

УДК 577.115.3: 581.331.2: 582.632.1

ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ ПЫЛЬЦЫ ОСНОВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BETULA* L.

Л. В. Ветчинникова, О. С. Серебрякова, М. К. Ильинова

Институт леса Карельского научного центра РАН

Впервые исследован жирнокислотный состав липидов зрелой пыльцы основных представителей рода *Betula* L., произрастающих в условиях Южной Карелии. Показано, что в весенний период клетки пыльцевых зерен характеризовались высоким содержанием липидов, представленных как запасными (нейтральными) (43 %), так и мембранными (фосфо- – 24 % и гликолипидами – 33 %) липидами. Основными жирными кислотами микрогаметофита являлись среди насыщенных – пальмитиновая; среди ненасыщенных – линолевая и линоленовая, однако их количество варьировало в зависимости от фракции липидов. В нейтральной фракции и фосфолипидах накапливались преимущественно ди- и триеновые жирные кислоты, а в гликолипидах их доля оказалась несколько ниже на фоне заметного присутствия моноеновых жирных кислот (преимущественно олеиновой). По всей вероятности, это связано с физиологическими особенностями зрелого микрогаметофита, которые реализуются на клеточном уровне.

Ключевые слова: *Betula* L., пыльца, жирные кислоты, нейтральные липиды, гликолипиды, фосфолипиды.

L. V. Vetchinnikova, O. S. Serebryakova, M. K. Ilyinova. LIPID FATTY ACID COMPOSITION IN POLLEN OF MAIN REPRESENTATIVES OF *BETULA* L.

The fatty acid composition of lipids from mature pollen of the main representatives of genus *Betula* L. growing in southern Karelia was investigated for the first time. It is shown that in the spring season pollen cells contained high amounts of lipids, represented both by storage (neutral) lipids (43 %) and membrane (phospho- – 24 % and glyco- – 33 %) lipids. The main fatty acids of the microgametophyte were the palmitic among saturated acids, and the linoleic and linolenic among unsaturated acids, but their amount varied depending on the lipid fraction. In the neutral fraction and phospholipids there accumulated primarily di-and triene fatty acids, whereas in glycolipids their share was somewhat lower as significant amounts of monoene fatty acids (mainly oleic) were present. In all probability, this fact is connected with the physiological characteristics of a mature microgametophyte realized at the cellular level.

Key words: *Betula* L., pollen, fatty acids, neutral lipids, glycolipids, phospholipids.

Введение

В условиях Севера одной из главных лесообразующих пород является береза, которая относится к анемофильным растениям и характеризуется высокой специализацией репродуктивных органов в связи с адаптацией к неблагоприятным условиям среды, ограничивающим возможность опыления и оплодотворения. Не вызывает сомнения, что результативность системы опыления анемофильных видов, в том числе и представителей рода *Betula* L., существенным образом определяется морфофизиологическими свойствами пыльцы [Николаевская и др., 2009]. В анатомо-морфологическом плане процессы развития микрогаметофита описаны довольно подробно, однако их физиолого-биохимическая основа до сих пор остается слабоизученной.

В последние десятилетия исследования пыльцы древесных растений ведутся в нескольких направлениях: преимущественно для предупреждения проявления поллинозов у населения [Laadi, 2001; Corden et al., 2002; Emberlin, 2003 и др.], для реконструкции развития лесной растительности прошлых геологических эпох (споро-пыльцевой анализ) [Сладков, 1967; Елина и др., 2000; Чернова, 2004; Филимонова, 2009 и др.], а также для экологической оценки состояния урбанизированных территорий (палиноиндикация) [Головкин, 2001; Дзюба, 2006; Гайдыш, 2012 и др.].

Вместе с тем изучение физиолого-биохимических особенностей пыльцы, являющейся носителем генетической информации и выполняющей ведущую роль в процессе оплодотворения, имеет не только большой научный, но и практический интерес, который связан с вопросами семеноводства и лесовосстановления. Процессы прорастания пыльцы и роста пыльцевой трубки обеспечиваются активизацией многих биохимических процессов, в том числе и липидного обмена, поскольку липиды и составляющие их жирные кислоты служат важным источником энергии. Имеющиеся работы, посвященные изучению липидов пыльцы, выполнены преимущественно на хвойных породах [Ларионова и др., 1977; Кравченко и др., 1980; Рихтер, 1990; Andrikopoulos et al., 1985] и носят единичный характер.

