

ОВОДНЕННОСТЬ, ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ВОДЫ, УГЛЕВОДНЫЙ И ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ ПОЧЕК ВОЗОБНОВЛЕНИЯ *HYLOTELEPHIUM TRIPHYLLUM* (CRASSULACEAE) В ПРОЦЕССЕ ПЕРЕЗИМОВКИ

© 2024 г. Г. Н. Табаленкова¹, Р. В. Малышев^{1, *}, М. С. Атоян¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167000, Россия

*e-mail: malrus@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.

Получена после доработки 01.07.2024 г.

Принята к публикации 09.07.2024 г.

Почки возобновления являются хорошей моделью для изучения процессов роста, метаболизма и биоэнергетики под влиянием факторов среды (свет, температура). Подобные исследования могут дать новую информацию о физиолого-биохимических и молекулярных механизмах роста побега на этапе внутривидового развития под влиянием экзогенных и эндогенных факторов. Приведены данные о сезонных изменениях в энергетическом обмене, фракционном составе воды, содержании фотосинтетических пигментов, растворимых углеводов, белка, жирных кислот в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum*. Показано, что в сформировавшихся почках (август) оводненность составляла около 85%, доля воды, переходящей в кристаллическое состояние, была более 90%, температура фазового перехода вода–лед – -6°C . По мере снижения среднесуточных температур наблюдалось уменьшение интенсивности дыхания, увеличение скорости запасаения энергии, накопление растворимых углеводов и ненасыщенных жирных кислот, уменьшение оводненности тканей и доли свободной воды в них. Отмечена прямая связь между интенсивностью дыхания, тепловыделением и запасанием энергии. Доля запасаемой энергии от образованной при дыхании составляет около 40%. В процессе формирования фотосинтетического аппарата почек возобновления отмечалось снижение скорости тепловыделения и количества запасенной энергии. Набухание почек сопровождалось увеличением содержания жирных кислот, что свидетельствует об активизации их синтеза, и совпадало с весенним максимумом содержания в них пигментов. Оводненность почек составляла около 75%, доля воды, переходящей в кристаллическое состояние, была 99%. Температура фазового перехода вода–лед – -4.7°C , соответствующая температуре льдообразования в клетках, видимо, является предельной минимальной температурой, при которой происходят необратимые повреждения клеточных структур почек возобновления. Высокая оводненность почек возобновления *H. triphyllum* способствует поддержанию метаболических процессов и реализации морфофизиологических и структурных перестроек в них в холодные неблагоприятные для роста сезоны года, но в то же время существенно повышает риск повреждения отрицательными температурами в малоснежные зимы.

Ключевые слова: почки возобновления, *Hylotelephium triphyllum*, оводненность, фазовый переход вода–лед, растворимые углеводы, белок, жирные кислоты, хлорофиллы, каротиноиды

DOI: 10.31857/S0006813624070019, **EDN:** PSWFHO

Климатические условия среды являются важным фактором, определяющим распространение растений. Большая часть растений умеренной зоны в течение года подвергается действию низких отрицательных температур. Характер реакции растения на температурное воздействие зависит от напряженности действующего фактора (интенсивности и продолжительности), генетически обусловленной устойчивости и физиологического состояния. Важнейшим адаптивным признаком, возникшим в процессе эволюции растений как приспособление к перенесению

неблагоприятных периодов года, является сезонная ритмичность роста и развития. Периодичность роста наблюдается у всех растений, период усиленной жизнедеятельности сменяется периодом ослабления и даже почти полным ее прекращением. Переход в состояние покоя определяется уменьшением длины дня, изменением спектрального состава света, понижением температуры, увеличением перепада температур в дневные и ночные часы. Глубина покоя, причины, его вызывающие, сильно варьируют у различных растений. Различают глубокий покой, при котором рост не возобновляется даже при наступлении благоприятных условий внешней среды, и вынужденный покой, который вызывается неблагоприятными условиями произрастания и прекращается при их устранении. Для большинства древесных растений характерен глубокий покой. Для многолетних травянистых растений описан как глубокий, так и вынужденный покой.

Особо чувствительными к абиотическим факторам являются меристематические ткани почек возобновления, где осуществляются процессы роста, пролиферации и дифференциации клеток и тканей. В меристемах локализованы многие рецепторные системы, воспринимающие изменения во внешней среде (Maslova, Golovko, 2017; Voitsekhovskaja, 2019). Для каждой из меристем выявлены специфические механизмы регуляции, для которых характерно взаимодействие фитогормонов и основных групп транскрипционных факторов. У растений функционируют не менее пяти групп фоторецепторов, воспринимающих информацию об условиях освещенности, температурном режиме и т.д. (Voitsekhovskaja, 2019). В частности, неотъемлемой частью сигнальных путей, регулирующих рост, развитие растения и реакцию на внешние факторы, являются рецепторные киназы (Polyushkevich et al., 2020). Особое внимание уделяется роли систем WOX—CLAVATA в поддержании меристем и их взаимодействию с другими меристемными регуляторами (Laux et al., 1996; Dodueva et al., 2016).

У любого многолетнего растения умеренного и холодного климата в конце вегетационного периода ежегодно образуются пазушные и придаточные почки возобновления. Формирование почек возобновления у многолетних растений происходит на протяжении всего вегетационно-

го периода (Serebryakova et al., 2006). Количество почек возобновления, образующихся ежегодно у одного растения, может варьировать в широких пределах, при этом не все из них затем развиваются в надземные побеги (Lelekova et al., 2020). Количество пазушных и придаточных почек на растениях перед уходом их под снег может служить косвенным показателем зимостойкости растений (Golovkin, 1973). По мнению некоторых ботаников, существует прямая связь между способностью растений образовывать большое количество пазушных и придаточных почек и адаптацией к суровым условиям зимы. Запас спящих почек является гарантией развития побегов при гибели части почек в зимнее время, а также при весенних заморозках (Tikhomirov, 1963).

Анатомо-морфологические преобразования почек возобновления сопряжены с существенными изменениями активности и направленности физиолого-биохимических процессов, необходимых для сохранения жизнедеятельности растительного организма, и позволяют им переносить неблагоприятные периоды года.

Почки возобновления являются хорошей моделью для изучения процессов роста, метаболизма и биоэнергетики под влиянием факторов среды (свет, температура). Подобные исследования могут дать новую информацию о физиолого-биохимических и молекулярных механизмах роста побега на этапе внутрипочечного роста под влиянием экзогенных и эндогенных факторов.

Целью данной работы было изучение сезонных изменений пигментного комплекса, оводненности, содержания свободной и связанной воды, температуры замерзания воды, растворимых углеводов, белка и жирных кислот в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum* в процессе перезимовки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Hylotelephium triphyllum (Haw.) Holub. (очитник трехлистный) семейства Crassulaceae DC – многолетнее травянистое растение, листовая суккулент с прямостоячими цилиндрическими стеблями. Почки возобновления закладываются в основании прошлогодних побегов по периферии куста, относятся к типу гемикриптофитов и находятся на уровне субстрата (рис. 1), где все листья плотно прижаты к оси и большинство из

них смыкается над апексом, образуя защитный покров (Serebryakova et al., 2006). *H. triphyllum* размножается генеративным (семенами) и вегетативным (клубнями) способами. В генеративный период (продолжительность периода составляет 5–6 лет) особи *H. triphyllum* вступают в возрасте 4–5 лет и старше (Golovko et al., 2007; Babak, 2011). На территории Республики Коми растение встречается у террасы, в пойме и прирусловой части поймы, по берегам озер и ручьев, на травянистых лужайках и суходольных лугах, по обочинам грунтовых дорог и железнодорожным насыпям. Произрастает в ельниках, березняках и хвойных стланиках; на глинистых, песчаных и супесчаных почвах, на известняках, сланцевых обнажениях и скалах (Golovko et al., 2007).

Исследования проводили в течение вегетационного периода 2021–2023 гг. Использовали растения, произрастающие на дерново-слоистой песчано-супесчаной хорошо дренируемой почве в заливаемой части пойменной террасы р. Сысолы.

Почки возобновления *H. triphyllum* отбирали в конце сентября, начале ноября, декабре, марте и апреле. Растения (20–25 шт.) выкапывали и переносили в лабораторию. С подземной части побега отрезали апикальные почки возобновления и использовали в анализах. Определение температуры кристаллизации и долю свободной воды в свежих почках проводили на дифференциальном сканирующем калориметре DSC-60 Shimadzu (Япония) методом прямой калориметрии. После помещения образца в калориметр программно задавалась скорость снижения температуры 1°C/мин, от начальной температуры +5 до –20°C.

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. Оводненность тканей оценивали по разности сырой и сухой массы образцов и выражали в процентах. Образцы высушивали при температуре 105°C до постоянной сухой массы. Полученные количественные значения фракций воды в тканях выражали в долях по отношению к общему содержанию воды (Malyshev, 2021). Прямые измерения метаболического тепловыделения (q , мкВт/мг сухой мас-

сы) и интенсивности дыхания (R_{CO_2} , нмоль/мг сухой массы) были проведены на изотермическом микрокалориметре Биотест-2 (ИБП, Пушкино, Россия). Согласно термодинамической модели скорости запасаания энергии в растущих органах растений (Hansen et al., 1994) был рассчитан параметр скорости запасаания энергии как разница между количеством образуемой при дыхании энергии ($455 R_{CO_2}$, мкВт/мг сухой массы) и диссипируемой энергией в форме тепла (q , мкВт/мг сухой массы). В качестве показателя эффективности преобразования энергии субстрата в энергию, запасаемую в форме вновь синтезируемой биомассы, использовали отношение $q/455R_{CO_2}$ (данная величина является обратной, значения, близкие к 1, указывают на низкую эффективность процесса).

