

ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ФРАКЦИЙ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ПОЧЕК РАСТЕНИЙ РОДА *Betula* L. ПО ФАЗАМ РАСПУСКАНИЯ

© 2021 г. И. В. Морозова^{а, *}, Н. П. Чернобровкина^б, М. К. Ильинова^б,
Е. В. Робонен^б, В. Д. Цыдендамбаев^с, В. П. Пчёлкин^с

^аИнститут водных проблем Севера – обособленное подразделение
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра
“Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

^бИнститут леса – обособленное подразделение Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр
Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

^сФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений
им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: irinamorozova1502@gmail.com

Поступила в редакцию 29.05.2020 г.

После доработки 31.05.2020 г.

Принята к публикации 31.05.2020 г.

У растений рода *Betula* L. в почках по фазам их распускания исследован жирнокислотный состав (ЖКС) фракций органических соединений, выделенных из суммарных липидов (СЛ) последовательными растворителями: хлороформом, ацетоном, метанолом, принятых соответственно за нейтральные липиды (НЛ), гликолипиды (ГЛ) и фосфолипиды (ФЛ) [1]. Установлено, что ЖКС фракций СЛ распускающихся почек деревьев с морфологическими признаками березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), березы повислой (*Betula pendula* Roth) и карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti) представлен преимущественно ненасыщенными жирными кислотами (ННЖК) (до 88% от суммы жирных кислот). Основную долю ННЖК составляли линоленовая и линолевая кислоты (до 55 и 47% от суммы жирных кислот соответственно). Среди насыщенных жирных кислот (НЖК) количественно преобладала пальмитиновая кислота (до 42%). При развитии почек у всех трех берез во всех фракциях СЛ содержание линолевой кислоты понижалось при одновременном повышении содержания линоленовой кислоты в составе фракций ГЛ и ФЛ. У берез, различающихся по морфологическим признакам, выявлены особенности ЖКС фракций СЛ почек по фазам распускания.

Ключевые слова: *Betula pubescens*, *Betula pendula*, почки, фазы распускания, суммарные и нейтральные липиды, фосфо- и гликолипиды, жирные кислоты

DOI: 10.31857/S0015330321010139

ВВЕДЕНИЕ

Поскольку жирнокислотный состав (ЖКС) мембранных и запасных липидов клеточных структур растений определяет их функциональную активность, его изучению посвящено большое количество работ. Из листовых древесных растений исследования проведены преимущественно на растениях рода *Betula* L., включающего много ценных видов и форм, широко распространенных в различных широтах и представляющих большой

научный и практический интерес [2–8]. При изучении сезонной динамики содержания липидов в почках различных видов березы было показано, что максимум их накопления приходится на осенне-зимний период [4]. Весной количество липидов в почках снижается, что объясняется использованием их на ростовые процессы. Проведенные нами исследования показали, что по фазам распускания почек березы отмечаются значительные изменения в содержании суммарных липидов (СЛ), их фракций и ЖКС СЛ [7]. Полученные данные позволяют заключить, что в период распускания почек при формировании ассимиляционного аппарата происходят значительные преобразования компонентов мембран, в частности входящих в их состав полярных липидов – гликолипидов (ГЛ) и

Сокращения: ГЛ – гликолипиды; ЖК – жирные кислоты; ЖКС – жирнокислотный состав; ИДС – индекс двойной связи; К – коэффициент ненасыщенности; НЖК – насыщенные жирные кислоты; НЛ – нейтральные липиды; ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты; СЛ – суммарные липиды; ФЛ – фосфолипиды.

фосфолипидов (ФЛ), а также неполярных липидов — нейтральных липидов (НЛ). Динамика ЖКС фракций липидов по фазам распускания почек березы остается не исследованной. Имеются сведения о ЖКС фракций СЛ в распускающихся почках березы повислой и березы пушистой без учета фаз распускания [3]. Для выявления закономерностей изменения липидного состава в почках лиственных древесных растений в период перехода их к активной вегетации необходимо исследование ЖКС фракций СЛ по фазам распускания почек, в частности у растений рода *Betula* L.

При исследовании состава липидов по фазам распускания почек растений рода *Betula* L. нами были выявлены заметные отличия в динамике содержания СЛ, их фракций и ЖКС СЛ у березы пушистой, березы повислой и карельской березы [7]. Для понимания общих закономерностей и видовых особенностей изменения ЖКС фракций СЛ по фазам распускания почек растений рода *Betula* L. необходимо было провести исследование на различных видах березы. Актуальной остается и проблема идентификации одного из представителей рода *Betula* L., характеризующегося ценной древесиной, — карельской березы, которую по морфологическим показателям не всегда можно определить на протяжении всего онтогенетического цикла [5].

