

УДК 577.115.3:582.632.1

## **ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ЛИПИДОВ И ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ОТДЕЛЬНЫХ ФРАКЦИЙ В ЖЕНСКИХ СЕРЕЖКАХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH)**

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

*Институт леса Карельского научного центра РАН*

Впервые исследован жирнокислотный состав отдельных фракций липидов женских сережек *Betula pendula* Roth в соответствии с фазами их весенне-летнего развития. Установлено, что до опыления в пестичных цветках нейтральные липиды превышали содержание фосфо- и гликолипидов почти в два раза, при этом во всех фракциях отмечали накопление насыщенных жирных кислот. После оплодотворения активизация метаболических процессов в женских сережках березы повислой сопровождалась увеличением фосфо- и гликолипидов на фоне повышения доли ненасыщенных жирных кислот, преимущественно за счет моно- и/или диеновых.

**Ключевые слова:** *Betula pendula* Roth, женские сережки, нейтральные липиды, гликолипиды, фосфолипиды, жирные кислоты.

### **L. V. Vetchinnikova, O. S. Serebryakova, M. K. Ilyinova. DYNAMICS OF THE LIPID CONTENT AND THE FATTY ACID COMPOSITION OF SOME LIPID FRACTIONS IN FEMALE CATKINS OF *BETULA PENDULA* ROTH**

The fatty acid composition of some lipid fractions in female catkins of *Betula pendula* Roth was studied for the first time by the phases of their spring and summer development. We found that pistillate flowers prior to pollination contained nearly twice more neutral lipids than phospho- and glycolipids, and accumulation of saturated fatty acids was observed in all other fractions. The activation of metabolic processes in female catkins following pollination was accompanied by a rise in phospho- and glycolipids simultaneously with an increase in the proportion of unsaturated fatty acids, mainly owing to mono- and/or diene acids.

**Key words:** *Betula pendula* Roth, female catkins, neutral lipids, glycolipids, phospholipids, fatty acids.

### **Введение**

Важным этапом развития растительного организма является переход от вегетативного роста к формированию репродуктивной сферы, от которой во многом зависит устойчивость видов во времени, их выживание, поддержание численности, сохранение и расширение ареалов

[Юсуфов, 1972]. Несмотря на то что цветок является наиболее уязвимым органом для воздействия неблагоприятных факторов окружающей среды, многими авторами показано, что способность к заложению генеративных органов у травянистых растений, имеющих сельскохозяйственное значение, возникает только при участии пониженных температур (яровизация) на фоне

определенного фотопериода (фотопериодизм) [Полевой, 1989; Кузнецов, Дмитриева, 2006].

Как известно, в процессе формирования генеративных органов происходит усиленный синтез нуклеиновых кислот, изменяется гормональный статус, а также состав синтезируемых белков, повышается активность ферментов и т. п. [Peoples et al., 1985; Schaffer, Petreikov, 1997; Bonome et al., 2011; Famiani, 2012 и др.]. Гораздо хуже изучены метаболические изменения в липидном обмене, хотя многократно показано, что у высших растений устойчивость к неблагоприятным факторам среды обеспечивается наличием полиненасыщенных жирных кислот в структуре мембранных липидов [Родионов, 1983; Войников, 2011 и др.]. Однако в отношении репродуктивных органов растений, особенно древесных, подобного рода данные практически отсутствуют.

В связи с этим целью нашей работы явилось изучение динамики жирнокислотного состава различных фракций липидов, содержащихся в женских сережках *Betula pendula* Roth в разные фазы их весенне-летнего развития в условиях южной части Республики Карелия.

## Материалы и методы

Основными объектами изучения были 30–40-летние деревья березы повислой *Betula pendula* Roth, произрастающие на экспериментальных участках, расположенных в зеленой зоне г. Петрозаводска (61° 79' с. ш., 34° 35' в. д.). Материалом для исследования служили женские сережки, сбор которых проводили в соответствии с фазами их развития [Корчагина, 1973; Кайгородова, 1975; Каледя, 1982, 1985; Полевой, 1989] в весенне-летний период (с мая по июль): I фаза – рецептивный период пестичных цветков, II фаза – опыление, оплодотворение и рост зародыша за счет деления клеток, III – рост зародыша за счет растяжения клеток, IV – созревание семян.

