

ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В ПОЧКАХ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ ПРИ СМЕНЕ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ФАЗ В СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ¹

© 2025 г. Г. Н. Табаленкова*, Р. В. Малышев, М. С. Атоян

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 17.04.2023 г.

После доработки 19.08.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

Приведены результаты физиолого-биохимических исследований почек лиственницы сибирской при выращивании в таежной зоне Республики Коми. Показано, что смена фенологического состояния лиственницы сибирской в период покоя и при переходе к вегетации сопровождается значительной перестройкой метаболизма. В осенне-зимний период в почках лиственницы сибирской синтезируется значительное количество криопротекторных соединений, таких как растворимые сахара, растворимый белок, свободные аминокислоты. Установлено высокое содержание в этот период (около 60% суммы всех жирных кислот) ненасыщенных жирных кислот (ЖК), в основном линолевой и олеиновой. С началом сокодвижения отмечалось постепенное увеличение содержания сахаров и растворимого белка с их максимумом в конце апреля. Весной существенно изменился жирнокислотный состав почек, в значительной степени сократилось содержание ненасыщенных и возросла роль насыщенных ЖК, что свидетельствует об активизации синтаз жирных кислот, конечный продукт действия которых – пальмитиновая кислота. Оводненность почек и доля замерзающей воды к декабрю уменьшились соответственно до 45 и 16%. Низкое содержание воды и наличие значительной доли незамерзающей воды позволяют говорить о формировании вполне достаточной криорезистентности тканей почек лиственницы к низким отрицательным температурам осенне-зимнего периода. Показано, что биохимические изменения в почках при адаптации к низким температурам в первую очередь направлены на изменение состояния воды, при котором ее фазовые переходы становятся относительно безопасными.

Ключевые слова: лиственница сибирская, растворимые углеводы, белок, свободные аминокислоты, жирные кислоты, оводненность, фенологическое состояние.

DOI: 10.31857/S0024114825010102 **EDN:** DROXHD

Подзона средней тайги на европейском северо-востоке России характеризуется умеренно-континентальным климатом с холодной и продолжительной зимой. Частое вторжение арктических масс воздуха сопровождается резкими похолоданиями, при которых температура воздуха может опускаться до -40°C . Начало безморозного периода со средней суточной температурой выше 0°C наступает в середине апреля, а переход через $+5^{\circ}\text{C}$ наблюдается в начале мая. Возврат холода и заморозки отмечаются вплоть до середины июня. Однако заметное потепление климата в Северном полушарии

может довольно сильно влиять на метаболизм древесных растений, скорость прохождения фенофаз, сроки роста и размножения (Alberto et al., 2013). Одним из возможных проявлений такого воздействия является уменьшение глубины зимнего покоя растений, что приводит к преждевременному выходу из состояния покоя в зимнее время при кратковременных оттепелях и усыханию.

Под зимним покоем понимается определенное физиологическое состояние древесных растений, при котором растение способно противостоять низким отрицательным температурам воздуха и почвы. Переход в это состояние происходит осенью при наступлении холода и сопровождается

¹Работа выполнена в рамках темы № 122040600021-4.

комплексом структурных и функциональных перестроек, обеспечивающих их сохранение в осенне-зимний период (Sakai, 1979; Туманов, 1979; Feurtado et al., 2004; Duan et al., 2007).

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) – крупное хвойное дерево высотой 20–30 м. В отличие от большинства хвойных деревьев, являющихся вечнозелеными породами, лиственница сбрасывает осенью всю свою листву. На севере европейской части России естественные лиственничные леса встречаются в виде отдельных урочищ и куртин, начиная от восточных берегов Онежского озера в Карелии, Белого моря на территории Архангельской области и в Республике Коми. Общая площадь лесов с доминированием лиственницы в Республике Коми составляет около 300 тыс. га (Леса Республики Коми, 1999).

Лиственницы – быстрорастущие, светолюбивые породы, одни из самых морозоустойчивых хвойных растений, переносят морозы до -70°C . Однако молодые побеги могут повреждаться при резком понижении температуры воздуха весной (Паутова, 2011). Особо чувствительны к низким температурам меристематические ткани почек. Это относится даже к такому холодаустойчивому виду, как лиственница сибирская. Оценка состояния почек, морозостойкости лиственницы сибирской на основе изучения сезонных изменений пигментного комплекса, температуры замерзания воды, одненности, содержания свободной и связанной воды и ряда биохимических показателей в вегетативных почках представляет теоретический и практический интерес.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в подзоне средней тайги в Республике Коми. Климат территории умеренно-континентальный со средней температурой июля $+17.5^{\circ}\text{C}$ и января -14.2°C . Общее количество

осадков составляет 620 мм в год. Вегетационный период длится в среднем 140 дней, с середины мая до конца сентября. В годовой динамике температур в районе исследований четко выражен достаточно продолжительный холодный период, когда преобладают отрицательные температуры и активная жизнедеятельность растений невозможна (по данным гидрометеорологической станции г. Сыктывкара (индекс ВМО 23804), полученным на ресурсе “Расписание погоды” (<https://gr5.ru>)).

Физиолого-биохимические исследования проводили в 2020–2021 гг. Объектом исследования являлись деревья лиственницы сибирской в возрасте 20 лет, выращенные из семенного материала в питомнике, расположенным в окрестностях г. Сыктывкара. Материалом для исследования являлись боковые почки, расположенные на удлиненных побегах (ауксиластах).

Почки лиственницы сибирской отбирали в конце октября – начале ноября и в конце марта – начале апреля с 10 деревьев, с 20–30 побегов текущего года жизни на высоте 1.5 м. Вегетативная почка состоит из меристематической зачаточной оси, оканчивающейся конусом нарастания, и зачаточных листьев разного возраста, расположенных друг над другом на этой оси. Наружные листья почки представляют собой специализированные почечные чешуи, выполняющие защитные функции (рисунок).