Целью настоящей работы было исследование у различных представителей растений рода *Betula* L. ЖКС фракций суммарных липидов почек по фазам распускания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали вегетативные почки 30-летних растений рода *Betula* L. с характерными морфологическими признаками березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) березы повислой (*Betula pendula* Roth) и карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti), произрастающих на опытных участках агробиологической станции Карельского научного центра РАН, в окрестностях города Петрозаводска. Для проведения эксперимента была проведена идентификация исследуемых берез по морфологическим признакам, по которым отнесли исследуемые растения к двум видам и подвиду [4, 5]. Береза повислая характеризовалась прямым стройным стволом, была высотой 13–15 м, имела ажурную крону и свисающие вниз ветви, однолетние побеги были красновато-бурые со смолистыми железками — “бородавками”, поверхность листа — матовая. Береза пушистая характеризовалась также прямым стройным стволом, была высотой 10–12 м, имела плотную крону с распростертыми вверх ветвями, ауксипласты были красновато-бурого цвета, покрыты густым опушением, листья также характеризовались ярко выраженным опушением.

Карельская береза была прямоствольной, высотой 5–7 м, на стволе отмечалось наличие характерных вздутий, неровностей и бугорчатых выпуклостей, была выявлена высокая степень узорчатости текстуры древесины. Для исследований использовали по три растения с типичными для двух видов и подвида морфологическими признаками.

Исследования проводили с 29 апреля по 20 мая 2008 г. Почки со всех исследованных берез одновременно отбирали в утренние часы (10–11 ч) с боковых побегов средней части кроны, южной экспозиции в соответствии с фенофазами распускания почек: I фаза — набухание почек (почки заметно увеличиваются в размерах, конец апреля); II фаза — разverzание почек (в верхней части почек появляется конус молодых листьев, начало мая); III фаза — раскрытие вегетативных почек (молодые листья сложены в трубочку, вторая декада мая); IV фаза — молодые листья размером до 10 мм (обособление молодых листьев, поверхность листьев складчатая, видны черешки, третья декада мая) [9]. Фазы распускания почек у исследуемых растений прослеживали визуально, в год проведения эксперимента они совпадали по срокам.

Экстракцию из тканей СЛ и их очистку проводили по общепринятым методам [1]. СЛ извлекали системой растворителей — хлороформ : метанол (2 : 1, v/v). Разделение липидов на фракции выполняли методом колоночной хроматографии, где в качестве неподвижной фазы использовали силикагель Davisil Silica gel (mesh) 100–200, а в качестве подвижной фазы — систему последовательных растворителей: хлороформ, ацетон, метанол для экстракции НЛ, ГЛ и ФЛ соответственно. Система растворителей хлороформ : метанол позволяет экстрагировать углеводороды, спирты, альдегиды, кетоны и хиноны, нормальные насыщенные кислоты, воски, эфиры стероидов и спиртов, витаминов А, D, E, простые эфиры глицерина, фосфолипиды, гликолипиды. Дальнейшее разделение липидной смеси элюентами с разной степенью полярности приводит к делению СЛ на следующие фракции: НЛ (неполярные компоненты) — углеводороды, каротиноиды и хлорофилл, воски, жирные кислоты (ЖК), альдегиды, кетоны; ГЛ (слабо полярные компоненты) — моно- и дигалактозилдиглицериды, цереброзиды, гликозиды стероидов, сульфолипиды кардиолипина и фосфатидовой кислоты, следовые количества НЛ; ФЛ (сильно полярные компоненты) представляют собой ФЛ и следы ГЛ [1]. Поэтому представленное в нашей работе обозначение фракций базировалось на общепринятой методике и обосновывалось преобладанием в них определенных фракций липидов. Объем растворителя, необходимый для полного извлечения каждой фракции, контролировали методом сжигания липидов в концентрированной серной кислоте при 200°C (в электрическом

блоке 15 минут) с последующим измерением растворов на спектрофотометре при 375 нм.

Жирные кислоты СЛ исследовали в виде метиловых эфиров, которые получали переэтерификацией липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида. Разделение смеси ЖК на составляющие компоненты осуществляли на газожидкостном хроматографе “Хроматэк–Кристалл 5000.1” (Йошкар-Ола, Россия) с использованием капиллярной колонки Zebtron ZB-FFAP (50 м × 0.32 мм). Анализ проводили в изотермическом режиме: температура колонки составляла 190°C, испарителя – 240°C, пламенно-ионизационного детектора – 260°C. В качестве газа-носителя использовали азот. Скорость пропускания через колонку азота, водорода, воздуха составляла 50, 40, 400 мл/мин соответственно. ЖК идентифицировали с помощью сравнения со стандартным набором ЖК (Supelko, 37 компонентов, США), а также сопоставлением эквивалентной длины цепи с табличными данными [10]. Концентрацию ЖК рассчитывали методом процентной нормализации по площадям пиков [11]. ЖК были выделены в группы, отличающиеся по числу двойных связей в углеродной цепи: ненасыщенные (моно-, ди- и триеновые) жирные кислоты (ННЖК) и насыщенные (без двойных связей) жирные кислоты (НЖК). Для сравнительного анализа фракций липидов почек у разных берез были использованы главные ЖК: пальмитиновая (C_{16:0}), стеариновая (C_{18:0}), олеиновая (C_{18:1}), линолевая (C_{18:2}), линоленовая (C_{18:3}).