Целью наших исследований явилось изучение жирнокислотного состава суммарных липидов и их фракций, содержащихся в зрелой пыльце основных древовидных представителей рода *Betula* L., произрастающих в условиях южной части Республики Карелия.

Материал и методы

Объектом исследования служила пыльца березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., березы повислой *B. pendula* Roth и карельской березы *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Ее сбор осуществляли в весенний период (с 10 по 15 мая 2010 г.) с 30–40-летних деревьев, произрастающих на экспериментальных участках, расположенных в зеленой зоне г. Петрозаводска (61°79' с. ш., 34°35' в. д.). Пыльцу заготавливали по общепринятой методике: ветки с мужскими сережками срезали накануне пыления, отдельно помещали в сухое помещение, пыльцу собирали после ее высыпания.

Экстракцию липидов из клеток пыльцы выполняли смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1 по объему [Folch et al., 1957]. Суммарное количество липидов определяли весовым методом, а разделение на фракции – методом колоночной хроматографии с использованием силикагеля (размер зерен – 75–150 мк, Sigma) [Simola, Koskimies-Soininen, 1984]. В качестве колонки служили пипетки Пастера длиной 145 мм. Фракции липидов извлекали последовательно следующими растворителями: нейтральные липиды – хлороформом, гликолипиды – ацетоном, фосфолипиды – метанолом. Полноту экстракции отдельных фракций контролировали путем их порционного сбора и индивидуального сжигания в концентрированной серной кислоте с последующим спектрофотометрированием растворов при длине волны 375 нм [Marsh, Weinstein, 1966]. Метилловые эфиры жирных кислот получали в результате переэтерификации липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида и анализировали на газо-жидкостном хроматографе «Хроматэк – Кристалл 5000.1» (Йошкар-Ола, Россия) с использованием капиллярной колонки HP-INNOWAX (30 м × 0,32 мм) при температурах: термостата – 180 °С (изотерма), пламенно-ионизационного детектора – 240 °С, испарителя – 220 °С и скорости газа-носителя (азот) – 50 мл/мин. Идентификацию жирных кислот осуществляли с помощью стандартного набора метиловых эфиров жирных кислот (Supelko, 37 компонентов), а также сопоставлением эквивалентной длины цепи экспериментально полученных компонентов с известными данными [Сиймер и др., 1971] и логарифмических индексов [Jamieson, 1975]. Вычисляли содержание индивидуальных жирных кислот, а также их групп, объединенных по числу двойных связей в углеродной цепочке: моноеновые (М), диеновые (Д), триеновые (Тр) и насыщенные

(Н), у которых двойные связи отсутствуют. Индекс двойной связи (ИДС), характеризующий степень ненасыщенности липидов, рассчитывали по методу Лайонса и др. [Lyons et al., 1964]:

$$\text{ИДС} = \frac{M + 2D + 3Tr}{100}$$

Коэффициент ненасыщенности (К) жирных кислот определяли по соотношению:

$K = \frac{\sum \text{ненасыщенных кислот}}{\sum \text{насыщенных кислот}}$ (где Σ – сумма).

Количественное определение жирных кислот проводили методом внутреннего стандарта (маргариновая кислота). Математическую обработку данных осуществляли с помощью общепринятых методов статистики с использованием пакета программ Microsoft Excel [Зайцев, 1984; Ивантер, Коросов, 2003]. В таблицах и на графиках приведены средние арифметические значения трех и более независимых экспериментов и их стандартные ошибки. Разницу средних величин оценивали по t-критерию Стьюдента и вероятности, которую признавали статистически значимой при $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Изучение репродуктивного цикла развития представителей рода *Betula* L. в условиях южной части Республики Карелия показало, что мужские генеративные органы после заложения визуально заметными становятся в июне, т. е. ранним летом (год заложения), формирование пыльцы завершается следующей весной, обычно в середине мая (год цветения). В сравнении с циклами физиолого-биохимического развития вегетативной и/или женской репродуктивной сферы процесс образования и существования пыльцы по длительности является наиболее коротким. Однако он продолжается почти полный календарный год, и многие факторы оказывают свое негативное воздействие на развитие микрогаметофита. Исследования, проведенные нами ранее [Николаевская и др., 2009], показали, что качество мужского гаметофита березы зависит не только от генотипических особенностей видов, но и от погодно-климатических характеристик (температура, влажность) отдельных лет. Нестабильность погодных условий, резкие перепады температур, засушливость или избыточная влажность могут оказать отрицательное воздействие и вызвать как структурные, так и функциональные изменения пыльцевых зерен в период их формирования. У березы процесс цветения опережает формирование