Определение температуры кристаллизации и доли замерзшей воды в почках проводили на дифференциальном сканирующем калориметре DSC– 60 Shimadzu (Япония). С помощью программного обеспечения для DSC-60 TA 60 Version 1.33 определяли начало фазового перехода “вода – лед”. По площади экзотермического пика с использованием коэффициента удельной теплоты кристаллизации воды (330 Дж/кг) рассчитывали количество воды, претерпевшей фазовый переход.

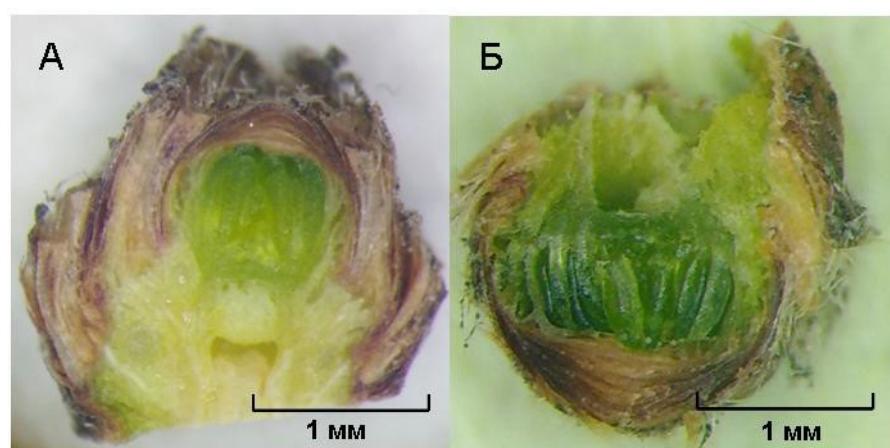


Рис. Вегетативные почки лиственницы сибирской: а – 12.02.2020; б – 01.03.2021.

Оводненность тканей оценивали по разности сырой и сухой массы образцов и выражали в процентах. Полученные количественные значения фракций воды в тканях выражали в долях по отношению к общему содержанию воды (Малышев, 2021).

Для биохимических анализов почки фиксировали жидким азотом и высушивали лиофильно. Содержание фотосинтетических пигментов определяли в ацетоновой вытяжке на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Киото, Япония) при длинах волн 662 и 644 нм – хлорофиллы и 470 нм – каротиноиды.

Растворимые углеводы определяли в лиофильно высушенном материале методом ГЖХ (Михович и др., 2017), общий азот, углерод – с помощью элементного CHNS-O анализатора EA-111 (Италия).

Растворимый белок определяли по М.М. Bradford (1976). В качестве стандарта использовали бычий сывороточный альбумин.

Определение свободных аминокислот проводили на аминокислотном анализаторе AAA-400 (Чехия) в системе литиевых буферов. Идентификацию и количественное содержание аминокислот в исследуемых образцах рассчитывали по результатам разделения стандартной смеси аминокислот.

Жирные кислоты определяли в виде их метиловых эфиров после проведения кислотного метанолиза липидов с последующей этирификацией выделившихся кислот. Количественное определение индивидуальных кислот проводили методом внутреннего стандарта. Погрешность измерения содержания кислот для доверительной вероятности $P = 0.95$ составляет 15–20%. На сегодняшний день существует практика косвенной оценки активности жирнокислотных ацил-липидных мембранных $\omega 9$, $\omega 6$ и $\omega 3$ десатураз, на основании состава жирных кислот мембранных липидов (Романова и др., 2016; Берестовой и др., 2019). Оценку активности мембранных $\omega 9$, $\omega 6$ и $\omega 3$ десатураз, катализирующих введение двойных связей в углеводородные цепи олеиновой (C18:1), линолевой (C18:2) и линоленовой (C18:3) кислот посредством стеароил- (SRD), олеил- (ORD) и линолеил- (LDR) десатураз, рассчитывали, как описано в работах М.А. Живетьева с соавторами (2011).

Дополнительно нами была проведена оценка глубины покоя побегов лиственницы. Собранные побеги искусственно выводили из состояния покоя в лабораторных условиях (при температуре +24°C и 12-часовом фотопериоде), готовность побегов к росту оценивали по соотношению раскрывшихся и нераскрывшихся почек. Эксперимент проводили в фазе органического покоя (первая половина октября – начало декабря) и в фазе вынужденного покоя (вторая половина февраля). Каждый раз использовали 50–60 побегов. Количество почек на

побеге варьировало в диапазоне 18–20 шт. В момент сбора образцов температура воздуха в районе исследования составляла соответственно 2.9, –10, –21.1°C.

Статистическую обработку результатов проводили в среде MS Excel 2003 с использованием программы анализа данных AtteStat (версия 12.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для большинства древесных растений характерны периоды покоя, что является не только приспособлением к существованию в неблагоприятных условиях среды, но и необходимым звеном онтогенеза растений, что предотвращает преждевременную инициацию роста весной и повреждения побегов при возврате холодов (Sakai, 1979; Myking, 1998). Различают вынужденный покой, причинами которого являются неблагоприятные условия внешней среды, и глубокий (органический), вызванный эндогенными факторами. Сигналом для вступления древесных растений в состояние органического покоя, который длится примерно до середины зимы, является сокращение длины дня и снижение температуры (Туманов, 1979; Sakai, 1979). Покоящиеся почки характеризуются отсутствием внешних признаков роста, высокой устойчивостью к обезвоживанию и неблагоприятным воздействиям среды, в первую очередь к низким отрицательным температурам.

Лиственница сибирская, по сравнению с другими хвойными и лиственными породами, отличается меньшей глубиной покоя (Пахарькова и др., 2016). Эксперименты по искусственноному выведению почек из состояния покоя показали, что почки, отобранные в середине октября и декабря, медленно выходили из состояния глубокого органического покоя. Через месяц количество раскрывшихся почек составляло соответственно около 30%, 50%. Почки, отобранные в феврале, проявили функциональную активность уже через 3 суток, процент раскрывшихся почек составил выше 55%, что говорит о вынужденном покое. Наши данные подтверждают исследования Н.В. Пахарьковой с соавт. (2013), свидетельствующие, что в условиях Красноярского края клетки феллодермы лиственницы сибирской в феврале проявляют фотосинтетическую активность в благоприятных температурных условиях через 3 суток.