Индекс двойной связи (ИДС), характеризующий степень ненасыщенности жирных кислот рассчитывали согласно методу Lyons с соавт. [12] по формуле:

$$\text{ИДС} = (\text{М} + 2 \times \text{Д} + 3 \times \text{Тр} + 4 \times \text{Тетр}) / 100, \quad (1)$$

где М – моноеновые, Д – диеновые, Тр – триеновые, Тетр – тетраеновые кислоты, % от суммы жирных кислот.

Коэффициент ненасыщенности (К) жирных кислот определяли по формуле:

$$\text{К} = \Sigma \text{ННЖК} / \Sigma \text{НЖК}. \quad (2)$$

Математическую обработку данных проводили с помощью пакета программ Microsoft Excel. Результаты представлены в виде средних значений 3–6 биологических повторностей и их стандартных ошибок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика ЖКС фракций СЛ у распускающихся почек растений рода Betula L.

Фракции СЛ почек берез содержали высокий уровень ННЖК – НЛ и ГЛ (45–88%), ФЛ – 65–78% от суммы жирных кислот каждой фракции (табл. 1). Однонаправленного изменения содер-

жания суммы ННЖК фракций СЛ почек трех берез в процессе распускания не происходило. Особенно стабильным было их содержание во фракции ФЛ. Значения ИДС и К ЖК фракций СЛ почек трех берез также не изменялись однозначно. Группу ННЖК фракций СЛ почек исследованных берез по фазам распускания составляли преимущественно линоленовая (C_{18:3}) и линолевая (C_{18:2}) кислоты (до 55 и 47% от суммы жирных кислот соответственно). Уровень линоленовой кислоты во всех фракциях СЛ почек исследованных берез в процессе их распускания повышался или имел тенденцию к повышению. Содержание линолевой кислоты во фракциях СЛ при распускании почек снижалось. Наиболее значительное повышение содержания линоленовой и снижение уровня линолевой кислоты отмечалось в ГЛ. В трех фракциях СЛ почек исследованных берез среди НЖК преобладала пальмитиновая (до 43% от суммы жирных кислот каждой фракции). В период распускания почек берез однонаправленного изменения содержания пальмитиновой и стеариновой кислот во фракциях СЛ не наблюдалось.

Исследование особенностей ЖКС фракций СЛ по фазам распускания почек у различающихся по морфологическим признакам растений рода *Betula L.* показало, что у березы пушистой, в отличие от березы повислой и карельской березы, отмечался высокий уровень суммы НЖК во фракциях НЛ и ГЛ, что было обусловлено преимущественно высоким содержанием пальмитиновой кислоты (кроме III фазы). Березу пушистую отличало также пониженное содержание линолевой и олеиновой кислот при повышенном уровне пальмитиновой и стеариновой кислот во фракции ГЛ в I и II фазы распускания почек. У березы повислой, в отличие от других берез, происходило значительное снижение уровня линолевой кислоты при повышении пальмитиновой в составе фракции ГЛ в процессе развития почек от I к III фазе и понижение уровня линолевой кислоты во фракции ФЛ. Карельскую березу характеризовало повышенное содержание ННЖК во фракции НЛ почек по фазам распускания, обусловленное высоким содержанием линолевой кислоты при низком уровне пальмитиновой. Уровни суммы ННЖК и, соответственно, НЖК, а также олеиновой и стеариновой кислот фракции ФЛ почек у трех берез были очень близкими и оставались стабильными в течение периода распускания почек.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее мы исследовали динамику содержания СЛ, их фракций и ЖКС СЛ в почках растений рода *Betula L.* (березы пушистой, березы повислой и карельской березы) по фазам распускания [7]. Содержание СЛ варьировало от 27 до 45% от абсо-

Таблица 1. Содержание жирных кислот (ЖК) фракций нейтральных (НЛ), глико- (ГЛ) и фосфолипидов (ФЛ) почек разных видов и формы *Betula L.* по фазам распускания

