А.А., Пономарев А.Г., Васильева И.В. Стрессовые белки-дегидрины в почках березы в контрастных по климату регионах // Цитология. 2017. Т. 59, № 2. С. 156–160.

Tatarinova T.D., Bubyakina V.V., Vetchinnikova L.V., Perk A.A., Ponomarev A.G., Vasilieva I.V. Dehydrin Stress Proteins in Birch Buds in Regions with Contrasting Climate. *Tsitologiya = Cell and Tissue Biology*, 2017, vol. 11, pp. 483–488. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1990519X17060098>

12. Титов А.Ф., Акимова Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с. Titov A.F., Akimova T.V., Talanova V.V., Topchieva L.V. *Plant Resistance during the Initial Period of Exposure to Unfavorable Temperatures*. Moscow, Nauka Publ., 2006. 143 p. (In Russ.).

13. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с. Trunova T.I. *Plant and Low Temperature Stress*. Moscow, Nauka Publ., 2007. 54 p. (In Russ.).

14. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 5. С. 935–943.

Tsel'niker Yu.L., Malkina I.S. Organic Matter Balance in Leaf Ontogenesis in Deciduous Trees. *Fiziologiya rastenij = Russian Journal of Plant Physiology*, 1986, vol. 33, no. 5, pp. 935–943. (In Russ.).

15. Boldizsár Á., Soltész A., Tanino K., Kalapos B., Marozsán-Tóth Z., Monostori I., Dobrev P., Vankova R., Galiba G. Elucidation of Molecular and Hormonal Background of Early Growth Cessation and Endodormancy Induction in Two Contrasting *Populus* Hybrid Cultivars. *BMC Plant Biology*, 2021, vol. 21, art. no. 111. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02828-7>

16. 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, vol. 8, art. no. 1789. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.91789>

17. Delgado del Mar M., Roslin T., Tikhonov G., Meyke E., Lo C., Gurarie E., Abadonova M., Abduraimov O., Adrianova O., Akimova T., Akkiev M., Ananin A., Andreeva E., Andriychuk N., Antipin M. Differences in Spatial versus Temporal Reaction Norms for Spring and Autumn Phenological Events. *PNAS*, 2020, vol. 117, no. 49, pp. 31249–31258.

18. 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 Phytology*, 2018, vol. 219, iss. 2, pp. 619–630. <https://doi.org/10.1111/nph.15197>

19. Hernández M.L., Cejudo F.J. Chloroplast Lipids Metabolism and Function. A Redox Perspective. *Frontiers in Plant Science*, 2021, vol. 12, art. no. 712022. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.712022>

20. Hugly S., Somerville C. A Role for Membrane Lipid Polyunsaturation in Chloroplast Biogenesis at Low Temperature. *Plant Physiology*, 1992, vol. 99, iss. 1, pp. 197–202. <https://doi.org/10.1104/pp.99.1.197>

21. Junttila O., Hänninen H. The Minimum Temperature for Budburst in *Betula* Depends on the State of Dormancy. *Tree Physiology*, 2012, vol. 32, iss. 3, pp. 337–345. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps010>

22. Junttila O., Nilsen J., Igeland B. Effect of Temperature on the Induction of Bud Dormancy in Ecotypes of *Betula pubescens* and *Betula pendula*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2003, vol. 18, iss. 3, pp. 208–217. <https://doi.org/10.1080/02827581.2003.9728291>

23. Karlson D.T., Zeng Y., Stirn V.E., Joly R.J., Ashworth E.N. Photoperiodic Regulation of a 24-kD Dehydrin-Like Protein in Red-Osier Dogwood (*Cornus sericea* L.) in Relation to Freeze-Tolerance. *Plant Cell Physiology*, 2003, vol. 44, iss. 1, pp. 25–34. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcg006>

24. Kosová K., Prášil I.T., Vítámvás P. Role of Dehydrins in Plant Stress Response. *Handbook of Plant and Crop Stress*. 4th ed. CRC Press, 2019, chapt. 10, pp. 239–286. <https://doi.org/10.1201/9781351104609-10>
25. 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, vol. 39, iss. 2, pp. 262–268. <https://doi.org/10.1104/pp.39.2.262>
26. Maurya J.P., Bhalerao R.P. Photoperiod- and Temperature-Mediated Control of Growth Cessation and Dormancy in Trees: a Molecular Perspective. *Annals of Botany*, 2017, vol. 120, iss. 3, pp. 351–360. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx061>
27. Quinn P.J., Williams W.P. Plant Lipids and Their Role in Membrane Function. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 1979, vol. 34, iss. 1979, pp. 109–173. [https://doi.org/10.1016/0079-6107\(79\)90016-6](https://doi.org/10.1016/0079-6107(79)90016-6)
28. Román A., Hernández M.L., Soria-García Á., López-Gomollón S., Lagunas B., Picorel R., Martínez-Rivas J.M., Alfonso M. Non-Redundant Contribution of the Plastidial FAD8  $\omega$ -3 Desaturase to Glycerolipid Unsaturation at Different Temperatures in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 2015, vol. 8, iss. 11, pp. 1599–1611. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.06.004>
29. Sakamoto T., Murata N. Regulation of the Desaturation of Fatty Acids and its Role in Tolerance to Cold and Salt Stress. *Current Opinion in Microbiology*, 2002, vol. 5, iss. 2, pp. 206–210. [https://doi.org/10.1016/S1369-5274\(02\)00306-5](https://doi.org/10.1016/S1369-5274(02)00306-5)
30. Soria-García Á., Rubio M.C., Lagunas B., López-Gomollón S., de los Ángeles Luján M., Díaz-Guerra R., Picorel R., Alfonso M. Tissue Distribution and Specific Contribution of *Arabidopsis* FAD7 and FAD8 Plastid Desaturases to the JA- and ABA-Mediated Cold Stress or Defense Responses. *Plant & Cell Physiology*, 2019, vol. 60, iss. 5, pp. 1025–1040. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz017>
31. Strimbeck G.R., Schaberg P.G., Fossdal C.G., Schröder P.W., Kjellsen T.D. Extreme Low Temperature Tolerance in Woody Plants. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, art. no. 884. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00884>
32. Theocharis A., Clément C., Barka E.A. Physiological and Molecular Changes in Plants Grown at Low Temperatures. *Planta*, 2012, vol. 235(6), pp. 1091–1105. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1641-y>
33. Upchurch R. Fatty Acid Unsaturation, Mobilization, and Regulation in the Response of Plants to Stress. *Biotechnology Letters*, 2008, vol. 30, pp. 967–977. <https://doi.org/10.1007/s10529-008-9639-z>
34. Wallin E., Gräns D., Jacobs D.F., Lindström A., Verhoef N. Short-Day Photoperiods Affect Expression of Genes Related to Dormancy and Freezing Tolerance in Norway Spruce Seedlings. *Annals of Forest Science*, 2017, vol. 74, art. no. 59. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0655-9>
35. Xiao R., Zou Y., Guo X., Li H., Lu H. Fatty Acid Desaturases (FADs) Modulate Multiple Lipid Metabolism Pathways to Improve Plant Resistance. *Molecular Biology Reports*, 2022, vol. 49, pp. 9997–10011. <https://doi.org/10.1007/s11033-022-07568-x>

**Конфликт интересов:** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов  
**Conflict of interest:** The authors declare that there is no conflict of interest