Для оценки состояния пигментного комплекса в почках и его способности к восстановлению фотосинтетической активности была прослежена динамика содержания суммы хлорофиллов *a* + *b* и каротиноидов. Содержание пигментов в зимующих почках до начала марта изменяется незначительно (табл. 1).

Таблица 1. Сезонная динамика содержания пигментов в вегетативных почках лиственницы сибирской, мг/г сухой массы

Дата	Хлорофилл <i>a+b</i>	Хлорофилл <i>a/b</i>	Сумма каротиноидов	Хлорофилл/каротиноиды
12.12.2020	0.256 ± 0.039	1.71 ± 0.35	0.093 ± 0.004	2.75 ± 0.15
01.03.2021	0.271 ± 0.059	1.56 ± 0.50	0.092 ± 0.012	2.94 ± 0.27
23.03.2021	0.299 ± 0.019	2.24 ± 0.15	0.142 ± 0.010	2.10 ± 0.10
26.04.2021	0.721 ± 0.041	2.95 ± 0.09	0.249 ± 0.019	2.89 ± 0.09

Вероятно, это связано с тем, что растения в это время находятся в состоянии вынужденного покоя, выход из которого сдерживает только низкие температуры. В конце марта количество хлорофиллов несколько увеличивается, достигая максимума к концу апреля. Наблюданное весенне повышение содержания зеленых пигментов в почках отражает начало возобновления синтетических процессов и формирование полноценного фотосинтетического аппарата. Следует отметить, значительное увеличение в конце марта и особенно в апреле содержания в почках каротиноидов, которые являются важными составляющими комплексной системы защитных механизмов и помогают избегать фотоингибирования в условиях отрицательных температур (Oquist, Huner, 2003; Маслова и др., 2009). Возможно, максимальное содержание каротиноидов в почках связано с высокой инсоляцией, наблюданной в этот период, и защитной функцией каротиноидов формирующегося фотосинтетического аппарата от деструкции.

Процесс перехода растений в состояние глубокого покоя сопровождается комплексом структурных и функциональных перестроек, обеспечивающих их сохранение в осенне-зимний период. Состояние покоя является не только способом успешной перезимовки, но и необходимым условием для прохождения физиолого-биохимических

процессов, обеспечивающих дальнейший рост, жизнеспособность и успешность следующей вегетации. Содержание в почках лиственницы сибирской общего азота и углерода при перезимовке изменялось несущественно и варьировало в пределах азота 13, углерода – около 500 мг/г сухой массы (табл. 2).

Снижение активности метаболических процессов в осенний период сопровождается образованием ряда соединений, необходимых для сохранения клеточных структур при действии низких температур (Алаудинова и др., 2010, 2017). К числу таких соединений относятся растворимые углеводы. Как криопротекторы, они во многом обуславливают устойчивость растений к низким температурам (Трунова, 2007). Анализ данных показал, что на стадии глубокого покоя (декабрь) почки лиственницы сибирской содержали до 30% сахаров (табл. 2), моносахариды – глюкозу, фруктозу, маннопиранозу, а дисахариды – сахарозу и туранозу.

К началу марта содержание сахаров, по сравнению с декабрем, снижалось в 1.5 раза, при этом фракционный состав сахаров не изменялся. К концу марта с началом сокодвижения отмечалось постепенное увеличение сахаров с максимумом их содержания в конце апреля.

Сезонная динамика содержания растворимого белка имела сходство с динамикой растворимых

Таблица 2. Содержание растворимых сахаров и белков, азота и углерода в вегетативных почках лиственницы сибирской, мг/г сухой массы

Дата	Сумма сахаров	Растворимый белок	Азот	Углерод
12.12.2020	295.0 ± 26.5	10.9 ± 0.8	12.9 ± 1.5	495 ± 15
01.03.2020	182.0 ± 33.7	5.4 ± 0.6	–	–
23.03.2021	190.5 ± 28.6	9.4 ± 0.9	13.3 ± 1.5	497 ± 17
26.04.2020	656.8 ± 83.7	19.3 ± 1.3	–	–

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

сахаров (табл. 2). Согласно нашим данным, на стадии глубокого покоя (декабрь) почки лиственницы сибирской содержали до 11 мг растворимого белка (табл. 2). Затем на стадии вынужденного покоя (начало марта) отмечалось значительное снижение его количества по сравнению с периодом глубокого покоя. К концу марта на фоне отсутствия видимых признаков роста наблюдалось достоверное накопление в почках растворимого белка с максимумом его содержания в конце апреля.

Одними из наиболее широко распространенных в высших растениях метаболитов, обладающих полифункциональным биологическим эффектом, являются свободные аминокислоты (АК). Образуясь в процессе фотосинтеза или в результате синтетической деятельности корней, они в дальнейшем участвуют в разнообразных биохимических процессах. Свободные АК обладают также осмопротекторными свойствами. В почках лиственницы сибирской было обнаружено два амида и 24 свободных АК, из них 13 в концентрациях менее 1% суммы всех аминокислот. В состав свободных АК входили 4 непротеиногенные: γ -аминомасляная, цистатионин, орнитин, β -аланин. Их доля в составе свободных аминокислот составляла 1.6–2.3%. В составе свободных АК доминируют 5 соединений, среднее содержание которых превышает 2% суммы: серин, аргинин, глютаминовая кислота, аспарагин и глютамин (табл. 3).

Доля аспарагиновой и глютаминовой кислот, треонина, пролина, γ -аминомасляной кислоты, аргинина составляла более 1%, глицина, аланина, валина, лизина, изолейцина, лейцина, тирозина, орнитина, фенилаланина — менее 1% от суммы аминокислот. Цистатионин, метионин, цистеин,

гидроксилизин обнаружены в следовых количествах. Нужно отметить высокую долю в почках амидов аспарагина и особенно глютамина, которые играют важную роль в качестве резерва дикарбоновых кислот, необходимых для осуществления реакций ферментативного переаминирования.