ЖК	Береза пушистая				Береза повислая				Карельская береза			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
C _{16:0}	34.6 ± 2.4	42.5 ± 3.0	38.1 ± 2.7	30.9 ± 2.2	30.3 ± 2.1	29.3 ± 2.0	31.6 ± 2.2	29.8 ± 2.1	11.9 ± 0.8	18.3 ± 1.3	15.5 ± 1.1	25.6 ± 1.8
	14.8 ± 1.0	12.1 ± 0.8	3.4 ± 0.2	10.6 ± 0.7	7.1 ± 0.5	2.1 ± 0.1	5.3 ± 0.4	0.9 ± 0.1	2.0 ± 0.1	4.1 ± 0.3	3.1 ± 0.2	4.6 ± 0.3
	7.1 ± 0.5	4.5 ± 0.3	14.2 ± 1.0	11.6 ± 0.8	9.3 ± 0.6	12.1 ± 0.8	12.4 ± 0.9	14.8 ± 1.0	6.8 ± 0.5	10.2 ± 0.7	8.7 ± 0.6	4.0 ± 0.3
	31.5 ± 2.2	26.2 ± 1.8	30.3 ± 2.1	21.1 ± 1.5	32.5 ± 2.3	30.3 ± 2.1	25.4 ± 1.8	26.8 ± 1.9	45.2 ± 3.2	39.6 ± 2.8	42.7 ± 3.0	38.7 ± 2.7
	12.0 ± 0.8	14.7 ± 1.0	14.0 ± 1.0	16.8 ± 1.2	21.0 ± 1.5	26.3 ± 1.8	25.4 ± 1.8	24.0 ± 1.7	34.1 ± 2.4	27.8 ± 1.9	30.0 ± 2.1	30.8 ± 2.2
ΣНЖК	49.5 ± 3.5	54.6 ± 3.8	41.4 ± 2.9	50.5 ± 3.5	37.3 ± 2.6	31.3 ± 2.2	36.8 ± 2.6	34.4 ± 2.4	14.0 ± 1.0	22.4 ± 1.6	18.6 ± 1.3	26.5 ± 1.9
	50.6 ± 3.5	45.4 ± 3.2	58.6 ± 4.1	49.5 ± 3.5	62.7 ± 4.4	68.7 ± 4.8	63.2 ± 4.4	65.6 ± 4.6	86.1 ± 6.0	77.6 ± 5.4	81.4 ± 5.7	73.5 ± 5.1
К	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.7 ± 0.1	2.2 ± 0.2	1.7 ± 0.1	1.9 ± 0.1	6.2 ± 0.4	3.5 ± 0.2	4.4 ± 0.3	2.8 ± 0.2
ИДС	1.1 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.2 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.7 ± 0.1	1.8 ± 0.1	1.7 ± 0.1
C _{16:0}	31.2 ± 2.2	23.6 ± 1.7	21.7 ± 1.5	21.9 ± 1.5	10.1 ± 0.7	14.3 ± 1.0	26.8 ± 1.9	20.9 ± 1.5	16.3 ± 1.1	19.3 ± 1.4	17.8 ± 1.2	15.5 ± 1.1
	12.1 ± 0.8	10.1 ± 0.7	5.0 ± 0.3	9.4 ± 0.7	2.1 ± 0.1	2.1 ± 0.1	1.8 ± 0.1	1.7 ± 0.1	3.2 ± 0.2	2.4 ± 0.2	2.8 ± 0.2	3.1 ± 0.2
	4.2 ± 0.3	2.5 ± 0.2	10.5 ± 0.7	6.6 ± 0.5	8.8 ± 0.6	12.6 ± 0.9	9.2 ± 0.6	9.0 ± 0.6	9.6 ± 0.7	10.4 ± 0.7	9.9 ± 0.7	17.8 ± 1.2
	17.6 ± 1.2	16.6 ± 1.2	17.1 ± 1.2	11.4 ± 0.8	36.9 ± 2.6	26.9 ± 1.9	10.7 ± 0.7	11.7 ± 0.8	33.0 ± 2.3	29.4 ± 2.1	26.0 ± 1.8	19.9 ± 1.4
	34.9 ± 2.4	47.3 ± 3.3	45.8 ± 3.2	50.8 ± 3.6	42.1 ± 2.9	44.2 ± 3.1	51.5 ± 3.6	55.4 ± 3.9	37.8 ± 2.6	38.5 ± 2.7	43.5 ± 3.0	45.1 ± 3.2
ΣНЖК	43.3 ± 3.0	33.7 ± 2.4	26.6 ± 1.9	31.2 ± 2.2	12.2 ± 0.9	16.4 ± 1.1	28.6 ± 2.0	23.9 ± 1.7	19.6 ± 1.4	21.7 ± 1.5	20.6 ± 1.4	17.2 ± 1.2
	56.7 ± 4.0	66.3 ± 4.6	73.4 ± 5.1	68.8 ± 4.8	87.8 ± 6.1	83.6 ± 5.9	71.4 ± 5.0	76.1 ± 5.3	80.4 ± 5.6	78.3 ± 5.5	79.4 ± 5.6	82.8 ± 5.8
К	1.3 ± 0.1	2.0 ± 0.1	2.8 ± 0.2	2.2 ± 0.2	7.2 ± 0.5	5.1 ± 0.4	2.5 ± 0.2	3.2 ± 0.2	4.1 ± 0.3	3.6 ± 0.3	3.9 ± 0.3	4.8 ± 0.3
ИДС	1.4 ± 0.1	1.8 ± 0.1	1.8 ± 0.1	1.8 ± 0.1	2.1 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.9 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.9 ± 0.1
C _{16:0}	31.6 ± 2.2	30.7 ± 2.1	27.0 ± 1.9	32.3 ± 2.3	26.4 ± 1.8	27.1 ± 1.9	32.3 ± 2.3	24.9 ± 1.7	28.9 ± 2.0	30.1 ± 2.1	29.8 ± 2.1	20.6 ± 1.4
	2.1 ± 0.1	2.0 ± 0.1	2.5 ± 0.2	2.7 ± 0.2	1.9 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.8 ± 0.1	1.5 ± 0.1	2.1 ± 0.1	3.4 ± 0.2	1.7 ± 0.1	1.5 ± 0.1
	4.5 ± 0.3	2.9 ± 0.2	6.7 ± 0.5	2.6 ± 0.2	6.7 ± 0.5	1.9 ± 0.1	4.5 ± 0.3	3.2 ± 0.2	2.3 ± 0.2	3.1 ± 0.2	2.9 ± 0.2	4.7 ± 0.3
	46.5 ± 3.3	43.6 ± 3.1	42.7 ± 3.0	37.8 ± 2.6	39.9 ± 2.8	36.1 ± 2.5	34.0 ± 2.4	31.0 ± 2.2	44.6 ± 3.1	43.3 ± 3.0	39.3 ± 2.8	36.3 ± 2.5
	15.4 ± 1.1	20.8 ± 1.5	21.1 ± 1.5	24.7 ± 1.7	25.2 ± 1.8	33.6 ± 2.3	27.5 ± 1.9	39.4 ± 2.8	22.1 ± 1.5	20.1 ± 1.4	26.3 ± 1.8	36.8 ± 2.6
ΣНЖК	33.7 ± 2.4	32.7 ± 2.3	29.5 ± 2.1	34.9 ± 2.4	28.3 ± 2.0	28.5 ± 2.0	34.1 ± 2.4	26.4 ± 1.9	31.1 ± 2.2	33.5 ± 2.3	31.5 ± 2.2	22.2 ± 1.6
	66.3 ± 4.6	67.3 ± 4.7	70.5 ± 4.9	65.1 ± 4.6	71.7 ± 5.0	71.5 ± 5.0	65.9 ± 4.6	73.6 ± 5.1	69.0 ± 4.8	66.5 ± 4.7	68.5 ± 4.8	77.8 ± 5.4
К	2.0 ± 0.1	2.1 ± 0.1	2.4 ± 0.2	1.9 ± 0.1	2.5 ± 0.2	2.5 ± 0.2	1.9 ± 0.1	2.8 ± 0.2	2.2 ± 0.2	2.0 ± 0.1	2.2 ± 0.2	3.5 ± 0.2
ИДС	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.6 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.6 ± 0.1	1.8 ± 0.1	1.6 ± 0.1	1.8 ± 0.1	1.6 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.6 ± 0.1	1.9 ± 0.1