Для биохимических анализов почки фиксировали жидким азотом, высушивали лиофиль-



Рис. 1. Подземная часть растений *Hylotelephium triphyllum*: 1 – корни; 2 – клубни; 3 – почки возобновления.

Fig. 1. The subterranean part of *Hylotelephium triphyllum* plants: 1 – roots; 2 – root tubers; 3 – renewal buds.

но и хранили при температуре -80°C . Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) определяли в 100%-ной ацетонной вытяжке на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Киото, Япония) при длинах волн 662, 644 и 470 нм (Shlyk, 1971). Навески образцов составляли 0.2 ± 0.001 г в трех повторностях (ОКБ Веста АВ 120-01С, Россия). Растворимые углеводы определяли спектрофотометрическим методом по Sofronova et al. (1978), растворимый белок – по Bradford (1976). В качестве стандарта белка использовали бычий сывороточный альбумин (Диаэм, Россия). Анализ жирных кислот выполняли в ЦКП “Хроматография” Института биологии Коми НЦ УрО РАН, их определяли в виде метиловых эфиров после проведения кислотного метанолиза липидов с последующей этерификацией выделившихся кислот. Количественное определение индивидуальных кислот проводили методом внутреннего стандарта. Погрешность измерения содержания кислот для доверительной вероятности $P = 0.95$ составляет 10–15% (Mihovich et al., 2017). Активность ацил-липидных десатураз, катализирующих образование двойных связей в алифатических углеродных цепях олеиновой (C18:1), линолевой (C18:2) и линоленовой (C18:3) кислот, определялась как стеароил- (SDR), олеоил- (ODR) и линолеоил- (LDR) десатуразные отношения и рассчитывалась на основании содержания отдельных компонентов суммы C18-жирных кислот, где C18:0, C18:1, C18:2 и C18:3 – процент содержания стеариновой, олеиновой, линолевой и линоленовой кислот от суммы жирных кислот (Graskova et al., 2011). Все биохимические анализы проводили в 2–3-кратной повторности на трех независимых образцах.

В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Апостериорный критерий Дункана при уровне значимости $P < 0.05$ применяли после проведения однофакторного дисперсионного анализа. Для статистической обработки использовали программу Statistica 6.1 (“StatSoft. Inc.”, Tulsa, OK, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вегетативная почка – это зачаточный, еще не развернувшийся побег, который состоит из меристематической зачаточной оси (будущего стебля) и зачаточных листьев разного возраста, расположенных друг над другом на этой оси. Наружные листья почки могут формировать специализированные почечные чешуи, выполняющие защитные функции (Serebryakova et al., 2006). У *H. triphyllum* почки возобновления открытые, не имеют кроющих чешуй и в холодные сезоны года защищены только листовым и снежным покровом (Lotova, 2000; Golovko et al., 2007).

Для оценки состояния пигментного комплекса в почках была прослежена динамика содержания хлорофиллов *a*, *b* (хл. *a*, хл. *b*) и суммы каротиноидов. Содержание зеленых пигментов в зимующих почках до начала марта изменялось незначительно (табл. 1). В этот период хл. *a* и хл. *b* присутствовали примерно в равном количестве, отношение хл. *a*/хл. *b* равнялось единице, что свидетельствует о несформированном фотосинтетическом аппарате. В конце марта количество хлорофиллов несколько увеличивалось, достигая максимума к концу апреля. При этом в большей степени происходило увеличение содержания хл. *a*, отношение хл. *a*/хл. *b* повыша-

Таблица 1. Сезонная динамика содержания пигментов в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum*, мг/г сухой массы

Table 1. The seasonal dynamics of pigment content in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum*, mg/g dry weight

Дата отбора проб Date of sampling	Хлорофилл <i>a</i> Chlorophyll <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i> Chlorophyll <i>b</i>	Хлорофилл <i>a+b</i> Chlorophyll <i>a+b</i>	Сумма каротиноидов Carotenoids	Хлорофилл <i>a</i> /хлорофилл <i>b</i> Chlorophyll <i>a</i> /chlorophyll <i>b</i>	Хлорофилл, каротиноид Chlorophyll, carotenoids
22.12.22	0.068 ± 0.007	0.064 ± 0.007	0.132	0.028 ± 0.002	1.0	4.7
02.03.23	0.094 ± 0.007	0.040 ± 0.004	0.134	0.031 ± 0.002	2.3	4.3
24.04.23	0.216 ± 0.02	0.095 ± 0.009	0.311	0.069 ± 0.003	2.3	4.5

лось до 2.3, т.е. до значений, характерных для полностью сформированного фотосинтетического аппарата (Golovko et al., 2008). Максимальное содержание в почках хлорофиллов и каротиноидов отмечалось к концу апреля. Согласно нашим данным содержание хлорофиллов в полностью сформированном листе составляло в зависимости от года исследований и фазы развития от 2 до 5 мг/г сухой массы, каротиноидов — 0.7–1.2 мг/г сухой массы, соотношение хл. *a*/хл. *b* варьировало от 2.5 до 4 (Golovko et al., 2008).

Интенсивность протекания физиологических процессов во многом определяется оводненностью тканей. Оводненность почек возобновления *H. triphyllum* составляла в среднем около 80%. Весной (апрель) и в летний период (август) преобладала фракция свободной воды, поздней осенью (ноябрь) и зимой (декабрь) в почках появлялась фракция связанной воды (табл. 2), что обусловлено ростом концентрации криопротекторов, связывающих значительное количество воды. Согласно данным, полученным с помощью дифференциальной сканирующей калориметрии, фазовый переход вода—лед в почках возобновления *H. triphyllum* в летний период (август) наблюдался при температуре около -6°C , а в течение осени, зимы и весны колебался от -3.9°C в сентябре до -4.7°C в декабре (см. табл. 2). В этот период в почках отмечалось накопление растворимых

углеводов, максимальное содержание которых приходилось на ноябрь—декабрь при минимальной доле свободной воды (см. табл. 2). Отмечена высокая отрицательная (-0.99) корреляция между этими показателями. С началом ростовых процессов (конец апреля) отмечались уменьшение содержания растворимых углеводов и увеличение содержания белка.

Большое значение на протяжении всего жизненного цикла растений, в том числе при адаптации к абиотическим и биотическим стрессорам, имеет метаболизм жирных кислот (Nokhsorov et al., 2015; Li-Beisson et al., 2016). Исследования показали, что жирные кислоты, входящие в состав общих липидов почек возобновления *H. triphyllum*, содержали от 14 до 24 углеродных атомов. Насыщенные жирные кислоты были представлены главным образом пальмитиновой (16:0) и стеариновой (18:0) кислотами (табл. 3). Содержание миристиновой (14:0), арахиновой (20:0), бегеновой (22:0) и лигноцериновой (24:0) кислот было незначительным ($<2\%$). Из ненасыщенных жирных кислот в состав общих липидов входили C16:1 и C18:1, C18:2, C18:3 кислоты. Доминирующими являлись линолевая (18:2) и линоленовая (18:3) кислоты, содержание остальных — пальмитоолеиновой (16:1) и олеиновой (18:1) не превышало 2% (табл. 3). Максимальное количество жирных кислот в почках возобновле-

Таблица 2. Сезонная динамика содержания растворимых углеводов, белка и оводненность почек возобновления *Hylotelephium triphyllum*

Table 2. The seasonal dynamics of the content of soluble carbohydrates, protein and water of renewal buds of *Hylotelephium triphyllum*

Отбор проб Sampling	Углеводы Carbohydrates	Белок Protein	Оводненность, % Water content, %	Фракция свободной воды, % Free-water fraction, %	Температура замерзания воды, °C Freezing point of water, °C
	мг/г сухой массы mg/g dry weight				
Август August	Не определяли		84.6 ± 1.8	99.0 ± 17.1	-6.4 ± 0.5
Сентябрь September	59.5 ± 0.7	—	88.0 ± 1.3	89.3 ± 3.7	-3.9 ± 0.1
Ноябрь November	77.9 ± 0.4	4.58 ± 0.3	80.4 ± 3.3	73.8 ± 5.5	-4.3 ± 0.4
Декабрь December	91.4 ± 2.5	3.86 ± 0.1	81.3 ± 2.2	75.7 ± 7.5	-4.7 ± 0.3
Апрель April	41.4 ± 1.0	6.52 ± 2.9	74.6 ± 0.3	99.0 ± 10.3	-4.7 ± 0.3

ния отмечалось в сентябре до наступления отрицательных температур и в конце апреля при возобновлении формообразовательных процессов. Значительно уменьшалось содержание жирных кислот в декабре и начале марта, что обусловлено снижением содержания линолевой и линоле-

новой кислот, хотя доля их в составе жирных кислот была высокой. В целом на протяжении всего времени наблюдения доля ненасыщенных жирных кислот в почках возобновления *H. triphyllum* в два–три раза превышала долю насыщенных жирных кислот. Изменение степени ненасыщен-

Таблица 3. Сезонные изменения содержания жирных кислот в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum*
Table 3. Seasonal changes in the fatty acid content in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum*