вегетативной сферы, поэтому фертильность пыльцы и способность ее к прорастанию в значительной степени зависят от состояния мембран и их сохранности. Возврат низких температур в весенний период, часто наблюдаемый в условиях Карелии, может вызвать изменение жирнокислотного состава липидов, влекущее за собой физическое изменение состояния гидрофобного мембранного матрикса [Алаудинова и др., 2000].

Согласно полученным данным, в зрелой пыльце основных представителей рода *Betula* L. содержание суммарных липидов варьировало от 32 до 52 мг/г сухого в-ва (табл. 1). Более высокое их количество обнаружено у березы пушистой, оно превышало значения березы повислой и карельской березы в 1,2 и 1,6 раза соответственно. Анализ жирнокислотного состава показал, что в суммарных липидах пыльцы находилось не менее 25 компонентов с числом углеродных атомов от 14 до 24, представленных как насыщенными, так и ненасыщенными жирными кислотами (ЖК). Среди насыщенных преобладала пальмитиновая кислота, а среди ненасыщенных – линолевая.

Таблица 1. Содержание липидов в зрелой пыльце различных видов березы

Фракции липидов	Береза пушистая		Береза повислая		Карельская береза	
	мг/г сухого в-ва	%	мг/г сухого в-ва	%	мг/г сухого в-ва	%
Нейтральные липиды	19,2 ± 0,9	38	16,0 ± 1,4	37	16,7 ± 1,4	53
Фосфолипиды	10,5 ± 0,6	20	12,2 ± 2,5	28	7,5 ± 1,1	24
Гликолипиды	21,5 ± 2,0	42	15,2 ± 1,8	35	7,4 ± 0,2	23
Суммарные липиды	51,5 ± 1,4	100	43,4 ± 0,4	100	31,6 ± 1,2	100

По составу суммарные липиды пыльцы были представлены как нейтральными, или запасными, липидами (НЛ), так и полярными – фосфо(ФЛ) и гликолипидами (ГЛ), являющимися структурной основой мембран. Сравнительный анализ изученных берез по концентрации отдельных групп выявил определенные различия между видами. Так, у березы пушистой и березы повислой концентрации нейтральных липидов и гликолипидов в клетках пыльцы преобладали над фосфолипидами в 2 и в 1,2 раза соответственно (табл. 1). В микрогаметофите карельской березы содержание запасных липидов превышало значения мембранных (как фосфо-, так и гликолипидов) более чем в 2 раза. Распределение липидов по фракциям, обнаруженное в зрелой пыльце различных

видов березы, вероятно, обусловлено их видовой специфичностью и/или экологическими особенностями мест их произрастания.

Анализ жирнокислотного состава отдельных фракций показал следующее. В нейтральных и фосфолипидах основной уровень насыщенных ЖК определяла пальмитиновая кислота (С16:0), которая составляла в среднем соответственно 19 % и 32 % от общей суммы (табл. 2). В гликолипидах состав насыщенных жирных кислот был более разнообразным: кроме пальмитиновой кислоты (около 23 % от суммы жирных кислот) здесь присутствовали стеариновая (С18:0) – более 4,5 %, арахидиновая (С20:0) – около 2,5 % и бегеновая (С22:0) – около 6 % от суммы ЖК.