Примечание. ΣНЖК – сумма насыщенных жирных кислот, ΣННЖК – сумма ненасыщенных жирных кислот, К – коэффициент ненасыщенности жирных кислот, ИДС – индекс двойной связи.

лютно сухой массы (а.с.м.). В составе СЛ преобладали НЛ (до 42% от а.с.м.). НЛ – это эфиры глицерина и ЖК, они служат формой хранения углерода в растениях и используются в основном как источник энергии и запасных соединений для роста побегов и листьев [8]. Отмечалось снижение уровня НЛ в почках берез на первых этапах распускания, что могло быть следствием интенсивного использования их на ростовые процессы, когда еще не происходит в достаточном количестве пополнения энергетического материала в клетках растений за счет фотосинтеза и поступления элементов питания из почвы.

Фракции ГЛ и ФЛ не превышали 13 и 8% от а.с.м. соответственно [7]. Однонаправленного для всех берез изменения содержания ГЛ в процессе распускания почек не наблюдалось. ГЛ – сложные липиды, включающие углеводную группу. Они являются основными компонентами тилакоидных мембран хлоропластов. ФЛ составляют основу всех мембран клетки. Уровень этой фракции липидов у трех берез повышался в фазу раскрытия почек. Очевидно, в этот период, в III фазу распускания почек, когда почки раскрываются и появляются молодые листья, ФЛ в них активно синтезируются и принимают участие в формировании клеточных структур. Проведенное ранее сравнительное исследование липидного состава распускающихся почек (без учета фаз развития) и молодых листьев у березы повислой и березы пушистой показало, что при распускании почек существенно повышается содержание ФЛ в связи с активным образованием мембран клетки [3]. Позже мы установили, что этот процесс происходит в III фазу распускания почек [7]. Также перед появлением хвои в меристемах почек хвойных растений содержится ГЛ и ФЛ в мембранах значительно возрастает, что объясняется увеличением размеров клеток и формированием их фотосинтетического аппарата [13, 14].

В СЛ почек разных видов березы преобладали диеновые и триеновые кислоты, в СЛ листьев – триеновые [2, 3]. Предполагается, что при формировании листьев происходит десатурация ЖК с образованием новых двойных связей. ННЖК СЛ почек берез по фазам распускания составляли до 85% от суммы ЖК [7]. Преобладание ННЖК в липидах почек позволяет сохранять текучесть мембран их тканей на физиологически активном уровне, обеспечивающем интенсивные процессы формирования фотоассимиляционного аппарата в распускающихся почках и устойчивость их к возможным неблагоприятным климатическим условиям в весенний период, прежде всего, к понижению температуры. У растений, синтезирующих ННЖК, проявляются типичные обратные отношения между температурой среды и накоплением ННЖК в составе мембранных липидов [15, 16].