Жирные кислоты Fatty acids	Дата отбора проб Date of sampling			
	13.09	22.12	2.03	26.04
C14:0	<u>99</u> 0.4	<u>11</u> 0.5	<u>10</u> 0.5	<u>93</u> 0.5
C16:0	<u>5435</u> 20.9	<u>364</u> 17.6	<u>362</u> 16.8	<u>3892</u> 19.9
C18:0	<u>274</u> 1.1	<u>243</u> 11.8	<u>149</u> 6.9	<u>361</u> 1.8
C20:0	<u>90</u> 0.3	<u>13</u> 0.6	<u><10</u> 0.5	<u>201</u> 1.0
C22:0	<u>162</u> 0.6	<u>35</u> 1.7	<u>21</u> 1.0	<u>323</u> 1.7
C24:0	<u>135</u> 0.5	<u>14</u> 0.6	<u>27</u> 1.2	<u>193</u> 1.0
C16:1(9)	<u>923</u> 3.6	<u><10</u> 0.5	<u><10</u> 0.5	<u>42</u> 0.2
C18:1(9)	<u>150</u> 0.6	<u>42</u> 2.1	<u>24</u> 1.1	<u>319</u> 1.6
C18:2(9, 12)	<u>2668</u> 10.3	<u>846</u> 41.0	<u>928</u> 43.1	<u>7817</u> 39.9
C18:3(9, 12, 15)	<u>16008</u> 61.7	<u>485</u> 23.5	<u>610</u> 28.4	<u>6349</u> 32.4
ΣSFA	<u>6195</u> 23.9	<u>680</u> 32.9	<u>579</u> 26.9	<u>5063</u> 25.9
Σ UFA	<u>19749</u> 76.1	<u>1383</u> 67.1	<u>1572</u> 73.1	<u>14527</u> 74.1
Σ FA	25944	2063	2151	19590
UFA / SFA	3.2	2.0	2.7	2.9
SDR	0.35	0.15	0.14	0.47
ODR	0.99	0.97	0.98	0.98
LDR	0.86	0.36	0.40	0.45

Примечание: Σ FA – сумма жирных кислот (ЖК); Σ SFA – сумма насыщенных ЖК; Σ UFA – сумма ненасыщенных ЖК. В числителе – мкг/г сухой массы, в знаменателе – % от суммы ЖК. SDR – соотношение стеароил-десатуразы; ODR – соотношение олеил-десатуразы; LDR – соотношение линолеил-десатуразы.

В таблице указаны средние арифметические значения. Погрешность измерения содержания кислот для доверительной вероятности $P = 0.95$ составляет 10–15%.

Note: Σ FA – total fatty acids (FA); Σ SFA – total saturated FA; Σ UFA – total unsaturated FA. In numerators – μg/g DW, in denominators – % of the total FA. SDR – stearoyl-desaturase ratio; ODR – oleoyl-desaturase ratio; LDR – linoleyl-desaturase ratio.

The table shows mean values. The error of acid content measurement for confidence probability $P = 0.95$ is 10–15%.

ности жирных кислот происходит за счет участия ω -3, ω -6 и ω -9-десатураз (Shanklin, Cahoon, 1998; Los', 2014). Об их активности можно судить по коэффициентам стеароил-десатуразного (*SDR*), олеоил-десатуразного (*ODR*) и линолеил-десатуразного (*LDR*) отношений (см. табл. 3). Исследование изменения сезонной динамики активности десатураз показало, что значения *SDR* находились в пределах 0.15–0.47, при этом минимальные значения наблюдались в конце ноября – начале марта. Более высокие показатели стеароил-десатуразного отношения в конце апреля (0.47) связаны с резким увеличением содержания олеиновой и линолевой кислот в период активных формообразовательных процессов. Показатели *ODR* находились в пределах 0.97–0.99 и мало изменялись в период наблюдений. Значения линолеил-десатуразного отношения (*LDR*) в период исследования находились в пределах 0.40–0.86. Самые высокие значения *LDR* наблюдались осенью, когда содержание линоленовой кислоты было более 60%.

Калориметрические определения количества запасаемой энергии в почках *H. triphyllum*, находящихся в состоянии вынужденного покоя, показали, что в период ноябрь–декабрь меристематические ткани почек характеризовались интенсивным метаболизмом. Количество запасаемой энергии в почках *H. triphyllum* в зимний период составляло в среднем около 14 мкВт/мг сухой массы, в конце апреля количество запасаемой энергии снизилось до 10–12 мкВт/мг сухой массы (рис. 2в). В осенне-зимний период (ноябрь, декабрь) интенсивность дыхания почек возобновления при температуре 20°C составляла 0.06–0.07 нмоль/мг сухой массы (или 9–11 мг CO₂/г сухой массы в час) (рис. 2б). В целом в зимний период (декабрь) почки характеризовались повышенной скоростью тепловыделения и дыхания (рис. 2а, б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Почки возобновления многолетние растения умеренного и холодного климата ежегодно образуют в конце вегетационного периода. С сокращением длины дня и снижением температуры воздуха они переходят в состояние вынужденного или глубокого покоя. При прерывании вынужденного покоя рост многолетников возобновляется при температуре не ниже 20°C (Heide,

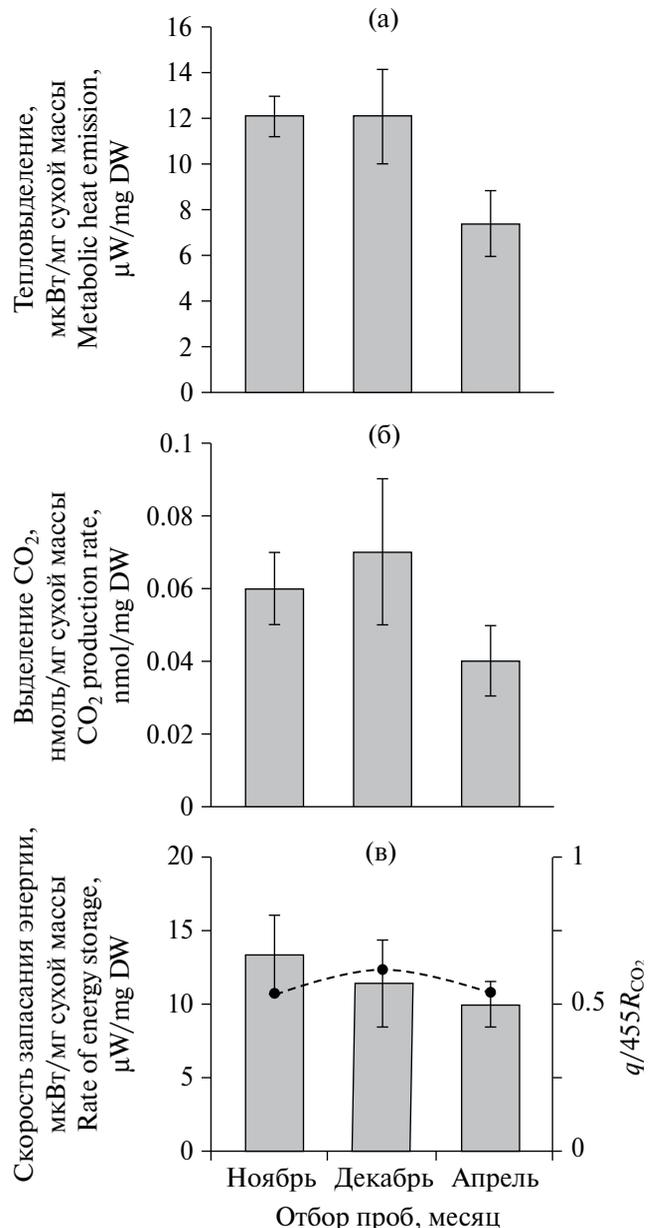


Рис. 2. Интенсивность метаболического тепловыделения (а), дыхания (б), скорости запасания энергии (в) и $q/455R_{CO_2}$ (---) в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum*.

Fig. 2. The intensity of metabolic heat emission (a), respiration (б), rate of energy storage (в), and $q/455R_{CO_2}$ (---) in renewable buds of *Hylotelephium triphyllum*.

On the graph horizontally – sampling time, month: November, December, April.

2001; Golovko et al., 2007). Многими авторами показано, что состояние как глубокого, так и вынужденного покоя сопровождается комплексом структурных и функциональных перестроек, обеспечивающих сохранение почек возобновления

в осенне-зимний период (Sakai, 1979; Tumanov, 1979; Feurtado et al., 2004; Duan et al., 2007).

Сформированные в процессе вегетации почки возобновления *H. triphyllum* характеризуются в осенне-зимний период (период вынужденного покоя) небольшим количеством фотосинтетических пигментов, причем соотношение хл. *a*/хл. *b* близко к 1, что свидетельствует о несформированности фотосинтетического аппарата. Содержание пигментов в зимующих почках до начала марта изменяется незначительно (см. табл. 1). Вероятно, это связано с тем, что растения в это время находятся в состоянии вынужденного покоя, выход из которого сдерживается низкими температурами. Весной (апрель) содержание хлорофиллов составляет 0.311 мг/г сухой массы, что более чем в 2 раза больше, чем в осенне-зимний период. Причем в большей степени происходит увеличение фонда хл. *a*, чем хл. *b*, что отражает становление фотосистем и увеличение числа реакционных центров в процессе формирования фотосинтетического аппарата. Подобная закономерность ранее отмечалась и для почек корневищных растений (Maslova et al., 2019). Содержание каротиноидов в еще не развернувшихся почках увеличилось весной, по сравнению с зимним периодом, почти в 2 раза. Вероятно, это связано с тем, что каротиноиды участвуют в сборке трубчатых элементов проламеллярных тел в этиопластах, что способствует быстрому зеленоению почек при увеличении интенсивности света (Cuttriss et al., 2007). Кроме того, каротиноиды являются важными составляющими комплексной системы защитных механизмов, которые помогают избегать фотоингибирования в условиях высокой инсоляции (Oquist, Huner, 2003; Maslova et al., 2009a), что позволяет в определенной степени защитить формирующийся фотосинтетический аппарат от деструкции высокой инсоляцией, характерной в весенний период.