В период глубокого покоя сумма свободных аминокислот составляла 9558 мкг/г сухой массы. При переходе в состояние вынужденного покоя (февраль — март) сумма свободных аминокислот уменьшилась в 4 раза на фоне увеличения количества в почках растворимого белка. В этот период снизилась доля дикарбоновых кислот и их амидов. Возможно, это обусловлено использованием их для биосинтеза пролина *de novo* по глутамат-сингетазному пути (Roosens et al., 1999; Епринцев и др., 2011). Это подтверждается увеличением почти в 20 раз доли пролина, одного из самых широко распространенных в высших растениях метаболитов, обладающих полифункциональным биологическим эффектом, способным значительно уменьшать повреждающее действие низких температур (Кузнецов, Шевякова, 1999). Кроме того, следует отметить в почках высокую долю аргинина (11–14%), самой богатой по содержанию в молекуле азота аминокислоты. Показано, что высокая доля аргинина обеспечивает азотом синтез аминокислот, амидов и возобновление синтеза белка и нуклеиновых кислот в весенний период. Кроме того, благодаря способности аргинина замедлять гидролиз белков, он препятствует распаду в период покоя запасных и защитных белков до наступления благоприятных для роста условий (Durzan, 2009).

Важное значение на протяжении всего жизненного цикла растений, в том числе и при адаптации

Таблица 3. Содержание свободных аминокислот в вегетативных почках лиственницы сибирской

Аминокислоты	мкг/г сухой массы,		% от суммы АК	
	декабрь	март	декабрь	март
Аспарагиновая	146	14	1.5	0,6
Треонин	143	6	1.5	0,3
Серин	481	26	5.0	1.1
Аспарагин	381	58	4.0	2.4
Глютаминовая	561	57	5.9	2.4
Глютамин	5 936	1115	62.1	46.7
Пролин	168	527	1.7	22.1
γ -аминомасляная	142	30	1.5	1.2
Аргинин	1069	338	11.2	14.2
Сумма аминокислот	9 558	2 386	100	100

Примечание. Показаны аминокислоты, содержание которых больше 1%.

к абиотическим и биотическим стрессорам, имеет метаболизм жирных кислот (ЖК) (Нохсоров и др., 2015; Li-Beisson et al., 2016). При всем многообразии ЖК в почках высших растений доминирующими являются насыщенная пальмитиновая ЖК (C16:0) и две ненасыщенные – олеиновая (C18:1) и линолевая (C18:2). Насыщенной стеариновой ЖК (C18:0) в растениях содержится немного, а кислоты от C20 до C24 присутствуют не всегда и также в небольших количествах. Жирнокислотный состав почек лиственницы сибирской включал 14 ЖК. Среди ненасыщенных ЖК преобладают линолевая (C18:2) и олеиновая (C18:1) кислоты, среди насыщенных – пальмитиновая (C16:0), бегеновая (C22:0) (табл. 4). Также высокое содержание отмечалось для арахиновой (C20:0), лигноцериновой (C24:0), линоленовой (C18:3) кислот.

Таблица 4. Жирнокислотный состав вегетативных почек лиственницы сибирской, % общего содержания жирных кислот

Жирные кислоты		Октябрь	Февраль	Март	Апрель
Лауриновая	C12:0	0.4	0.2	–	–
Миристиновая	C14:0	0.6	1.2	1.7	1.7
Пальмитиновая	C16:0	20.0	11.8	23.1	34.0
Стеариновая	C18:0	2.9	1.5	2.7	3.5
Арахиновая	C20:0	10.8	3.1	8.6	3.6
Бегеновая	C22:0	3.5	14.6	23.6	8.8
Лигноцериновая	C24:0	0	10.1	7.1	3.1
<i>НЖК, % суммы</i>		38.2	42.4	66.8	54.7
Пентадекановая	C15:0	0	0.2	0	0
Пальмитолеиновая	C16:1	1.1	0.8	0.4	0.3
Маргариновая	C17:0	–	4.7	0.7	0.7
Олеиновая	C18:1(9)	21.4	14.2	11.1	7.7
Вакценовая	C18:1(11)	4.0	2.7	2.2	0.8
Линолевая	C18:2(trans)	28.8	29.6	15.6	23.7
Линоленовая	C18:3	6.5	5.3	3.2	12.1
<i>ННЖК, % суммы</i>		61.8	57.6	33.2	45.3
<i>НЖК/ ННЖК</i>		0.6	0.7	2.0	1.2
SDR $\omega 9$		0.88	0.90	0.80	0.69
ODR $\omega 6$		0.62	0.71	0.63	0.82
LDR $\omega 3$		0.18	0.15	0.17	0.34

Ранее было показано (Алаудинова, Миронов, 2009), что для лиственницы характерно повышенное содержание длинноцепочечных ($C \geq 20$) ЖК. Было отмечено (Макаренко и др., 2014), что C20:0 и C22:0 присутствуют в фотосинтезирующих тканях практически всех голосеменных, в отличие от покрытосеменных растений. По нашим данным, среди этой группы ЖК в почках лиственницы сибирской преобладала бегеновая (C22:0).