Основной вклад в группу ННЖК СЛ почек исследованных видов берез вносят линолевая и линоленовая ЖК (до 44 и 39% от суммы ЖК соответственно), в группу НЖК – пальмитиновая ЖК (до 32%) [7]. Содержание линолевой кислоты снижается в СЛ почек берез в процессе их распускания, что может быть обусловлено ее использованием в метаболических процессах, направленных на формирование структур молодого листа. Во время дальнейшего роста листа содержание линоленовой кислоты продолжает снижаться, при этом накапливаются триеновые кислоты, преимущественно линоленовая, активно участвующая в процессе фотосинтеза [17].

Выявленный в данном исследовании высокий уровень ННЖК во всех фракциях липидов по фазам распускания почек исследованных берез свидетельствует о высокой степени жидкости мембран клеток развивающихся почек, что, очевидно, является необходимым условием для активно протекающих в этот период метаболических процессов и обеспечивает защитные функции растений от возможных неблагоприятных климатических условий в весенний период. Также в мужских соцветиях *Betula pendula* Roth в период весеннего их развития в начальную фазу цветения в условиях относительно низких температур сумма ННЖК превышала сумму насыщенных во всех фракциях СЛ, особенно во фракциях мембранных липидов, в которых количество ННЖК было вдвое больше, чем насыщенных [18]. По мере повышения температуры среды, к фазе разрыхления тычиночных соцветий, происходило накопление НЖК в НЛ (до 70% и выше от суммы жирных кислот) и в ГЛ (до 50% и выше от суммы ЖК). При этом в ФЛ отмечалось устойчивое преобладание ННЖК, и в большей степени – линолевой кислоты (до 65% и выше от суммы ЖК), независимо от фазы развития мужских соцветий. Высокая степень ненасыщенности ЖК мембранных липидов определяет физическое состояние биологических мембран, что важно для поддержания текучести липидного окружения мембранных белков, особенно ферментов, и обеспечения пропускной способности мембран для ионов и молекул, а это, в свою очередь, определяет характер и интенсивность метаболизма в клетках [19].

Согласно результатам нашего исследования, группу ННЖК всех фракций СЛ почек трех берез составляли преимущественно линоленовая ($C_{18:3}$) и линолевая ($C_{18:2}$) кислоты, которые могут синтезироваться в растениях, в отличие от животных, и именно они в основном определяют состояние мембран [14, 20]. Значительное, повышающееся по фазам распускания почек количество линоленовой кислоты во фракциях СЛ обеспечивает активные метаболические процессы, связанные с формированием фотоассимиляционного аппара-

та, при переходе растения из состояния вынужденного покоя к активной вегетации. Полученные данные по снижению уровня линолевой кислоты при повышении содержания линоленовой во фракциях СЛ, особенно во фракции ГЛ, по фазам распускания почек согласуются с литературными данными. В работе Ветчинниковой с соавт. [2] также наблюдалось повышенное содержание триеновых кислот (главным образом линоленовой) за счет пониженного уровня диеновых (преимущественно линолевой) в СЛ листьев по сравнению с почками у березы повислой и березы пушистой. Рост листовой пластинки у березы повислой и березы пушистой сопровождался снижением относительного содержания линолевой кислоты и повышением — линоленовой, что было наиболее выражено в ГЛ листьев [3]. Увеличение степени ненасыщенности ЖК в процессе развития листа связывают с биогенезом хлоропластов, мембраны тилакоидов которых отличаются высоким содержанием ННЖК (до 85–90% от суммы жирных кислот) [21]. Также при исследовании динамики ЖКС СЛ хвои ели сибирской (*Picea obovata* L.) в течение первой половины вегетационного периода (март—июль) было показано, что весенний максимум содержания линоленовой кислоты совпадал с максимумом содержания хлорофиллов в светособирающих комплексах фотосинтетических единиц и началом нетто-ассимиляции CO₂, летний — с самым высоким за исследуемый период содержанием хлорофиллов [22].

Триеновые ЖК обладают значительно более низкой, по сравнению с насыщенными, моно- и диеновыми ЖК температурой плавления, что крайне важно для сохранения мембранами жидкокристаллического состояния, обеспечивающего активное протекание метаболических процессов в клетке. Преимущественное накопление линоленовой кислоты именно в тилакоидных мембранах хлоропластов обусловлено той важной ролью, которую она играет в процессе фотосинтеза. Она способна принимать спиральную конформацию, что позволяет включающим ее липидам образовывать комплексы с мембранными белками и пигментами при построении фотосинтетических субъединиц и обеспечивает возможность переноса электронов по электрон-транспортной цепи хлоропластов [17].

Сравнительный анализ показал, что максимальное содержание ННЖК в почках растений рода *Betula* и в органах хвойных растений зафиксировано в зимний период, что обеспечивает поддержание жидкого фазового состояния мембран [4, 13, 23]. При переходе лиственных и хвойных древесных растений от зимнего к весеннему периоду повышается скорость гидрогенизации двойных связей ННЖК липидов почек и, как следствие, происходит снижение их доли в ЖКС липидов. Также, как при росте молодого листа березы, при

формировании фотосинтетического аппарата в клетках молодой хвои *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. в составе ННЖК ГЛ почти вдвое возрастала доля триеновых ЖК [13]. Следует отметить, что у *Pinus sylvestris* L. повышение относительного содержания линоленовой кислоты в липидах хлоропластных мембран хвои происходило и при ингибировании фотосинтетического аппарата в результате их реорганизации в условиях понижения температуры и освещенности в осенний период, что объясняется ее ролью в адаптации растительного организма к неблагоприятным условиям среды [16]. Изменения в ЖКС лиственных и хвойных древесных растений свидетельствуют о наличии у них определенной аналогии в перестройке клеточного метаболизма в сезонных циклах их развития.