Выделение тепла клетками – интегральный показатель активности метаболизма. Источниками тепловой диссипации в биологическом объекте являются в совокупности все метаболические процессы, главный из которых – дыхание. Известно, что до 90% метаболического тепла образуется в процессе дыхания (Zholkevich, 1968; Норкин, 1991). Сведения о тепловыделении почек возобновления в основном относятся к древесным растениям (Gardea et al., 2000;

Barigah et al., 2013; Malyshev et al., 2016). В немногочисленных работах по тепловыделению многолетних травянистых растений (Maslova et al., 2009b; Maslova, Malyshev, 2016; Maslova et al., 2022) показана характерная для верхушек корневищ *Achillea millefolium* и *Mentha arvensis* высокая теплопродукция. Калориметрическое определение теплопродукции почек возобновления *H. triphyllum* показало, что в период вынужденного покоя (ноябрь, декабрь) тепловыделение составляло около 12 мкВт/мг сухой массы (см. рис. 2), что почти в 2 раза меньше, чем у этиолированных верхушек корневищ *A. millefolium* в летний период (Maslova et al., 2019). Весной почки возобновления *H. triphyllum* характеризовались снижением скорости тепловыделения и уменьшением количества запасенной энергии (см. рис. 2), используемой на формирование фотосинтетического аппарата и рост побегов. Расчет отношения $q/455R_{CO_2}$ показал, что независимо от сезона года в почках *H. triphyllum* доля запасаемой энергии от образованной при дыхании составляет около 40%. В осенне-зимний период (ноябрь, декабрь) по сравнению с периодом плодоношения в августе (Golovko et al., 2007) почки возобновления отличаются сравнительно высокой интенсивностью дыхания (см. рис. 2а, б), что может свидетельствовать об отсутствии глубокого покоя и низкой морозоустойчивости тканей. Таким образом, нами показана прямая связь между интенсивностью дыхания, тепловыделением и запасанием энергии в почках возобновления *H. triphyllum*, что характерно для растений со сбалансированным метаболизмом (Hansen et al., 1994, 1995; Smith et al., 1996).

Подготовка к перезимовке в осенний период сопровождается образованием ряда соединений, необходимых для сохранения клеточных структур при действии низких температур (Alaudinova et al., 2007; 2010). К числу таких соединений относятся низкомолекулярные углеводы. Выполняя энергетическую функцию, они играют главную роль во многих процессах жизнедеятельности фотосинтезирующих растений и рассматриваются как важные сигнальные молекулы, регулирующие метаболизм и развитие растений. В качестве криопротекторов низкомолекулярные углеводы во многом обуславливают устойчивость растений к низким температурам (Trunova, 2007; Markovskaya et al., 2013; Deryabin, Trunova, 2022). В нашем исследовании показано, что растения *H.*

triphylum характеризуются относительно невысоким содержанием сахаров. Так, в фазу плодоношения в листьях количество углеводов составляло около 100 мг/г сухой массы (Golovko et al., 2021), а в почках возобновления в начале сентября их содержание не превышало 60 мг/г сухой массы. В осеннее-зимний период наблюдается постепенное увеличение содержания низкомолекулярных углеводов (см. табл. 2). На стадии вынужденного покоя почки *H. triphyllum* содержали около 90 мг/г сухой массы растворимых углеводов, в основном в форме моносахаридов, что значительно меньше, чем в озимых злаковых культурах пшеницы, ржи, ячменя, тритикале (Kolupaev et al., 2015; Deryabin, Trunova, 2022) и в корневищах *A. millefolium* (Maslova et al., 2015). Весной (апрель) происходило значительное снижение (более чем в 2 раза) по сравнению с декабрем содержания водорастворимых углеводов, что свидетельствует о происходящих интенсивных ростовых процессах. Нами установлена прямая корреляция между содержанием углеводов и интенсивностью дыхания в почках возобновления *H. triphyllum*.

Известно, что снижение температуры приводит к уменьшению текучести клеточных мембран (Vereshchagin, 2007; Los et al., 2013; Berestovoy et al., 2019). Для поддержания определенного уровня их текучести необходимы ненасыщенные жирные кислоты (Los et al., 2013; Berestovoy et al., 2019). Как показал анализ жирнокислотного состава почек возобновления *H. triphyllum*, 76% суммы всех жирных кислот приходилось на ненасыщенные кислоты, в основном на линолевую (C18:2) и линоленовую (C18:3) (см. табл. 3). Более высокое содержание ненасыщенных жирных кислот при снижении температуры (середина сентября) связано с тем, что ненасыщенные жирные кислоты имеют более низкую температуру плавления и содержащие их фосфолипиды остаются жидкими при низких положительных температурах. Эти результаты согласуются с данными, которые показали, что рост уровня линолената всегда коррелирует с закаливанием (Vereshchagin, 2007; Naraykina et al., 2020). Набухание почек в конце апреля сопровождалось увеличением содержания (до 20%) насыщенных жирных кислот, особенно пальмитиновой (C16 : 0), что свидетельствует об активизации их синтеза при пробуждении почек. Кроме того, отмечалось увеличение содержания ненасыщенных

жирных кислот в основном за счет линолевой и линоленовой кислот, которые являются необходимыми компонентами мембран хлоропластов и способствуют формированию фотосинтетического аппарата (Los et al., 2013; Markovskaya et al., 2013). Увеличение содержания жирных кислот совпадало с весенним максимумом содержания хлорофиллов и каротиноидов.

В растениях вода составляет до 90% массы. Одним из свойств воды является ее способность к переохлаждению, т.е. к охлаждению до температуры ниже температуры кристаллизации в естественных условиях, что играет важную роль для формирования криорезистентности в процессе подготовки растения к неблагоприятному зимнему периоду. Существуют представления о разных механизмах морозостойкости у зимующих травянистых многолетников, кустарников и древесных растений, связанные с состоянием воды в клетках (Trunova, 2007). Оводненность тканей — величина не постоянная, изменяется в течение времени и под действием факторов среды. У древесных растений в период глубокого покоя содержание воды в почках не превышает 50% (Mironov et al., 2001; Alaudinova et al., 2007), что позволяет обеспечивать их устойчивость к температурам до -35°C . Температура замерзания воды в тканях растений находится в диапазоне от -4 до -15°C (Malyshev, Atoyán, 2018; Dal'ke et al., 2019). Столь широкий диапазон замерзания воды в растительных тканях связан как со способностью воды к переохлаждению, так и с наличием в тканях инициаторов льдообразования и криопротекторов. Для клеток меристем почек хвойных растений была показана положительная корреляция между концентрацией растворимых веществ в цитоплазме и количеством незамерзающей воды (Alaudinova et al., 2010). Низкая температура замерзания воды существенно увеличивает диапазон времени постепенного и безопасного обезвоживания клеток в процессе закаливания и формирования криорезистентности (Mironov, Levin, 1985; Alaudinova, et al., 2007; Mironov et al., 2017). У зимующих злаковых растений морозостойкость связана с водоудерживающей способностью клеток, они чувствительны к обезвоживанию при отрицательных температурах (Trunova, 2007). В целом для растительных тканей и органов, не защищенных от воздействия низкой отрицательной температуры (например, снежным покровом), температура кристаллизации воды

в тканях приобретает особое значение в период подготовки растения к зиме.

Изменение оводненности тканей растений в процессе закаливания неминуемо сопряжено с изменением фракционного состава воды. Соотношение фракций свободной и связанной воды в растении не постоянно. Увеличение доли связанной воды в тканях к моменту наступления неблагоприятного периода способствует сохранению функциональной целостности биологических структур (Gusev, 1974; Mironov et al., 2001; Трунова, 2007). Следовательно, негативное воздействие низких отрицательных температур в значительной степени зависит не только от оводненности тканей растений, но и от соотношения фракций свободной и связанной воды.

Hylotelephium triphyllum – листовая суккулент, содержание воды в функционально зрелых листьях которого в фазу вегетативного роста составляет в среднем 90–92% (Golovko et al., 2021). Высокой оводненностью характеризуются и почки возобновления: в среднем она составляет около 80% (см. табл. 2), что близко к оводненности верхушек корневищ *A. millefolium* и почек возобновления у *Heracleum sosnowskyi* (Maslova et al., 2015; Dal'ke et al., 2019) и значительно больше, чем в почках зимующих древесных растений (Alaudinova et al., 2007; Malyshev, Atoyán, 2018). Основными причинами гибели клетки при низких отрицательных температурах является льдообразование, в результате чего происходит обезвоживание клеток, денатурация белков и механическое повреждение клеточных структур кристаллами льда (Levitt, 1980; Charra-Vaskou et al., 2015). В почках возобновления *H. triphyllum* доля воды, которая переходила в кристаллическое состояние, варьировала от 73 до 99%. Причем максимальная доля свободной воды наблюдалась в летний и весенний периоды. В сентябре до наступления отрицательных температур доля свободной воды в почках возобновления составляла 89% при максимальном содержании жирных кислот в основном за счет высокой активности линолеил-десатураз (*LDR*) и накоплении линоленовой кислоты (см. табл. 3). Биосинтез линоленовой кислоты, по мнению А.Г. Верещагина (Vereshchagin, 2007), служит необходимым компонентом процесса криокаливания тканей. Увеличение содержания линоленовой кислоты обеспечивает поддержку текучести мембран и по-

нижает восприимчивость растений к холоду (Shi et al., 2018). В состоянии вынужденного покоя (ноябрь–декабрь) доля свободной воды в почках уменьшалась (см. табл. 2), что обусловлено ростом концентрации сахаров, связывающих значительное количество воды и, соответственно, снижением температуры замерзания, что в целом оказывает защитное действие на сохранность почек возобновления при низких температурах. Отмечена высокая отрицательная (-0.95) корреляция между долей свободной воды и содержанием в почках *H. triphyllum* растворимых углеводов и положительная корреляция между долей свободной воды и содержанием в почках суммы жирных кислот.