Было показано (Берестовой и др., 2019), что снижение температуры приводит к уменьшению текучести мембранны. Для поддержания определенного уровня их текучести необходимы ненасыщенные ЖК, поскольку температура их фазового перехода значительно ниже физиологических значений (Los et al., 2013). Как показал анализ жирнокислотного состава почек лиственницы сибирской, осенью и зимой в них около 60% суммы всех ЖК

приходилось на ненасыщенные кислоты, в основном на линолевую (C18:2) и олеиновую (табл. 4). Более высокое содержание ненасыщенных ЖК в осенне-зимний период связано с тем, что ненасыщенные ЖК (олеиновая, линолевая, линоленовая) имеют более низкую температуру плавления и содержащие их фосфолипиды остаются жидкими при низких положительных температурах. Повышение температуры весной вызывало гидрогенизацию двойных связей ЖК (Алаудинова и др., 2009), и, как следствие, набухание почек сопровождалось снижением в весенний период содержания ненасыщенных ЖК и увеличением содержание насыщенных ЖК, особенно пальмитиновой (C16:0) – до 34% суммы ЖК. Содержание пальмитиновой кислоты (C16:0) значительно превосходило стеариновую (C18:0) (табл. 4). Этот факт свидетельствует о том, что с пробуждением почек активизируются синтазы жирных кислот, конечный продукт действия которых – пальмитиновая кислота (C16:0) (Алаудинова, Миронов, 2009). Соотношение НЖК/ННЖК составляло в осенне-зимний период 0.6–0.7 и значительно (до 2) увеличивалось весной. Увеличение содержания НЖК совпадало с весенним максимумом содержания хлорофиллов и каротиноидов

Известно, что в повышении степени ненасыщенности ЖК определяющую роль играют ферменты – десатуразы, функцией которых является образование двойных связей в углеводородных цепях ЖК липидов (Лось, 2001, 2014; Los, Murata, 2004; Верещагин, 2007). Об их активности можно судить по коэффициентам стеароил-десатуразного (SDR), олеоил-десатуразного (ODR) и линолеил-десатуразного (LDR) отношений. В почках лиственницы сибирской SDR находится в пределах 0.69–0.90. При этом максимальное значение SDR приходится на осенне-зимний и ранневесенний периоды и снижается с повышением температуры в апреле. Высокие значения стеароил-десатуразного отношения в этот период можно объяснить тем, что гены, кодирующие SDR, активируются низкими температурами (Алаудинова, Миронов, 2009). Обратную динамику имеют олеоил-десатуразные (ODR) отношения. Самые низкие значения ODR

отмечаются в осенне-зимний и ранневесенний периоды при высоких значениях олеиновой кислоты (табл. 4) и увеличиваются в набухающих почках лиственницы сибирской. Линолеил-десатуразные (LDR) отношения были низкими на протяжении октября – марта (0.15–0.18), резко возрастали при набухании почек в апреле, что свидетельствует об экспрессии генов ω 3-ацил-липидной десатуразы, ответственной за синтез линоленовой кислоты (Алаудинова, Миронов, 2009), содержание которой увеличилось почти в 4 раза.

Основными причинами гибели клетки при низких отрицательных температурах является льдообразование, в результате чего происходит обезвоживание и механическое повреждение клеточных структур кристаллами льда. Поэтому последствия воздействия низких отрицательных температур в значительной степени зависят от общей оводненности тканей растения и содержания свободной и связанной воды. Наибольшей оводненностью почки лиственницы сибирской характеризовались в октябре (0.78 г H₂O/г сухой массы), что объясняется достаточно теплой погодой и большим количеством дождей в этот период. С установлением отрицательных температур воздуха в ноябре и до начала весны оводненность почек снижалась (табл. 5) и повышалась только с середины апреля.

Сохранение жизнеспособности растений при действии низких температур связано с изменением содержания внутриклеточной воды. Доля несвязанной (замерзающей) воды постепенно снижалась с 32% в октябре до 15% в декабре с последующим увеличением в марте и апреле.

Оценка температуры замерзания воды показала, что температура фазового перехода “вода–лед” в ноябре была около $-8.0 \pm 0.3^\circ\text{C}$, в марте–апреле величина этого показателя изменялась незначительно и составляла около -9°C . По мнению ряда авторов (Алаудинова и др., 2007), при оводненности тканей почек 50% и менее они способны без существенных повреждений выдерживать понижение температуры до -35°C . Основываясь на полученных нами данных, можно полагать, что благодаря низкой оводненности и способности сохранять существенную долю содержащейся в почках воды в переохлажденном

Таблица 5. Состояние воды в вегетативных почках лиственницы сибирской

Месяц	Оводненность, % сырой массы	Доля замерзающей воды, % общего содержания	Температура фазового перехода “вода–лед”, $^\circ\text{C}$
Октябрь	78.6 ± 5.3	32.4 ± 9.7	-8.7 ± 0.5
Ноябрь	47.7 ± 4.0	22.2 ± 3.2	-7.9 ± 0.3
Декабрь	44.6 ± 3.1	15.7 ± 3.2	-6.6 ± 0.2
Март	39.3 ± 6.0	23.6 ± 3.5	-8.7 ± 0.4
Апрель	58.5 ± 3.3	34.5 ± 6.5	-8.7 ± 1.5

состоянии к началу зимнего периода, ткани почек лиственницы обладают существенным потенциалом устойчивости к повреждению низкими отрицательными температурами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В годовой динамике температур в районе исследований четко выражен достаточно продолжительный холодный период, когда преобладают отрицательные температуры и активная жизнедеятельность растений невозможна. Смена фенологического состояния лиственницы сибирской в период покоя и при переходе к вегетации сопровождается значительной перестройкой метаболизма. В осенне-зимний период в почках лиственницы сибирской синтезируется значительное количество криопротекторных соединений. Так, содержание сахаров в период глубокого покоя (декабрь) составляло около 30%, около 11 мг/г растворимого белка и 9.5 мг/г сухой массы свободных аминокислот. Увеличение концентрации растворимых белков и свободных аминокислот в почках позволяет снизить риск повреждения клеточных структур низкими отрицательными температурами в зимний период растений. Высокое содержание (около 60% суммы всех жирных кислот) ненасыщенных жирных кислот, в основном линолевой и олеиновой, объясняется более низкой температурой их плавления, а содержащие их фосфолипиды остаются жидкими при низких температурах. К концу марта с началом сокодвижения отмечалось постепенное увеличение содержания сахаров и растворимого белка с их максимумом в конце апреля. Существенные изменения наблюдали в жирнокислотном составе почек. В значительной степени сократилось содержание ненасыщенных ЖК и возросла роль насыщенных ЖК, что свидетельствует об активизации синтаз жирных кислот, конечный продукт действия которых – пальмитиновая кислота.