Экстракцию липидов из тканей осуществляли 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). В качестве колонки служили стеклянные пипетки Пастера, предназначенные для капельного дозирования. Фракции липидов извлекали последовательно следующими растворителями: нейтральные липиды – хлороформом, гликолипиды – ацетоном, фосфолипиды – метанолом. Метилловые эфиры жирных

кислот (ЖК) получали путем переэтерификации липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида и анализировали на газо-жидкостном хроматографе «Хроматэк – Кристалл 5000 М.1» (Йошкар-Ола, Россия) с использованием капиллярной колонки HP-INNOWAX (30 м x 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 и логарифмических индексов. 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). Количественное определение жирных кислот проводили методом внутреннего стандарта (маргариновая кислота). Коэффициент ненасыщенности (К) жирных кислот определяли как отношение суммы ненасыщенных кислот к сумме насыщенных. Индекс двойной связи (ИДС), характеризующий степень ненасыщенности липидов, рассчитывали по методу Лайонса и др. [Lyons et al., 1964]:  $ИДС = (М + 2xD + 3xТр) / 100$ .

Математическую обработку данных осуществляли общепринятыми методами статистики с использованием пакета программ Microsoft Excel [Ивантер, Коросов, 2003]. В таблицах и рисунках 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

Результаты исследований показали, что в женских сережках березы повислой содержалось значительное количество суммарных липидов, однако их величина менялась в соответствии с фазой развития растений (табл. 1). Наименьшая концентрация суммарных липидов была обнаружена в рецептивный период пестичных цветков (фаза I) и соответствовала по значениям зрелым листовым пластинкам, которые были объектом нашего изучения в предыдущие годы [Шуляковская и др., 2004]. После оплодотворения (фаза II) к началу роста зародыша (фаза III) количество суммарных липидов увеличивалось. По всей вероятности,

женские сережки в этот период выступали доминирующим центром, аттрагирующее действие которого резко возрастало в связи с развитием зародыша [Полевой, 1989]. Одновременно с притоком ассимилятов происходило использование липидов на построение новых тканей и органов, о чем свидетельствовало некоторое понижение концентрации суммарных липидов в период созревании семян (фаза IV).

Таблица 1. Содержание суммарных липидов (мг/г сухого вещества) в женских сережках березы повислой в весенне-летний период развития

| Фаза развития женской сережки                                        | Содержание суммарных липидов |
|----------------------------------------------------------------------|------------------------------|
| I – рецептивное состояние пестичных цветков                          | 126 ± 3,5                    |
| II – опыление, оплодотворение и рост зародыша за счет деления клеток | 134 ± 5,8                    |
| III – рост зародыша за счет растяжения клеток                        | 214 ± 2,3                    |
| IV – созревание семян                                                | 194 ± 8,1                    |

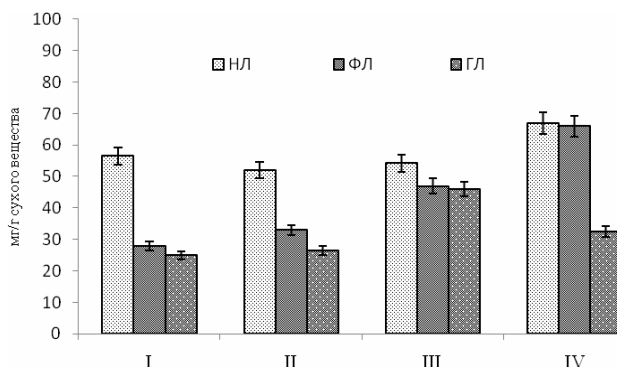


Рис. 1. Динамика содержания нейтральных (НЛ), фосфо- (ФЛ) и гликолипидов (ГЛ) в женских сережках березы повислой в весенне-летний период развития

По горизонтали – фазы развития женских сережек березы: I фаза – рецептивный период пестичных цветков, II фаза – оплодотворение и рост зародыша за счет деления клеток, III – рост зародыша за счет растяжения клеток, IV – созревание семян

По составу суммарные липиды женских сережек березы повислой были представлены как нейтральными (НЛ), так и полярными – фосфо- (ФЛ) и гликолипидами (ГЛ). Сравнительный анализ показал, что практически во все изученные фазы развития содержание нейтральных липидов было выше по сравнению с фосфо- и гликолипидами (рис. 1). Наибольшие различия наблюдали в фазу рецептивного состояния пестичных цветков (фаза I), когда нейтральные липиды превышали как фосфо-, так и гликолипиды почти в два раза. После оплодотворения обнаружено устойчивое увеличение количества полярных липидов, что, вероятно, объясняется быстрым ростом

тканей и активацией образования мембран новых клеточных структур зародыша (рис. 1: фаза III). Содержание фосфолипидов и гликолипидов по значениям почти совпадало, однако к фазе созревания семян (рис. 1: фаза IV) синтез фосфолипидов значительно усилился и их величина сравнялась с нейтральными липидами, превысив значения гликолипидов в два раза.