Данные дифференциальной сканирующей калориметрии свидетельствуют, что в почках возобновления *H. triphyllum* температура перехода вода–лед в отличие от верхушек корневищ *A. millefolium* (Maslova et al., 2022) определялась временем года. В конце летнего периода (август) фазовый переход происходит при температуре около -6.0°C , весной (апрель) при -4.7°C , но при этом в обоих случаях замерзает около 99% свободной воды. Это свидетельствует о возможности сильного повреждения почек возобновления при ранних осенних и поздних весенних заморозках. Несмотря на то что с установлением отрицательных температур воздуха в ноябре–декабре оводненность почек снижалась, доля свободной воды составляла значительную величину (см. табл. 3), что в целом может влиять на жизнеспособность популяции. Можно полагать, что почки возобновления *H. triphyllum*, характеризующиеся высокой оводненностью тканей и отсутствием глубокого покоя, обладают слабой морозоустойчивостью. Ранее сходная закономерность была установлена на почках возобновления лука порея и борщевика Сосновского (Palkin et al., 2017; Chadin et al., 2018; Dal'ke et al., 2019).

В районе проведенных нами исследований в годовой динамике температур четко выражен продолжительный холодный период, когда активная жизнедеятельность растений невозможна (октябрь–апрель). Важным фактором выживания многолетних травянистых растений в зимний период является высота снежного покрова, которая определяет температуру в верхних слоях почвы, где располагаются почки возобновления. Как показали исследования, при высоте снежного по-

крова более 10 см температура почвы на глубине 15 см колебалась около -1°C и лишь изредка опускалась до -3°C (Dal'ke et al., 2019), т.е. оставалась выше температуры замерзания свободной воды. Следовательно, при высоких оводненности и доле свободной воды наличие устойчивого снежного покрова предотвращает вымерзание почек возобновления *H. triphyllum*, тем самым способствуя сохранению ценопопуляции этих сукулентов.

Таким образом, для почек возобновления *H. triphyllum* характерно отсутствие в течение осенне-зимнего периода глубокого органического покоя, о чем свидетельствует сравнительно высокая интенсивность дыхания, оводненность и высокое (до 90%) содержание в них свободной воды. Подготовка к перезимовке (сентябрь) почек возобновления *H. triphyllum* сопровождается активным биосинтезом линоленовой кислоты, снижением интенсивности дыхания и увеличением скорости запасаения энергии при высоких значениях оводненности и доли свободной воды в них. Показана прямая связь между интенсивностью дыхания, тепловыделением и запасанием энергии. С наступлением отрицательных температур растение *H. triphyllum* переходит в состояние вынужденного покоя, при этом отмечаются небольшое снижение общей оводненности почек и доли в них свободной воды, накопление растворимых сахаров. В период отрицательных температур (с декабря по начало марта) наблюдается снижение активности десатураз (*SDR* и *LDR*) и, как следствие, уменьшение содержания жирных кислот, особенно линоленовой. Весной в процессе формирования фотосинтетического аппарата почек возобновления отмечалось снижение скорости тепловыделения и количества запасенной энергии. Набухание почек сопровождалось увеличением содержания жирных кислот, что свидетельствует об активизации их синтеза, и совпадало с весенним максимумом содержания хлорофиллов и каротиноидов. Общая оводненность составила около 75%, доля воды, переходящей в кристаллическое состояние, была более 99%. Температура фазового перехода вода–лед составила -4.7°C . Это значение температуры, видимо, является предельной минимальной температурой, при которой происходят необратимые повреждения клеточных структур. Высокая оводненность почек возобновления *H. triphyllum* способствует поддержанию метаболических про-

цессов и, как следствие, реализации морфофизиологических и структурных перестроек в них, но при этом существенно повышает риск повреждения отрицательными температурами в малоснежные зимы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы госбюджетных НИОКТР “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (регистрационный номер 122040600021-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alaudinova et al.] Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. 2007. 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: 487–491.
- [Alaudinova et al.] Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. 2010. Водорастворимые вещества меристем почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L.: содержание, состав и свойства при формировании состояния низкотемпературной устойчивости. — Сибирский экологический журнал. 2: 227–333.
- [Babak] Бабак Т.В. 2011. Распространение и жизненные формы видов семейства Crassulaceae на европейском Северо-Востоке. — Бот. журн. 7: 869–880.
- Barigah T.S., Bonhomme M., Lopez D., Traore A., Douiris M., Venisse J.S., Cochard H., Badel E. 2013. Modulation of bud survival in *Populus nigra* sprouts in response to water stress-induced embolism. — Tree Physiology. 1–13.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt002>
- [Berestovoy et al.] Берестовой М.А., Павленко О.С., Голденкова-Павлова И.В. 2019. Десатуразы жирных кислот растений: роль в жизнедеятельности растений и биотехнологический потенциал. — Успехи современной биологии. 139(4): 338–351.
<https://doi.org/10.1134/S0042132419040045>
- Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. — Analytical Biochemistry. 72(1–2): 248–254.
- [Chadin et al.] Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Малышев Р.В. 2018. Оценка морозостойкости борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) после удаления снежного покрова в ранневесенний период. — Российский журнал биологических инвазий. 4: 105–116.
- Charra-Vaskou K., Badel E., Charrier G., Ponomarenko A., Bonhomme M., Foucat L. et al. 2015. Cavitation and water fluxes driven by ice water potential in *Juglans regia* during freeze-thaw cycles. — J. Exp. Bot. 67: 739–750.

- Cuttriss A.J., Chubb A.C., Alawady A., Grimm B., Pogson B.J. 2007. Regulation of lutein biosynthesis and prolamellar body formation in *Arabidopsis*. — *Funct. Plant Biol.* 34: 663–72.
<https://doi.org/10.1071/FP07034>
- [Dal'ke et al.] Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Тишин Д.В., Харевский А.А., Соллод Е.Г., Шайкина М.Н., Попова М.Ю., Полюдченков И.П., Тагунова И.И., Лязев П.А., Беляева А.В. 2019. Морозоустойчивость борщевика сосновского по результатам лабораторных и полевых экспериментов. — *Российский журнал биологических инвазий.* 4: 12–25.
- [Deryabin, Trunova] Дерябин А.Н., Трунова Т.И. 2022. Коллигативные эффекты растворов низкомолекулярных сахаров и их роль у растений при гипотермии. — *Известия РАН. Серия биологическая.* 1: 26–36.
<https://doi.org/10.31857/S1026347021060044>
- [Dodueva et al.] Додуева И.Е., Творогова В.Е., Азрахш М., Лебедева М.А., Лутова Л.А. 2016. Стволовые клетки растений: единство и многообразие. — *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 20(4):441–458.
<https://doi.org/10.18699/VJ16.172>
- Duan B., Yang Y., Lu Y., Li C., Korpelainen H., Berninger F. 2007. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata*. — *J. Exp. Bot.* 58: 302–305.
- Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J., Ross A.R.S., Abrams S.R., Kermode A.R. 2004. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism. — *Planta.* 218: 630–639.
- Gardea A.A., Carvajal-Millan E., Orozco J.A., Guerrero V.M., Llamas J. 2000. Effect of chilling on calorimetric responses of dormant vegetative apple buds. — *Thermochimica Acta.* 349(1–2): 89–94.
[https://doi.org/10.1016/S0040-6031\(99\)00500-6](https://doi.org/10.1016/S0040-6031(99)00500-6)
- [Golovkin] Головкин Б.А. 1973. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Л. 266 с.
- [Golovko et al.] Головкин Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С., Бабак Т.В., Захожий И.Г. 2007. Толстянковые в холодном климате. СПб. 205 с.
- [Golovko et al.] Головкин Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С. 2008. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. Crassulaceae в холодном климате. — *Физиология растений.* 55(5): 671–680.
- [Golovko et al.] Головкин Т.К., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н. 2021. Индукция САМ-фотосинтеза у *Hylotelephium triphyllum* (Нав.) Holub (Crassulaceae) в условиях европейского Северо-Востока. — *Физиология растений.* 68(1): 93–102.
<https://doi.org/10.31857/s0015330320060044>
- [Graskova et al.] Граскова И.А., Дударева Л.В., Живетьев М.А., Столбикова А.В., Соколова Н.А., Войников В.К. 2011. 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.* 4: 223–230.
- [Gusev] Гусев Н.А. 1974. Состояние воды в растении. М. 134 с.
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R., Anekonda T.S., Breidenbach W.R., Criddle R.S. 1994. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model. — *Planta.* 194: 77–85.
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Taylor D.K., Anekonda T.S., Rank D.R., Breidenbach W.R., Criddle R.S. 1995. Plant calorimetry. Part 2. Modeling the differences between apples and oranges. — *Thermochimica Acta.* 250(2): 215–232.
- Heide O.M. 2001. Photoperiodic control of dormancy in *Sedum trephilum* and some other herbaceous perennial plants. — *Physiologia Plantarum.* 113(3): 332–337.
<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054>
- Hopkin M.S. Calorimetric Studies of Plant Physiology. 1991. Rh. D. Dissertation. Provo. 90 p.
- [Kolupaev et al.] Колупаев Ю.В., Рябчук Н.И., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И. 2015. Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе. — *Физиология растений.* 62(4): 533–541.
<https://doi.org/10.7868/s0015330315030112>
- Laux T., Mayer K.F.X., Berger J., Jurgens G. 1996. The WUSCHEL gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis*. — *Development.* 122: 87–96.
<https://doi.org/10.1242/dev.122.1.87>
- [Lelekova et al.] Лелекова Е.В., Шаклеина М.Н., Савиных Н.П. 2020. Побегообразование у *Selene tatarica* (Caryophyllaceae) на песчаных отмелях р. Вятки. — *Бот. журн.* 105(7): 697–704.
<https://doi.org/10.31857/s0006813620070066>
- Levitt J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol. 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses. — New York. 497 p.
- Li-Beisson Y., Nakamura Y., Harwood J. 2016. Lipids: from chemical structures, biosynthesis, and analyses to industrial applications. — *Lipids in Plant and Algae Development.* 1: 1–18.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-25979-6_1
- Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I. 2013. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions. — *Photosynthesis Research.* 2–3(116): 489–509.
<https://doi.org/10.1007/S11120-013-9823-4>
- [Los'] Лось Д.А. 2014. Десатуразы жирных кислот. М. 372 с.
- [Lotova] Лотова Л.И. 2000. Морфология и анатомия высших растений. М. 528 с.