Необходимо отметить, что в проблеме криорезистентности и сохранении жизнеспособности при низких температурах большую роль играет водный баланс. На фоне общего комплекса биохимических изменений в почках лиственницы сибирской в период осени–весны содержание воды в тканях почек претерпевало существенные изменения. К ноябрю нами отмечено снижение как общей оводненности тканей до 50%, так и доли несвязанной воды. Низкое содержание воды и наличие существенной доли незамерзающей воды позволяет утверждать о формировании вполне достаточной криорезистентности тканей почек лиственницы сибирской к низким отрицательным температурам осенне-зимнего периода. Очевидно, что биохимические изменения в клетках при адаптации к низким температурам в первую очередь направлены на изменение

состояния воды, при котором ее фазовые переходы становятся относительно безопасными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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. XXIV. № 4–5. 2007. С. 487–491.
- Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2009. № 2. С. 71–76.
- Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. Водорастворимые вещества меристем почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L.: содержание, состав и свойства при формировании состояния низкотемпературной устойчивости // Сибирский экологический журнал. 2010. № 2. С. 227–333.
- Алаудинова Е.В., Миронов П.В., Тарнопольская В.В., Сировецкая Д.В. Низкомолекулярные углеводы вегетативных органов лиственницы сибирской // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: мат-лы VII Всероссийской конференции с международным участием. Барнаул, 24–28 апреля 2017. С. 43–45.
- Архив погоды в г. Сыктывкаре [Электронный ресурс] // гр5.ru Расписание погоды. URL: <https://gr5.ru/> (дата обращения: 10.03.2023).
- Верещагин А.Г. Липиды в жизни растений. М.: Наука, 2007. 78 с.
- Берестовой М.А., Павленко О.С., Голденкова-Павлова И.В. Десатуразы жирных кислот растений: роль в жизнедеятельности растений и биотехнологический потенциал // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139. № 4. С. 338–351.
- Епринцев А.Т., Федорина О.С., Бессмельцева Ю.С. Реакция малатдегидрогеназной системы мезофилла и обкладки кукурузы на солевой стресс // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 3. С. 384–390.
- Живетьев М.А., Граскова И.А., Дударева Л.В. и др. Динамика сезонных изменений жирнокислотного состава, степени ненасыщенности жирных кислот и активности ацил-липидных десатураз в тканях некоторых лекарственных растений, произрастающих в условиях Предбайкалья // Химия растительного сырья. 2011. № 4. С. 223–230.
- Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 2. С. 321–336.
- Леса Республика Коми / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. С. 87–90.

- Лось Д.А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163–198.
- Лось Д.А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. С. 18–30.
- Макаренко С.П., Коненкина Т.А., Суворова Г.Г., Оскорбина М.В. Сезонные изменения жирнокислотного состава липидов хвои *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 2014. Т. 61. № 1. С. 129–134.
- Малышев Р.В. Определение свободной и связанной воды в растительных тканях с различным осмотическим давлением, сравнительный анализ метода высушивания над водоотнимающей средой и дифференциальной сканирующей калориметрии // Успехи современной биологии. 2021. Т 141. № 2. С. 164–171.
- Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 5. С. 672–681.
- Михович Ж.Э., Пунегов В.В., Груздев И.В., Рубан Г.А., Зайнуллина К.С. Биохимическая характеристика свербиги восточной (*Bunias orientalis* L.) при культивировании на севере // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19. № 2. С. 478–481.
- Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Чепалов В.А. и др. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии // Вестник БГСХА им. В.Р. Филиппова. 2015. Т. 38. № 1. С. 127–134.
- Паутова Н.В. Особенности фенологического развития и адаптации лиственницы сибирской в условиях европейского Северо-Востока // Известия Самарского научного центра РАН. 2011 Т. 13 № 1. С. 1020–1023.
- Пахарькова Н.В., Гетте И.Г., Андреева Е.Б., Сорокина Г.А. Особенности перехода в состояние зимнего покоя голосеменных и покрытосеменных древесных растений // Вестник КрасГАУ. 2013. № 6. С. 186–191.
- Пахарькова Н.В., Михальчук Я.П., Андреева Е.Б. Влияние температурного фактора на зимний покой хвойных на территории заповедника “Столбы” // Вестник КрасГАУ. 2016. № 6. С. 9–14.
- Романова И.М., Живетьев М.А., Дудаева Л.В., Граскова И.А. Динамика жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз в хвои *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Иркутской области // Химия растительного сырья. 2016. № 2. С. 61.
- Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 352 с.
- Alberto F.J., Aitken S.N., Alia R. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations // Global Change Biology. 2013. V. 19. № 6. P. 1645–1661.
- Duan B., Yang Y., Lu Y., Li C., Korpelainen H., Berninger F. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata* // J. of Experimental Botany. 2007. V. 58. № 11. P. 302–305.
- Durzan D.J. Arginine, scurvy, and Jacques Cartier’s “tree of life” // J. of Ethnobiology and Ethnomedicine. 2009. № 5. P. 5. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-5-5>
- Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J. et al. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism // Planta. 2004. V. 218. № 4. P. 630–639.
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analytical Biochemistry. 1976. V. 72. № 1–2. P. 248.
- Li-Beisson Y., Nakamura Y., Harwood J. Lipids: from chemical structures, biosynthesis, and analyses to industrial applications // Lipids in Plant and Algae Development. 2016. V. 1. P. 1–18.
- Los D.A., Murata N. Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals // Biochim Biophys Acta. 2004. № 1–2. P. 142–157.
- Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions // Photosynthesis Research. 2013. № 2–3. P. 489–509.
- Myking T. Interrelation between respiration and dormancy in buds of three hardwood species with different chilling requirements for dormancy release // Tress. 1998. V. 12. № 4. P. 224–229. <https://doi.org/10.S004680050144>
- Oquist G., Huner N.P.A. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants // Annual Review of Plant Biology. 2003. V. 54. № 1. P. 329–355.
- Roosens N.H., Willen R., Li Y. et al. Proline metabolism in the wild-type and in a salt-tolerant mutant of *Nicotiana plumbaginifolia* studied by ¹³C-nuclear magnetic resonance imaging // Plant Physiology. 1999. V. 121. P. 1290.
- Sakai A. Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds // Plant and Cell Physiology. 1979. V. 20. № 7. P. 1381.