Особенности ЖКС фракций СЛ почек по фазам распускания у различающихся по морфологическим признакам растений рода Betula L.

Поскольку период распускания почек березы протекает в относительно короткие сроки (в среднем за три недели), и в этот период в них особенно интенсивно происходят процессы, направленные на формирование фотосинтетического аппарата [24], этот период представляет интерес для выявления особенностей изменения липидного состава почек по фазам распускания у разных видов и форм березы. На основании сравнительного исследования фракционного и ЖКС СЛ почек *Betula pubescens*, *B. pendula* и *B. pendula* var. *carelica* по фазам в период распускания нами были представлены отличительные особенности по этим показателям для различных видов растений рода *Betula* L. [7]. У березы пушистой, в отличие от двух других берез, отмечался высокий уровень СЛ и фракции НЛ в набухших почках и молодых (до 10 мм) листьях; низкий уровень ГЛ и ФЛ, за исключением фазы раскрытия почек; высокое содержание НЖК (до 51% от суммы) (кроме III фазы), обусловленное преимущественно высоким уровнем пальмитиновой и стеариновой кислот; низкий уровень линоленовой кислоты и олеиновой (кроме III фазы). Результаты данного исследования показали, что у березы пушистой высокий уровень суммы НЖК СЛ обусловлен высоким содержанием их во фракциях НЛ и ГЛ за счет высокого уровня пальмитиновой кислоты (кроме III фазы). Березу пушистую отличало также пониженное содержание линолевой и олеиновой кислот при повышенном уровне пальмитиновой и стеариновой кислот во фракции ГЛ в I и II фазы распускания почек. У растений с морфологическими показателями березы пушистой по сравнению с березой повислой, идентифицированной по морфологическим признакам, ранее отмечали в СЛ почек

повышенный уровень насыщенных, а также короткоцепочечных ЖК [2, 4].

У близкородственных растений – березы повислой и ее подвида карельской березы – показатели, характеризующие содержание СЛ, фракций СЛ и ЖКС СЛ в почках по фазам распускания были сходны [7]. Исследование ЖКС фракций СЛ почек трех берез по фазам распускания позволило выявить различия у них по этому показателю на уровне всех фракций. У березы повислой, в отличие от других берез, происходило значительное снижение уровня линолевой кислоты при повышении пальмитиновой в составе фракции ГЛ в процессе развития почек от I к III фазе и пониженный уровень линолевой кислоты во фракции ФЛ в период исследования. Карельскую березу характеризовало повышенное содержание ННЖК во фракции НЛ распускающихся почек, обусловленное высоким содержанием линолевой кислоты при низком уровне пальмитиновой. Такие показатели ЖКС фракции ФЛ, как уровни суммы ННЖК и, соответственно, НЖК, а также олеиновой и стеариновой кислот были относительно близкими в почках трех берез и оставались стабильными в течение всех фаз периода распускания почек.

Сопоставление полученных нами данных с имеющимися сведениями в литературе показало, что в весенний период динамика ННЖК в почках лиственных древесных пород (судя по березе) отличается от хвойных растений, а также имеет особенности внутри видов лиственных и хвойных пород [2–4, 7, 13]. Предполагается, что у хвойных растений существует, по крайней мере, два различных механизма низкотемпературной адаптации липидного мембранного матрикса. У *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. механизм адаптации связан с индукцией экспрессии десатуразных генов, у *Larix sibirica* Ledeb. – с активацией ацил-липидных десатураз и синтезом низкомолекулярных короткоцепочечных ($C < 16$) ЖК преимущественно с нечетным числом атомов углерода [13].

Таким образом, в результате проведенных исследований у растений рода *Betula* L. выявлены общие закономерности изменения содержания ЖК фракций СЛ в почках по фазам распускания. Выявленное преобладание ННЖК во всех фракциях СЛ почек берез позволяет сохранять текучесть мембран их тканей на физиологически активном уровне, обеспечивающем интенсивные метаболические процессы, направленные на формирование фотоассимиляционного аппарата в распускающихся почках и устойчивость их к возможным неблагоприятным климатическим условиям в весенний период.

Основной вклад в группу ННЖК фракций СЛ почек берез вносят линоленовая и линолевая, в группу НЖК – пальмитиновая. Установленное

снижение содержания линолевой кислоты во всех фракциях почек трех берез в процессе их распускания, вероятно, связано с использованием этой кислоты в метаболических процессах, направленных на формирование структур молодого листа, при дальнейшем росте которого продолжается ее снижение, при этом накапливаются триеновые кислоты, преимущественно линоленовая, активно участвующая в процессе фотосинтеза.