Таблица 2. Концентрация основных насыщенных жирных кислот по фракциям липидов в пыльце изученных видов березы, % от суммы жирных кислот

ЖК	Береза пушистая			Береза повислая			Карельская береза		
	НЛ	ФЛ	ГЛ	НЛ	ФЛ	ГЛ	НЛ	ФЛ	ГЛ
16:0	16,2	31,7	23,3	17,3	30,0	24,1	22,2	34,5	33,4
18:0	1,6	1,1	5,1	1,3	0,9	3,7	1,3	1,2	5,3
20:0	1,2	0,1	3,9	1,0	0,2	1,9	1,2	0,1	1,6
22:0	4,0	0,9	8,7	3,7	1,3	5,1	2,8	1,1	3,7

Примечание. ЖК – жирные кислоты, где 16:0 – пальмитиновая (гексадекановая), 18:0 – стеариновая (октадекановая), 20:0 – арахидиновая (эйкозановая), 22:0 – бегеновая (докозановая). Здесь и в табл. 3, 4: НЛ – нейтральные липиды, ФЛ – фосфолипиды, ГЛ – гликолипиды.

Ненасыщенные ЖК в пыльце березы содержали преимущественно 18 углеродных атомов в цепи, различающихся по количеству и положению двойных связей (табл. 3). Во всех фракциях доминировали линолевая и линоленовая ЖК (рис. 1). Содержание линолевой кислоты было выше по сравнению с линоленовой, но их соотношение несколько различалось в пыльце отдельных видов. Так, у березы пушистой и карельской березы линолевая кислота преобладала над линоленовой в среднем в 1,8 раза, у березы повислой – в 1,4 раза, независимо от фракции липидов.

Таблица 3. Концентрация основных ненасыщенных жирных кислот по фракциям в пыльце изученных видов березы, % от суммы жирных кислот

ЖК	Береза пушистая			Береза повислая			Карельская береза		
	НЛ	ФЛ	ГЛ	НЛ	ФЛ	ГЛ	НЛ	ФЛ	ГЛ
16:1(n-7)	1,0	0,8	3,2	1,6	5,0	2,9	1,1	1,2	3,4
18:1(n-9)	6,3	2,2	6,9	4,4	1,3	6,2	4,6	2,2	12,4
18:2(n-6)	42,2	39,3	28,9	40,3	33,7	31,5	42,4	38,4	26,5
18:3(n-3)	25,9	23,5	17,0	29,7	27,7	22,6	24,3	21,1	13,2

Примечание. ЖК – жирные кислоты, где 16:1 – пальмитолеиновая (гексадеценивая), 18:1 – олеиновая (октадеценивая), 18:2 – линолевая (октадекадиеновая), 18:3 – линоленовая (октадекатриеновая).

Исследования отдельных фракций липидов изученных видов обнаружили различия в содержании олеиновой кислоты (С18:1), которая в дальнейшем может приводить к изменению функционального состояния мембран растения [Лось, 2005], поскольку является субстратом для синтеза ди- и триеновых (линолевой и линоленовой) ЖК. Наибольшие количества олеиновой кислоты наблюдали во фракции гликолипидов (рис. 1, Б), причем в пыльце карельской березы ее доля составила более 12 % от суммы жирных кислот, у других изученных видов – в два раза меньше. Минимальные ее значения (около 2 %), независимо от вида березы, обнаружены во фракции фосфолипидов (рис. 1, А).

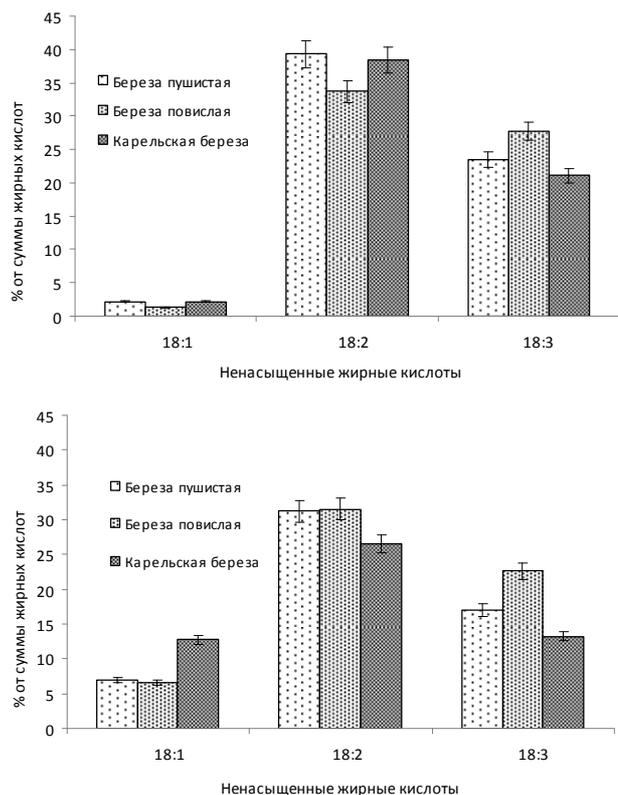


Рис. 1. Содержание ненасыщенных жирных кислот типа С18 в фосфо- (А) и гликолипидах (Б) пыльцы различных видов березы