Changes in Physiological and Biochemical Parameters in the Kidneys of Siberian Larch during the Change of Phenological Phases in the Middle Taiga of the Komi Republic

G. N. Tabalenkova*, R. V. Malyshev, M. S. Atojan

*Institute of Biology Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar, Russian Federation*

*E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

The paper includes the results of physiological and biochemical studies of *L. sibirica* vegetative buds in the taiga zone of the Komi Republic (Russia). The change in the phenological state of *L. sibirica* during the dormancy period and the transition to vegetative period is accompanied by a significant alteration of metabolism. In the autumn-winter period, the buds of *L. sibirica* synthesise a large amount of cryoprotective compounds such as soluble sugars, soluble protein and free amino acids. During this period, the buds also contain a considerable quantity of unsaturated fatty acids (about 60% of the sum of all fatty acids), mainly linoleic and oleic fatty acids. The beginning of the sap flow period is marked by a gradual increase in content of sugars and soluble proteins which reach maximum values towards the end of April. The fatty acid composition of the buds changed significantly. The content of the unsaturated FAs decreased significantly and the one of the saturated FAs increased, indicating the activation of a fatty acid synthase, the final product of which is palmitic acid. The water content and the share of freezing water in buds decreases to 45% and 16%, respectively, in December. The low water content and the presence of a significant fraction of non-freezing water allows us to be certain about the development of quite sufficient cryo-resistance in larch bud tissues against low negative temperatures in the autumn-winter period. The biochemical changes in the buds adapting to low temperatures are primarily aimed at changing the state of water whereby its phase transitions become relatively safe.

Keywords: *Larix sibirica*, soluble carbohydrates, protein, free amino acids, fatty acids, water content, phenological state.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the project No. 122040600021-4.

REFERENCES

- Alaudinova E.V., Mironov P.V., Lipidy meristem lesobrazuyushchikh khvoinykh porod tsentral'noi Sibiri v usloviyakh nizkotemperaturnoi adaptatsii. 2. Osobennosti metabolizma zhirnykh kislot fosfolipidov meristem *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. (Lipids of meristems of forest-forming coniferous species of central Siberia under conditions of low-temperature adaptation. 2. Features of metabolism of fatty acids of phospholipids of meristems of *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L.), *Khimiya rastitel'nogo sry'ya*, 2009, No. 2, pp. 71–76.
- Alaudinova E.V., Mironov P.V., Tarnopol'skaya V.V., Sirovetskaya D.V., Nizkomolekulyarnye uglevody vegetativnykh organov listvennitsy sibirskoi (Low-molecular carbohydrates of vegetative organs of Siberian larch), *Novye dostizheniya v khimii i khimicheskoi tekhnologii rastitel'nogo sry'ya* (New achievements in chemistry and chemical technology of plant raw materials), Proc. of the VII All-Russian Conf. with international participation, Barnaul, April 24–28, 2017, Barnaul, pp. 43–45.
- Alaudinova E.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V., Sezonnye izmeneniya soderzhaniya vody v meristematiceskikh tkanyakh pochek *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. i ee raspredelenie v kletkakh (Seasonal changes in water content in meristematic tissues of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. buds and its distribution in cells), *Khvoynye boreal'noi zony*, XXIV, No. 4–5, 2007, pp. 487–491.
- Alaudinova E.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V., Vodorastvorimye veshchestva meristem pochek *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L.: soderzhanie, sostav i svoistva pri formirovaniyu sostoyaniya nizkotemperaturnoi ustoichivosti (Water-soluble Substances of Bud Meristem of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L.: Concentrations, Composition and Properties During the Formation of the State of Low-Temperature Stability), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2010, No. 2, pp. 227–333.
- Alberto F.J., Aitken S.N., Alia R., Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations, *Global Change Biology*, 2013, Vol. 19, No. 6, pp. 1645–1661.