Различия в содержании ЖК фракций СЛ почек по фазам распускания у двух видов и одного подвида растений рода *Betula* L. могут отражать особенности липидного обмена их тканей в процессе развития почек в весенний период. Физиолого-биохимические механизмы, обуславливающие процессы аккумуляции и использования липидных соединений в почках разных видов и форм растений рода *Betula* L. в годичном цикле их развития, в частности, по фазам распускания, остаются еще во многом не исследованными. Выявленные особенности ЖКС фракций липидов почек двух видов и одного подвида березы по фазам распускания расширяют возможности идентификации растений рода *Betula* L.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания “Карельского научного центра Российской академии наук” (Институт леса “Карельского научного центра Российской академии наук”) и Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с.
2. Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов различных органов *Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh., произрастающих в Карелии // Растит. ресурсы. 2000. Т. 36. № 2. С. 85.
3. Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Канючкова Г.К., Ильинова М.К. Содержание липидов и жирнокислотный состав их фракций в различные фазы развития почек и листьев *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh // Растит. ресурсы. 2004. Т. 40. № 1. С. 69.
4. Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости. М.: Наука, 2004. 183 с.

5. *Ветчинникова Л.В.* Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 269 с.
6. *Морозова И.В., Чернобровкина Н.П., Ильинова М.К., Пчелкин В.П., Цыдендамбаев В.Д.* Содержание и состав жирных кислот суммарных липидов почек *Betula pubescens*, *B. pendula*, *B. pendula* var. *carelica* // Физиология растений. 2019. Т. 66. С. 146.
7. *Чернобровкина Н.П., Морозова И.В., Ильинова М.К.* Фракционный и жирнокислотный состав суммарных липидов почек растений рода *Betula* L. в период распускания // Труды КарНЦ РАН. Серия "Экспериментальная биология". 2019. № 6. С. 16.
8. *Piispanen R., Saranpää P.* Seasonal and within-stem variations of neutral lipids in silver birch (*Betula pendula*) wood // Tree Physiology. 2004. V. 24. P. 991.
9. *Ловчий Н.Ф., Ярошевич Э.П., Тютюнов А.З., Юркевич И.Д., Гельтман В.С.* Березовые леса Беларуси: типы, ассоциации, сезонное развитие и продуктивность. Минск: Навука і тэхніка, 1992. 183 с.
10. *Jamieson G.R.* GLC identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids // J. Chromat. Sci. 1975. V. 13. P. 491.
11. *Столяров Б.В., Савинов И.М., Витенберг А.Г.* Руководство к практическим работам по газовой хроматографии. Л.: Химия, 1978. 288 с.
12. *Lyons J.M., Wheaton T.A., Pratt H.R.* Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants // Plant Physiol. 1964. V. 39. P. 262.
13. *Алаудинова Е.В., Миронов П.В.* Липиды меристем лесообразующих хвойных пород центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растит. сырья. 2009. № 2. с. 71.
14. *Алаудинова Е.В., Миронов П.В.* Сосна обыкновенная: особенности метаболизма мембранных липидов живых тканей почек // ИВУЗ. Лесной журнал. 2011. № 4. С. 17.
15. *Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Romanova L.I., Sementnova G.P.* The annual dynamics of reserve compounds and hydrolitic enzymes activity in the tissues of *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. // Eurasian J. For. Res. 2004. V. 7. P. 1.
16. *Макаренко С.П., Коненкина Т.А., Суворова Г.Г., Оскорбина (Иванова) М.В.* Сезонные изменения жирнокислотного состава липидов хвои *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 2014. Т. 61. С. 129.
17. *Laskay G., Lehoczki E.* Correlation between linolenic acid deficiency in chloroplast membrane lipids and decreasing photosynthetic activity in barley // Biochim. Biophys. Acta. 1986. V. 849. P. 77.
18. *Серебрякова О.С., Ветчинникова Л.В.* Жирнокислотный состав липидов мужских соцветий *Betula pendula* Roth в период весеннего развития // Труды КарНЦ РАН. Серия Эксперим. биология. 2018. № 6. С. 30.
19. *Лось Д.А.* Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 346 с.
20. *Попов В.Н., Антипина О.В., Пчелкин В.П., Цыдендамбаев В.Д.* Изменение жирнокислотного состава липидов хлоропластных мембран растений табака при низкотемпературном закаливании // Физиология растений. 2017. Т. 62. С. 109.
21. *Murphy D.J.* The molecular organisation of the photosynthetic membranes of higher plants // Biochim. Biophys. Acta. 1986. V. 864. P. 33.
22. *Иванова М.В., Макаренко С.П., Суворова Г.Г.* Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои *Picea obovata* в весенний период вегетации // Сибирский эколог. журнал. 2018. Т. 25. С. 239.
23. *Романова И.М., Живетьев М.А., Дударева Л.В., Граскова И.А.* Динамика жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Иркутской области // Химия растит. сырья. 2016. № 2. С. 61.
24. *Николаева Н.Н.* Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth.) с разной текстурой древесины: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2004. 28 с.