Из полученных данных следует, что во всех фракциях липидов пыльцы изученных берез содержание ненасыщенных ЖК преобладало над насыщенными (табл. 4). Более того, в нейтральной фракции сумма ненасыщенных ЖК в 3 раза превысила сумму насыщенных. В мембранных липидах коэффициент ненасыщенности (К) оказался ниже по сравнению с нейтральными. По всей вероятности, это связано с тем, что зрелая пыльца до опыления имеет очень низкую физиологическую активность, и

на этом этапе ее развития мембраны находятся в фазе геля и практически не функционируют [Лось, 2005]. В дальнейшем, после попадания пыльцы на рыльце пестика, ЖК будут выполнять субстратную и/или энергетическую роль, а также участвовать в синтезе веществ, обеспечивающих рост пыльцевой трубки. Активизация метаболических процессов будет происходить также при взаимодействии пыльцы и рыльца в процессе адгезии, прорастания пыльцы, оплодотворения и дальнейшего формирования зиготы [Shivanna, 1979; Heslop-Harrison, 1982; Кузнецов, Дмитриева, 2006].

Таблица 4. Коэффициент ненасыщенности (К) и индекс двойной связи (ИДС) отдельных фракций липидов в пыльце различных видов березы

Фракции липидов	Береза пушистая		Береза повислая		Карельская береза	
	К	ИДС	К	ИДС	К	ИДС
НЛ	3,1	1,7	3,2	1,8	3,0	1,6
ФЛ	1,9	1,5	1,9	1,5	1,5	1,4
ГЛ	1,4	1,2	1,8	1,4	1,4	1,1

Наиболее полно степень ненасыщенности липидов характеризует индекс двойных связей (ИДС), поскольку он отражает не только сумму ненасыщенных ЖК, но и число двойных связей. Величина ИДС не всегда совпадает со значениями коэффициента ненасыщенности. В зрелой пыльце всех изученных видов березы, несмотря на более низкие значения ИДС по сравнению с уровнем К (в 1,8 раза), ненасыщенность ЖК сохранила доминирующие позиции во фракции нейтральных липидов (табл. 4). По всей вероятности, это связано с механизмами сохранения жизнеспособности пыльцы и возможностями ее адаптации к действию отрицательных температур, которые наблюдаются в Карелии в весенний период. Стрессовые условия окружающей среды оказывают сильное воздействие на развитие генеративных органов и определяются погодно-климатическими условиями в период формирования пыльцы [Третьякова, Носкова, 2004]. В многочисленных работах [Родионов, 1978, 1983; Крепс, 1981; Лось, 2005 и др.] показано, что ведущая роль в развитии неспецифических реакций в ответ на неблагоприятное действие низких температур связывается с преобладанием ненасыщенных жирных кислот.

Существенные различия между фракциями липидов пыльцы березы выявлены в соотношении мо-, ди- и триеновых жирных кислот (рис. 2). Преобладающими во всех фракциях были диеновые жирные кислоты, однако наибольшее их количество отмечено во фракциях нейтральных и фосфолипидов. В гликолипидах со-

держание как ди-, так и триеновых жирных кислот оказалось несколько ниже на фоне заметного присутствия моноеновых жирных кислот (преимущественно за счет олеиновой). Подобное соотношение ненасыщенных жирных кислот с различным числом двойных связей было обнаружено нами ранее в почках березы в фазу их распускания [Ветчинникова, 2005]. По всей вероятности, это обусловлено действием $\Delta 9$ -ацил-липидной десатуразы, вызывающей образование двойной связи в $\Delta 9$ -положении стеариновой кислоты (18:0) с образованием олеиновой кислоты (18:1), которая в дальнейшем будет служить субстратом для образования ди- и триеновых (линолевой и линоленовой) жирных кислот и в конечном итоге приведет к изменению структурного и функционального состояния мембран растения [Los, Murata, 1998; D'andrea et al., 2002; Лось, 2005, Кипайкина, 2006].