- Arkhiv pogody v g. Syktyvkare (Past weather in Syktyvkar), available at: <https://rp5.ru/> (March 10, 2023).
- Berestovoi M.A., Pavlenko O.S., Goldenkova-Pavlova I.V., Desaturazy zhirnykh kislot rastenii: rol' v zhiznedeyatel'nosti rastenii i biotekhnologicheskii potentsial (Plant fatty acid desaturases: role in the life of plants and biotechnological potential), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2019, Vol. 139, No. 4, pp. 338–351.
- Bradford M.M., A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding, *Analytical Biochemistry*, 1976, Vol. 72, No. 1–2, p. 248.
- Duan B., Yang Y., Lu Y. et al., Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata*, *J. of Experimental Botany*, 2007, Vol. 58, No. 11, pp. 302–305.
- Durzan D.J., Arginine, scurvy, and Jacques Cartier's "tree of life", *J. of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 2009, No. 5, p. 5. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-5-5>
- Eprintsev A.T., Fedorina O.S., Bessmeltseva Y.S., Response of the malate dehydrogenase system of maize mesophyll and bundle sheath to salt stress, *Russian J. of Plant Physiology*, 2011, Vol. 58, No. 3, pp. 448–453.
- Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J. et al., Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism, *Planta*, 2004, Vol. 218, No. 4, pp. 630–639.
- Kuznetsov V.V., Shevyakova N.I., Prolin pri stresse: Biologicheskaya rol', metabolizm regulyatsiya (Proline under stress: biological role, metabolism, and regulation), *Fiziologiya rastenii*, 1999, Vol. 46, No. 2, pp. 274–289.
- Lesa Respublika Komi* (Forests of Komi Republic), Moscow: Dizain. Informatsiya. Kartografiya, 1999, pp. 87–90.
- Li-Beisson Y., Nakamura Y., Harwood J., Lipids: from chemical structures, biosynthesis, and analyses to industrial applications, *Lipids in Plant and Algae Development*, 2016, Vol. 1, pp. 1–18.
- Los' D.A., *Desaturazy zhirnykh kislot* (Fatty acid desaturases), Moscow: Nauchnyi mir, 2014, pp. 18–30.
- Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I., Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions, *Photosynthesis Research*, 2013, No. 2–3, pp. 489–509.
- Los D.A., Murata N., Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals, *Biochim Biophys Acta*, 2004, No. 1–2, pp. 142–157.
- Los' D.A., Struktura, regulyatsiya ekspressii i funktsionirovanie desaturaz zhirnykh kislot (Structure, regulation of expression and function of fatty acid desaturases), *Uspekhi biologicheskoi khimii*, 2001, Vol. 41, pp. 163–198.
- Makarenko S.P., Konenkina T.A., Suvorova G.G., Oskorbina M.V., Seasonal changes in the fatty acid composition of *Pinus sylvestris* needle lipids, *Russian Journal of Plant Physiology*, 2014, Vol. 61, No. 1, pp. 119–123.
- Malyshev R.V., Opredelenie svobodnoi i svyazannoi vody v rastitel'nykh tkanyakh s razlichnym osmoticheskim davleniem, srovnitel'nyi analiz metoda vysushivaniya nad vodoootnimayushchei sredoi i differentials'noi skaniruyushchei kalorimetrii (Definitions of Free and Bound Water in Plants, a Comparative Analysis of the Drying Method over a Dewatering Agent and Differential Scanning Calorimetry), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2021, Vol. 141, No. 2, pp. 164–171.
- Maslova T.G., Mamushina N.S., Sherstneva O.A., Bubolov L.S., Zubkova E.K., Seasonal structural and functional changes in the photosynthetic apparatus of evergreen conifers, *Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, Vol. 56, No. 5, pp. 607–615.
- Mikhovich Zh.E., Punegov V.V., Gruzdev I.V., Ruban G.A., Zainullina K.S., Biokhimicheskaya kharakteristika sverbigi vostochnoi (*Bunias orientalis* L.) pri kul'tivirovaniyu na severe (Biochemical characteristic of *Bunias orientalis* L. plants at cultivation in the north), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2017, Vol. 19, No. 2, pp. 478–481.
- Myking T., Interrelation between respiration and dormancy in buds of three hardwood species with different chilling requirements for dormancy release, *Tress*, 1998, Vol. 12, No. 4, pp. 224–229. <https://doi.org/10.5014/tress.12.224>
- Nokhsorov V.V., Dudareva L.V., Chepalov V.A. et al., Svobodnye zhirnye kisloty i adaptatsiya organizmov k kholodnomu klimatu Yakutii (Free fatty acids and adaptation of organisms to the cold climate of Yakutia), *Vestnik BGSKhA im. V.R. Filippova*, 2015, Vol. 38, No. 1, pp. 127–134.
- Oquist G., Huner N.P.A., Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants, *Annual Review of Plant Biology*, 2003, Vol. 54, No. 1, pp. 329–355.
- Pakharkova N.V., Gette I.G., Andreeva E.B., Sorokina G.A., Osobennosti perekhoda v sostoyanie zimnego pokoya golosemennykh i pokrytosemennykh drevesnykh rastenii (The peculiarities of winter dormancy state transition of gymnosperm and angiosperm arboreal plants), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 6 (81), pp. 186–191.
- Pakhar'kova N.V., Mikhal'chuk Ya.P., Andreeva E.B., Vliyanie temperaturnogo faktora na zimnii pokoi khvoinykh na territorii zapovednika "Stolby" (The influence of temperature factor on winter coniferous' dormancy in the reserve "Stolby"), *Vestnik KrasGAU*, 2016, No. 6, pp. 9–14.
- Pautova N.V., Osobennosti fenologicheskogo razvitiya i adaptatsii listvennitsy sibirskoi v usloviyakh evropeiskogo Severo-Vostoka (Features of phenological development and adaptation of Siberian larch in the conditions of European Northeast), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2011, Vol. 13, No. 1, pp. 1020–1023.
- Romanova I.M., Zhivet'ev M.A., Dudaeva L.V., Graskova I.A., Dinamika zhirnokislotnogo sostava i aktivnosti

atsil-lipidnykh desaturaz v khvoe *Pinus sylvestris* L., proizrastayushchei v Irkutskoi oblasti (Variation of fatty acid composition and activity of acyl-lipid desaturases of *Pinus sylvestris* L. needles, growing in the Irkutsk region), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2016, No. 2, p. 61.

Roosens N.H., Willen R., Li Y. et al., Proline metabolism in the wild-type and in a salt-tolerant mutant of *Nicotiana plumbaginifolia* studied by ¹³C-nuclear magnetic resonance imaging, *Plant Physiology*, 1999, Vol. 121, p. 1290.

Sakai A., Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds, *Plant and Cell Physiology*, 1979, Vol. 20, No. 7, p. 1381.

Trunova T.I., *Rastenie i nizkotemperaturnyi stress* (Plant and low temperature stress), Moscow: Nauka, 2007, 54 p.

Tumanov I.I., *Fiziologiya zakalivaniya i morozostoikosti rastenii* (Physiology of hardening and frost resistance of plants), Moscow: Nauka, 1979, 350 p.

Vereshchagin A.G., *Lipidy v zhizni rastenii* (Lipids in the life of plants), Moscow: Nauka, 2007, 78 p.

Zhivet'ev M.A., Graskova I.A., Dudareva L.V. et al. Dinamika sezonnnykh izmenenii zhirnokislotnogo sostava, stepeni nenasayshchennosti zhirnykh kislot i aktivnosti atsil-lipidnykh desaturaz v tkanyakh nekotorykh lekarstvennykh rastenii, proizrastayushchikh v usloviyakh Predbaikal'ya (Dynamics of seasonal changes in fatty acid composition, degree of unsaturation of fatty acids and activity of acyl-lipid desaturases in tissues of some medicinal plants growing in the conditions of the Cis-Baikal region), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2011, No. 4, pp. 223–230.