- [Malyshev] Малышев Р.В. 2021. 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. 141(2): 64–171.
<https://doi.org/10.31857/s004213242102006X>
- [Malyshev, Atoyán] Малышев Р.В., Атоян М.С. 2018. Оводненность и температура фазового перехода вода–лед в почках древесных растений. — Вестник ИБ НЦ УрО РАН. 2: 2–7.
<https://doi.org/10.31140/j.vestnikib>
- [Malyshev et al.] Малышев Р.В., Шелякин М.А., Головкин Т.К. 2016. Нарушение покоя почек влияет на дыхание и энергетический баланс побегов черники обыкновенной на начальном этапе роста. — Физиология растений. 63(3): 434–442.
<https://doi.org/10.7868/S001533031603009X>
- [Markovskaya et al.] Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Шерудило Е.Г. 2013. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск. 194 с.
- [Maslova, Golovko] Маслова С.П., Головкин Т.К. 2017. Тропизмы подземных побегов, столонов и корневищ. — Журнал общей биологии. 7(2): 47–60.
- [Maslova, Malyshev] Маслова С.П., Малышев Р.В. 2016. Строение и функции корневищ *Mentha arvensis* (Lamiaceae) — Бот. журн. 101(10): 1201–1212.
<https://doi.org/10.1134/S0006813616100057>
- [Maslova et al.] Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А. 2009а. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимне-вегетирующих хвойных растений в различные сезоны года. — Физиология растений. 56(5): 672–681.
- [Maslova et al.] Маслова С.П., Малышев Р.В., Головкин Т.К. 2009б. Дыхание и рост двух корневищных травянистых многолетних растений с разным типом экологической стратегии. — Бот. журн. 95(4): 581–591.
- [Maslova et al.] Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Плюснина С.Н., Головкин Т.К. 2015. Морфология и экология подземного метамерного комплекса длиннокорневищных растений. М. 158 с.
- [Maslova et al.] Маслова С.П., Дымова О.В., Плюснина С.Н. 2019. Изменение ультраструктуры пластид и пигментного комплекса в процессе морфогенеза подземных побегов *Achillea millefolium* (Asteraceae). — Бот. журн. 104(11–12): 1727–1739.
<https://doi.org/10/1134/s0006813619110127>
- [Maslova et al.] Маслова С.П., Шелякин М.А., Силина Е.В., Малышев Р.В. 2022. Дыхание, запасание энергии и про/антиоксидантный метаболизм в верхушке подземного побега *Achillea millefolium* в процессе фотоморфогенеза. — Физиология растений. 69(6): 665–674.
<https://doi.org/10.31857/s0015330322060203>
- [Mihovich et al.] Михович Ж.Э., Пунегов В.В., Груздев И.В., Рубан Г.А., Зайнуллина К.С. 2017. Биохимическая характеристика растений свербиги восточной (*Bunias orientalis* L.) при культивировании на Севере. — Известия Самарского научного центра РАН. 19(2–3): 478–481.
- [Mironov et al.] Миронов П.В., Алаудинова Е.В., Репях С.М. 2001. Низкотемпературная устойчивость живых тканей хвойных. Красноярск. 221 с.
- [Mironov et al.] Миронов П.В., Алаудинова Е.В., Лоскутов С.Р. 2017. Низкотемпературная устойчивость тканей меристем почек хвойных: особенности распределения связанной воды в клетках. — Хвойные бореальной зоны. 35(1–2): 117–122.
- [Mironov, Levin] Миронов П.В., Левин Е.Д. 1985. Переохлаждение и обезвоживание хвойных зачатков в зимующих почках лиственницы сибирской. — Физиология растений. 32(4): 695–701.
- [Naraykina et al.] Нарайкина Н.И., Пчелкин В.П., Цыдендамбаев В.Д., Трунова Т.И. 2020. Изменение в жирнокислотном составе и в содержании липидов листьев картофеля при низкотемпературном закаливании: роль $\Delta 12$ -ацил-липидной десатуразы. — Физиология растений. 47(2): 149–156.
<https://doi.org/10.31857/s0015330320020116>
- [Nokhsorov et al.] Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верхотуров В.В., Перк А.А., Петров К.А. 2015. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии. — Вестник БГСХА им. В.Р. Филиппова. 38(1): 127–134.
- Oquist G., Huner N.P.A. 2003. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. — Annu. Rev. Plant Biol. 54: 329–55.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.072402.115741>
- [Palkin et al.] Палкин Ю.Ф., Мокшонова И.М., Родченко М.Н. 2017. Морозоустойчивость лука-порея Восточной Сибири. — Вестник российской сельскохозяйственной науки. 4: 23–24.
- Polyushkevich L.O., Gancheva M.S., Dodueva I.E., Lutova L.A. 2020. Receptors of CLE peptides in plants. — Russian Journal of Plant Physiology. 67(1): 3–19.
<https://doi.org/10.1134/S1021443720010288>
- Shanklin J., Cahoon E.B. 1998. Desaturation and related modification of fatty acids. — Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 49: 611–641.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant>
- Sakai A. 1979. Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds. — Plant and Cell Physiol. 20(7): 1381–1390.
- [Serebryakova et al.] Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. 2006. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учеб. для вузов. М. 543 с.
- Shi Y., Yue X., An L. 2018. Integrated regulation triggered by a cryophyte ω -3 desaturase gene confers multi-

- ple-stress tolerance tobacco. — *J. Exp. Bot.* 69(8): 2131–2148.
<https://doi.org/10.1093/jxb/ery050>
- [Shlyk] Шлык А.А. 1971. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. — Биохимические методы в физиологии растений. М. С. 154–170.
- [Smith et al.] Смит Б.Н., Монако Т.А., Хемминг Д.Б., Хансен Л.Д., Кридлл Р.С. 1996. Связь дыхания и скорости роста у растений большого бассейна США. — *Физиология растений*. 43(6): 821–825.
- [Sofronova et al.] Софронова Г.И., Трубино Г.И., Шредерс С.М., Макаревский М.Ф. 1978. К методике количественного определения углеводов в вегетативных органах сосны. — *Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере*. Петрозаводск. С. 119–133.
- [Tikhomirov] Тихомиров Б.А. 1963. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л. 125 с.
- [Trunova] Трунова Т.И. 2007. Растение и низкотемпературный стресс. М. 54 с.
- [Tumanov] Туманов И.И. 1979. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М. 352 с.
- [Vereshchagin] Верещагин А.Г. 2007. Липиды в жизни растений. М. 78 с.
- Voitsekhovskaja O.V. 2019. Phytochromes and Other (Photo) Receptors of Information in Plants. — *Russ. J. of Plant Physiol.* 66(3): 351–364.
<https://doi.org/10.1134/S1021443719030154>
- [Zholkevich] Жолкевич В.Н. 1968. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М. 206 с.

WATER CONTENT, FRACTIONAL COMPOSITION OF WATER, CARBOHYDRATE AND FATTY ACID COMPOSITION OF LIPIDS IN RENEWAL BUDS OF *HYLOTELEPHIUM TRIPHYLLUM* (CRASSULACEAE) DURING OVERWINTERING

G. N. Tabalenkova¹, R. V. Malyshev^{1, *}, M. S. Atoyan¹

¹*Institute of Biology, Komi Scientific Center of the Ural Branch of RAS
 Kommunisticheskaya Str., 28, Syktyvkar, 167000, Russia*

^{*}*e-mail: malrus@ib.komisc.ru*

Renewal buds are a good model for studying growth, metabolism and bioenergetics under the influence of environmental factors (light, temperature). Such studies can provide new information about physiological, biochemical and molecular mechanisms of shoot growth at the stage of growth inside the bud under the influence of exogenous and endogenous factors. The paper contains the data on seasonal changes in energy metabolism, fractional composition of water, content of photosynthetic pigments, soluble carbohydrates, protein, and fatty acids in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub. In the renewal buds formed in August, the total water content is about 85%, the share of water passing into the crystalline state — more than 90%, the temperature of the water-to-ice phase transition — -6°C . The intensity of respiration decreases, and the rate of energy storage, accumulation of soluble carbohydrates and unsaturated fatty acids increases gradually against the high water content and high proportion of unbound water in plant tissues as long as the average daily temperatures decrease. There is a direct relationship between the respiration intensity, heat release, and energy storage. During the autumn-winter-spring period, the proportion of stored energy from the energy produced by respiration is about 40%. The formation of the photosynthetic apparatus of renewal buds is accompanied by a decrease in the rate of heat release and in the amount of stored energy. The swelling of buds proceeds simultaneously with an increase in the content of fatty acids, which indicates the activation their synthesis and coincides with the spring maximum content of chlorophylls and carotenoids. At this period, the total water content is about 75%, the proportion of water passing into the crystalline state — about 99%.