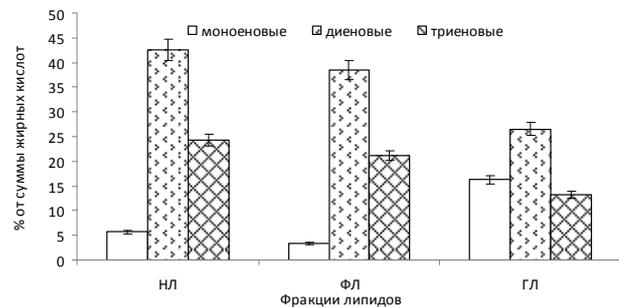


Рис. 2. Соотношение моно-, ди- и триеновых жирных кислот в отдельных фракциях липидов пыльцы карельской березы

Таким образом, зрелая пыльца основных представителей рода *Betula* L., произрастающих в условиях Южной Карелии, характеризуется довольно высоким содержанием липидов (от 32 до 52 мг/г сухого в-ва), представленных как запасными (нейтральными) липидами (43 %), так и мембранными (фосфо- – 24 % и гликолипидами – 33 %). До опыления микрогаметофит имеет очень низкую физиологическую активность. В дальнейшем после пыления и попадания пыльцы на рыльце пестика накопленные нейтральные липиды подвергаются расщеплению, а углерод используется в синтезе углеводов, за счет которых покрываются издержки ана- и катаболизма зиготы в период ее гетеротрофного развития [Тарчевский, 1996]. Основными жирными кислотами микрогаметофита среди насыщенных является пальмитиновая, а ненасыщенных – линолевая и линоленовая, однако их количество варьирует в зависимости от фракции липидов. В нейтральных и фосфолипидах накапливаются преимущественно ди- и

триеновые жирные кислоты, в гликолипидах их доля несколько ниже на фоне заметного присутствия моноеновых жирных кислот (преимущественно за счет олеиновой). Среди диеновых жирных кислот доля линолевой кислоты составила более 40 %, среди триеновых преобладала линоленовая кислота – около 25 %. По всей вероятности, это связано с физиологическими особенностями зрелого микрогаметофита, которые реализуются на клеточном уровне.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