The temperature of the water-to-ice phase transition is -4.7°C . This temperature value of ice formation is probably the minimum possible temperature at which irreversible damages to cellular structures occur in renewal buds. Consequently, the high water saturation in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum* maintains metabolic processes and, as a result, favors the implementation of morphophysiological and structural rearrangements in them but also significantly increases the risk of damage by negative temperatures in low-snow winters.

Keywords: renewal buds, *Hylotelephium triphyllum*, water content, water-ice phase transition, soluble carbohydrates, protein, fatty acids, chlorophylls, carotenoids

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was supported by the project “Photosynthesis, respiration and bioenergetics of plants and phototrophic organisms (physiological-biochemical, molecular-genetic and ecological aspects)” (No. 122040600021-4).

REFERENCES

- Alaudinova E.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V. 2007. Sezonnye izmeneniya soderzhaniya vody v meristimatskikh tkanyakh pohek *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. i eyo raspredelenie v kletkakh. — Khvoynye boreal'noy zony. [Seasonal changes in water content in the meristematic tissues of the buds of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. and its distribution in the cells. — Conifers of the boreal zone]. XXIV. 4–5: 487–491 (In Russ.).
- Alaudinova E.V., Simkina S.YU., Mironov P.V. 2010. Vodrastvorimye veshhestva meristem pohek *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L.: soderzhanie, sostav i svoystva pri formirovaniy sostoyaniya nizkotemperaturnoy ustoychivosti. [Water-soluble substances of the bud meristems of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L.: content, composition and properties in the formation of a state of low-temperature resistance]. — Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal. 2: 227–333 (In Russ.).
- Babak T.V. 2011. Distribution and life forms of species of the family Crassulaceae in the European Northeast. — Bot. Zhurn. 7: 869–880 (In Russ.).
- Berestovoj M.A., Pavlenko O.S., Goldenkova-Pavlova I.V. 2019. Desaturazy zhirnykh kislot rasteniy: rol' v zhiznedeiatel'nosti rasteniy i biotekhnologicheskiiy potentsial [Plant fatty acid desaturases: a role in plant life and biotechnological potential]. — Uspekhi sovremennoy biologii. 139(4): 338–351 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0042132419040045>
- Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. — Analytical Biochemistry. 72(1–2): 248.
- Chadin I.F., Dal'ke I.V., Malyshev R.V. 2018. Assessment of the frost resistance of Sosnowskyi hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) after removing snow cover in early spring. — Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy. 4: 105–116 (In Russ.).
- Charra-Vaskou K., Badel E., Charrier G., Ponomarenko A., Bonhomme M., Foucat L. et al., 2015. Cavitation and water fluxes driven by ice water potential in *Juglans regia* during freeze-thaw cycles. — J. Exp. Bot. 67: 739–750.
- Cuttriss A.J., Chubb A.C., Alawady A., Grimm B., Pogson B.J. 2007. Regulation of lutein biosynthesis and prolamellar body formation in *Arabidopsis*. — Funct. Plant Biol. 34: 663–72.
<https://doi.org/10.1071/FP07034>
- Dal'ke I.V., Chadin I.F., Malyshev R.V., Zakhzhizh I.G., Tishin D.V., Kharevskiy A.A., Solod E.G., Shajkina M.N., Popova M.YU., Polyudchenkov I.P., Tagunova I.I., Lyazev P.A., Belyaeva A.V. 2019. Frost resistance of Sosnowskyi hogweed based on the results of laboratory and field experiments. — Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy. 4: 12–25 (In Russ.).
- Deryabin A.N., Trunova T.I. 2022. Colligative effects of low-molecular sugar solutions and their role in plants under hypothermia. — Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya. 1: 26–36 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S1026347021060044>
- Dodueva I.E., Tvorogova V.E., Azarakhsh M., Lebedeva M.A., Lutova L.A. 2016. Stvolovye kletki rasteniy: edinstvo i mnogoobrazie [Plant stem cells: unity and diversity]. — Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. 20(4): 441–458 (In Russ.).
<https://doi.org/10.18699/VJ16.172>
- Duan B., Yang Y., Lu Y., Li C., Korpelainen H., Berninger F. 2007. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata*. — Journal of Experimental Botany. 58: 302–305.
- Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J., Ross A.R.S., Abrams S.R., Kermode A.R. 2004. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism. — Planta. 218: 630–639.
- Gardea A.A., Carvajal-Millan E., Orozco J.A., Guerrero V.M., Llamas J. 2000. Effect of chilling on calorimetric responses of dormant vegetative apple buds. — Thermochimica Acta. 349(1–2): 89–94.
[https://doi.org/10.1016/S0040-6031\(99\)00500-6](https://doi.org/10.1016/S0040-6031(99)00500-6)
- Golovkin B.A. 1973. Pereselenie travyanistykh mnogoletnikov na Polyarnyy Sever. [Relocation of herbaceous perennials to the Polar North]. Leningrad. 266 p. (In Russ.).
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Bacharov D.S., Babak T.V., Zakhzhizh I.G. 2007. Tolstyankovye v kholodnom klimate. [Plant respiration. Physiological aspects] St. Petersburg. 205 p. (In Russ.).
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Bacharov D.S. 2008. Mesostructure and activity of the photosynthetic apparatus of three species of sem plants. Crassulaceae in cold climates. — Fiziologiya rasteniy. 55(5): 671–680 (In Russ.).
- Golovko T.K., Zakhzhizh I.G., Tabalenkova G.N. 2021. Induction of CAM photosynthesis in *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub (Crassulaceae) under conditions of the European Northeast. — Fiziologiya rasteniy. 68(1): 93–102 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/s0015330320060044>
- Graskova I.A., Dudareva L.V., ZHivet'ev M.A., Stolbikova A.V., Sokolova N.A., Vojnikov V.K. 2011. Dinamika sezonnykh izmeneniy zhirnokislотного состава, stepeni nenasyshhennosti zhirnykh kislot i aktivnosti atsil-lipidnykh desaturaz v tkanyakh nekotorykh lekarstvennykh rasteniy, proizrastayushchikh v usloviyakh Predbaikal'ya. [Dynamics of seasonal changes in fatty acid composition, the degree of unsaturation of fatty acids and the activity of acyl-lipid desaturases in the tissues of some medicinal plants growing in the conditions of Cisbaikalia]. — Khimiya rastitel'nogo syr'ya. 4: 223–230 (In Russ.).

- Gusev N.A. 1974. Sostoyanie vody v rasteniyakh [Water condition in plants]. Moscow. 134 p. (In Russ.).
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R., Anekonda T.S., Breidenbach W.R., Criddle R.S. 1994. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model. — *Planta*. 194: 77–85.
- Hansen L.D., Hopkim M.S., Taylor D.K., Anekonda T.S., Rank D.R., Breidenbach R.W., Criddle R.S. 1995. Plant calorimetry. Part 2. Modeling the differences between apples and oranges. — *Thermochimica Acta*. 250(2): 215–232.
- Heide O.M. 2001. Photoperiodic control of dormancy in *Sedum triphyllum* and some other herbaceous perennial plants. — *Physiologia Plantarum*. 113(3): 332–337. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054>
- Hopkin M.S. Calorimetric Studies of Plant Physiology. 1991. Rh. D. Dissertation. Provo. 90 p.
- Kolupaev Yu.V., Ryabchuk N.I., Vajner A.A., YAstreb T.O., Oboznyi A.I. 2015. Aktivnost' antioksidantnykh fermentov i sodержanie osmolitov v prorostkakh ozimyykh zlakov pri zakalivaniy i kriostresse [Activity of antioxidant enzymes and osmolyte content in winter cereal seedlings during hardening and cryostress]. — *Fiziologiya rasteniy*. 62(4): 533–541 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/s0015330315030112>
- Laux T., Mayer K.F.X., Berger J., Jurgens G. 1996. The WUSCHEL gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis*. — *Development*. 122: 87–96. <https://doi.org/10.1242/dev.122.1.87>
- Lelekova E.V., Shakleina M.N., Savinykh N.P. 2020. Sprouting in *Selene tatarica* (Caryophyllaceae) on the sandbanks of the Vyatka River. — *Bot. Zhurn.* 105(7): 697–704 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/s0006813620070066>
- Levitt J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol. 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses. — New York. 497 p.
- Li-Beisson Y., Nakamura Y., Harwood J. 2016. Lipids: from chemical structures, biosynthesis, and analyses to industrial applications. — *Lipids in Plant and Algae Development*. 1: 1–18. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25979-6_1
- Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I. 2013. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions. — *PhotosynthResearch*. 2–3(116): 489–509. <https://doi.org/10.1007/S11120-013-9823-4>
- Los' D.A. 2014. Desaturazy zhirnykh kislot [Fatty acid desaturases]. — *Nauchnyy mir*. P. 18–30 (In Russ.).
- Lotova L.I. 2000. Morfologiya i anatomiya vysshikh rasteniy [Morphology and anatomy of higher plants]. Moscow. 528 p. (In Russ.).
- Malyshev R.V., Shelyakin M.A., Golovko T.K. 2016. Narushenie pokoya pochek vliyaet na dykhanie i energeticheskiy balans pobegov cherniki obyknovennoy na nachal'nom etape rosta [Impaired kidney dormancy affects respiration and energy balance of common blueberry shoots during initial growth]. — *Fiziologiya rasteniy*. 63(3): 434–442 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S001533031603009X>
- Malyshev R.V., Atoyana M.S. 2018. Ovodnennost' i temperatura fazovogo perekhoda voda–lyod v pochkakh drevesnykh rasteniy [Water content and temperature of the water-ice phase transition in the buds of woody plants]. — *Vestnik IB NTS UrO RAN*. 2: 2–7 (In Russ.). <https://doi.org/10.31140/j.vestnikib>
- Malyshev R.V. 2021. Opredelenie svobodnoy i svyazannoy vody v rastitel'nykh tkanyakh s razlichnym osmoticheskim davleniem, sravnitel'nyy analiz metoda vysushivaniya nad vodootnimayushhey sredoy i differentsial'noy skaniruyushchey kalorimetrii [Determination of free and bound water in plant tissues with different osmotic pressure, comparative analysis of the method of drying over a water-removing medium and differential scanning calorimetry]. — *Uspekhi sovremennoy biologii*. 141(2): 64–171 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/s004213242102006X>
- Markovskaya E.F., Sysoeva M.I., SHERudilo E.G. 2013. Kratkovremennaya gipotermiya i rastenie [Short-term hypothermia and plant]. *Petrozavodsk*. 194 p. (In Russ.).
- Maslova T.G., Mamushina N.S., Sherstneva O.A. 2009a. Strukturno-funktsional'nye izmeneniya fotosinteticheskogo apparata u zimnevegetiruyushchikh khvojnykh rasteniy v razlichnye sezony goda [Structural and functional changes in the photosynthetic apparatus in winter-growing coniferous plants in different seasons of the year]. — *Fiziologiya rasteniy*. 56(5): 672–681 (In Russ.).
- Maslova S.P., Malyshev R.V., Golovko T.K. 2009b. Respiration and growth of two rhizomatous herbaceous perennials with different type of ecological strategy. — *Bot. Zhurn.* 95(4): 581–591 (In Russ.).
- Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Plyusnina S.N., Golovko T.K. 2015. Morfologiya i ekologiya podzemnogo metamernogo kompleksa dlinnokornevishchnykh rasteniy [Morphology and ecology of the underground metameric complex of long-rhizome plants]. Moscow. 158 p. (In Russ.).
- Maslova S.P., Malyshev R.V. 2016. Structure and functions of rhizomes *Mentha arvensis* (Lamiaceae). — *Bot. Zhurn.* 101(10): 1201–1212 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813616100057>
- Maslova S.P., Golovko T.K. 2017. Tropizmy podzemnykh pobegov, stolonov i kornevishch [Tropisms of underground shoots and rhizomes]. — *Zhurnal obshchey biologii*. 7(2): 47–60 (In Russ.).
- Maslova S.P., Dymova O.V., Plyusnina S.N. 2019. Changes in the ultrastructure of plastids and the pigment complex during the morphogenesis of underground shoots of *Achillea millefolium* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn.* 104(11–12): 1727–1739 (In Russ.). <https://doi.org/10/1134/s0006813619110127>
- Maslova S.P., Shelyakin M.A., Silina E.V., Malyshev R.V. 2022. Dykhanie, zapasanie energii i pro/antioksidantnyy metabolizm v verkhushke podzemnogo pobega *Achillea*

- millefolium* v protsesse fotomorfogeneza [Respiration, energy storage and pro/antioxidant metabolism in the apex of underground shoots of *Achillea millefolium* during photomorphogenesis]. – *Fiziologiya rasteniy*. 69(6): 665–674 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/s0015330322060203>
- Mihovich Zh.Eh., Punegov V.V., Gruzdev I.V., Ruban G.A., Zajnullina K.S. 2017. Biokhimicheskaya kharakteristika rasteniy sverbigi vostochnoy (*Bunias orientalis* L.) pri kul'tivirovanii na Severe [Biochemical characteristics of eastern sverbigi plants (*Bunias orientalis* L.) during cultivation in the North]. – *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 19(2–3): 478–481 (In Russ.).
- Mironov P.V., Alaudinova E.V., Repyakh S.M. 2001. Nizkotemperaturnaya ustoychivost' zhivyykh tkaney khvoynykh [Low-temperature stability of living tissues of conifers]. Krasnoyarsk. 221 p. (In Russ.).
- Mironov P.V., Levin E.D. 1985. Pereokhlazhdenie i obezvozhivanie khvoynykh zachatkov v zimuyushchikh pochkakh listvennitsy sibirskoy [Supercooling and dehydration of conifers in wintering Siberian larch buds]. – *Fiziologiya rasteniy*. 32(4): 695–701 (In Russ.).
- Mironov P.V., Alaudinova E.V., Loskutov S.R. 2017. Nizkotemperaturnaya ustoychivost' tkaney meristem pochek khvoynykh: osobennosti raspredeleniya svyazannoy vody v kletkakh [Low-temperature resistance of tissues of coniferous kidney meristems: distribution features of bound water in cells]. – *Khvoynye boreal'noy zony*. 35(1–2): 117–122 (In Russ.).
- Narajkina N.I., Pchelkin V.P., Tsydendambaev V.D., Trunova T.I. 2020. Izmenenie v zhirnokislom sostave i v sodержanii lipidov list'ev kartofelya pri nizkotemperaturnom zakalivanii: rol' $\Delta 12$ –atsil-lipidnoj desaturazy [Changes in the fatty acid composition and lipid content of potato leaves during low-temperature hardening: the role of $\Delta 12$ -acyl-lipid desaturase]. – *Fiziologiya rasteniy*. 47(2): 149–156 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/s0015330320020116>
- Nokhsorov V.V., Dudareva L.V., Chepalov V.A., Sofronova V.E., Verkhoturov V.V., Perk A.A., Petrov K.A. 2015. 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*. 38(1): 127–134 (In Russ.).
- Oguist G., Huner N.P.A. 2003. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. – *Annu. Rev. Plant Biol.* 54: 329–55.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant.54.072402.115741>
- Palkin Yu.F., Mokshonova I.M., Rodchenko M.N. 2017. Morozoustoychivost' luka-poreya Vostochnoy Sibiri [Frost resistance of leeks in Eastern Siberia]. – *Vestnik Rossiyskoy sel'skokhozyaystvennoy nauki*. 4: 23–24 (In Russ.).
- Polyushkevich L.O., Gancheva M.S., Dodueva I.E., Lutova L.A. 2020. Receptors of CLE peptides in plants. – *Russian Journal of Plant Physiology*. 67(1): 3–19.
<https://doi.org/10.1134/S1021443720010288>
- Shanklin J., Cahoon E.B. 1998. Desaturation and related modification of fatty acids. – *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49: 611–641.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant>
- Sakai A. 1979. Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds. – *Plant and Cell Physiol.* 20(7): 1381–1390.
- Serebryakova T.I., Voronin N.S., Elenevskij A.G., Batygina T.B., Shorina N.I., Savinykh N.P. 2006. Botanika s osnovami fitotsenologii: Anatomiya i morfologiya rasteniy [Botany with the basics of phytocenology: anatomy and plant morphology]. – *Ucheb. dlya vuzov*. Moscow. 543 p. (In Russ.).
- Shlyk A.A. 1971. Opredelenie khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'ev [Determination of chlorophylls and carotenoids in green leaf extracts]. – *Biokhimicheskie metody v fiziologii rasteniy*. Moscow. P. 154–170 (In Russ.).
- Smit B.N., Monako T.A., Hemming D.B., Hansen L.D., Kridl R.S. 1996. Svyaz' dykhaniya i skorosti rosta u rasteniy bol'shogo basseyna SSHA [Association of respiration and growth rate of large basin plants SSHA]. – *Fiziologiya rasteniy*. 43(6): 821–825 (In Russ.).
- Shi Y., Yue X., An L. 2018. Integrated regulation triggered by a cryophyte ω -3 desaturase gene confers multiple-stress tolerance tobacco. – *J. Exp. Bot.* 69(8): 2131–2148.
<https://doi.org/10.1093/jxb/ery050>
- Sofronova G.I., Trubino G.I., SHreders S.M., Makarevskij M.F. 1978. K metodike kolichestvennogo opredeleniya uglevodov v vegetativnykh organakh sosny. [Towards a method for the quantitative determination of carbohydrates in the vegetative organs of pine. – *Physiological and biochemical studies of pine in the North*]. Petrozavodsk. P. 119–133 (In Russ.).
- Tikhomirov B.A. 1963. Ocherki po biologii rasteniy Arktiki. [Essays on Arctic plant biology]. Moscow; Leningrad. 125 p. (In Russ.).
- Trunova T.I. 2007. Rastenie i nizkotemperaturnyy stress [Plant and low temperature stress]. Moscow. 54 p. (In Russ.).
- Tumanov I.I. 1979. Fiziologiya zakalivaniya i morozostoykosti rasteniy [Physiology of hardening and frost resistance of plants]. Moscow. 352 p. (In Russ.).
- Vereshchagin A.G. 2007. Lipidy v zhizni rasteniy [Lipids in plant life]. Moscow. 78 p. (In Russ.).
- Voitsekhoyskaja O.V. 2019. Phytochromes and Other (Photo) Receptors of Information in Plants. – *Russ. J. Plant Physiol.* 66(3): 351–364.
<https://doi.org/10.1134/S1021443719030154>
- Zholkevich V.N. 1968. Energetika dykhaniya vysshikh rasteniy v usloviyakh vodnogo defitsita [Energy of respiration of higher plants in conditions of water deficit]. Moscow. 206 p. (In Russ.).