Литература

- Алаудинова Е. В., Миронов П. В., Репях С. М. Жирные кислоты мембранных липидов живых тканей почек лиственницы сибирской // Химия растительного сырья. 2000. № 2. С. 41–45.
- Ветчинникова Л. В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 269 с.
- Гайдыш И. С. Биоиндикация природной среды малого северо-таежного промышленного города: на примере г. Костомукша: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 22 с.
- Головкин В. В. Исследование пыльцевой компоненты атмосферного аэрозоля юга Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2001. 16 с.
- Дзюба О. Ф. Палиноиндикация качества окружающей среды. СПб.: Недра, 2006. 198 с.
- Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. 242 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Кипайкина Н. В. Участие $\Delta 9$ -ацил-липидной десатуразы в формировании устойчивости к гипотермии растений табака, трансформированных геном *desC* из *Synechococcus vulcanus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 2006. 16 с.
- Кравченко Л. В., Частий В. П., Гербеда В. В. Содержание липидов в пыльце хвойных древесных интродуцентов // Физиолого-биохимические основы повышения продуктивности растений. Минск: Наука и техника, 1980. С. 168–171.
- Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука, 1981. 339 с.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высш. шк., 2006. 742 с.
- Ларионова Н. А., Минина Е. Г., Кирьянова И. А. и др. Ауксины, ингибиторы роста и липиды пыльцы кедрового сибирского // Физиология растений. 1977. Т. 24, № 1. С. 175–179.
- Лось Д. А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений // Вестник РАН. Т. 75, № 4. 2005. С. 338–345.
- Николаевская Т. С., Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Лебедева О. Н. Изучение пыльцы у аборигенных и интродуцированных в условия Карелии представителей рода *Betula* L. // Труды Карельского НЦ РАН. 2009. № 4. С. 90–95.
- Рихтер А. А. Вариабельность жирнокислотного состава липидов пыльников и пестиков у различных сортов миндаля // Бюл. Главного ботан. сада АН СССР. 1990. № 156. С. 43–47.
- Родионов В. С. Влияние низких температур на липидный обмен в растениях и фазовые переходы в мембранах // Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1978. С. 37–57.
- Родионов В. С. Изменения в мембранных липидах растений при пониженных температурах // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1983. С. 4–68.
- Сиймер Э. Х., Таутс О. В., Мейстер К. Э. Рассчитанные значения ЭДЦ *cis*-полиеновых метилен-разделенных жирных кислот // Тр. Таллинского политехн. ин-та. Сер. А. 1971. № 300. С. 73–78.
- Сладков А. Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 270 с.
- Тарчевский И. А. Процессы деградации у растений // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 6. С. 13–19.
- Третьякова И. Н., Носкова Н. Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26–33.
- Филимонова Л. В. Динамика растительности восточного побережья Финского залива в голоцене // Труды Карельского НЦ РАН. 2009. № 4. С. 11–29.
- Чернова Г. М. Спорово-пыльцевой анализ отложений плейстоцена – голоцена. СПб.: СПбГУ, 2004. 128 с.
- Andrikopoulos N. K., Siafaka-Kapadai A., Demopoulos C. A., Kapoulos V. M. Lipids of *Pinus halepensis* pollen // Phytochemistry. 1985. Vol. 24, N 12. P. 2953–2957.
- Corden J. M., Stach F., Millington W. M. A. Comparison of *Betula* pollen seasons at two European sites; Derby, United Kingdom and Poznan, Poland (1995–1999) // Aerobiologia. 2002. Vol. 18, N 1. P. 45–53.
- D'andrea S., Guillou H., Catheline D. et al. The same rat 6-desaturase not only acts on 18- but also on 24-carbon fatty acids in very-long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis // Biochem. J. 2002. Vol. 364. P. 49–55.
- Emberlin J., Detand M., Gehrig R. et al. Responses in the start of *Betula* (birch) pollen seasons to recent changes in spring temperatures across Europe // Int. J. Biometeorol. 2003. Vol. 47. P. 113–115.
- Folch J., Lees M., Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226, N 1. P. 497–509.

Heslop-Harrison J. Pollen-stigma interaction and cross-incompatibility in the grasses // *Science*. 1982. Vol. 215, N 4538. P. 1358–1364.

Jamieson G. R. GLC identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids // *J. Chromat. Sci.* 1975. Vol. 13. P. 491–497.

Laadi M. Regional variations in the pollen seasons of *Betula* in Burgundy: two models for predicting the start of the pollination // *Aerobiologia*. 2001. Vol. 17. P. 247–254.

Los D. A., Murata N. Structure and expression of fatty acid desaturases // *Biochim. Biophys Acta*. 1998. Vol. 1394. P. 3–15.

Lyons J. M., Wheaton T. A., Pratt H. K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants // *Plant Physiol.* 1964. Vol. 39, N 2. P. 262–268.

Marsh J. B., Weinstein D. B. Simple charring method for determination of lipids // *J. Lipid Res.* 1966. Vol. 7, N 4. P. 574–579.

Shivanna K. R. Recognition and rejection phenomena during pollen-pistil interaction // *Proc. Indian Acad. Sci. B88*, N 2. Part 2. 1979. P. 115–141.

Simola L. K., Koskimies-Soininen K. Comparison of Glycolipids and Plastids in Callus Cells and Leaves of *Alnus* and *Betula* // *Plant and Cell Physiol.* 1984. N 25 (8). P. 1329–1340.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

рук. группы биотехнологии воспроизводства древесных растений, вед. науч. сотр., д. б. н.

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 768160

Серебрякова Оксана Сергеевна

аспирант

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: 531521@mail.ru

Ильинова Мария Казимировна

старший научный сотрудник, к. б. н.

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: iljinova@krc.karelia.ru

Vetchinnikova, Lidia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 768160

Serebryakova, Oksana

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: 531521@mail.ru

Ilyinova, Maria

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: iljinova@krc.karelia.ru