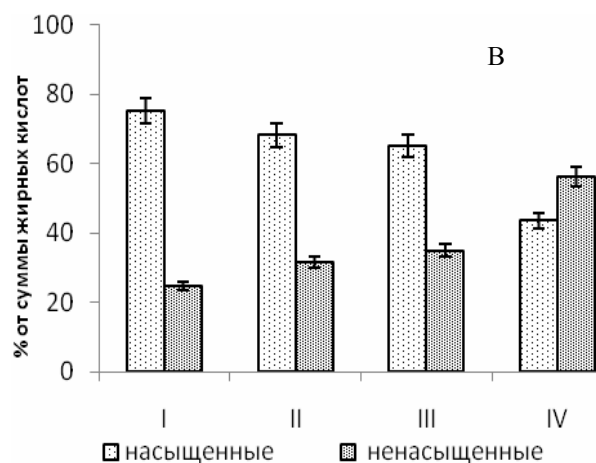
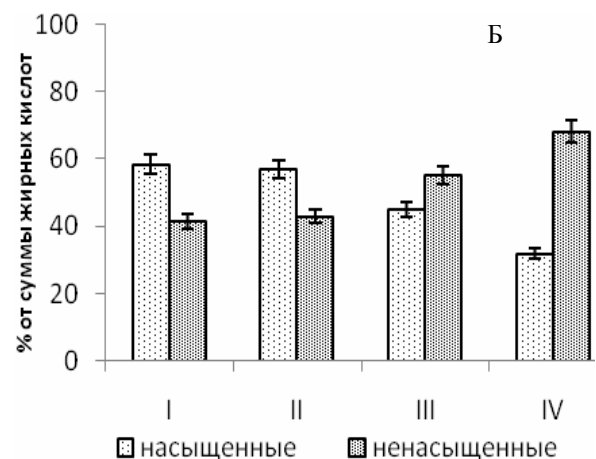
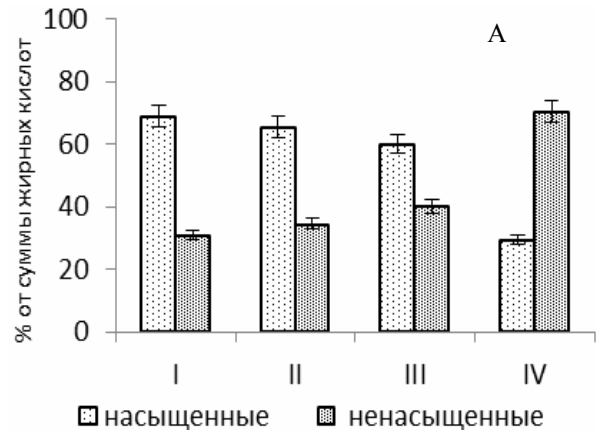


Рис. 2. Динамика содержания насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в нейтральных (А), фосфо- (Б) и гликолипидах (В) женских сережек березы повислой в весенне-летний период развития

На основании полученных данных было показано, что в период подготовки пестичных цветков к оплодотворению во всех фракциях липидов насыщенные жирные кислоты преобладали над ненасыщенными (рис. 2: А, Б, В, фаза I). Особенно заметно это проявилось во фракции гликолипидов, в которых доля насыщенных жирных кислот составляла 75 % и в три раза превышала сумму ненасыщенных (рис. 2: В, фаза I). Отсюда следует, что до наступления периода оплодотворения в пестичных цветках березы происходило накопление насыщенных жирных кислот. По всей вероятности, это связано с тем, что пестичные цветки, как и пыльца [Ветчинникова и др., 2012], к моменту оплодотворения имеют низкую физиологическую активность. В дальнейшем, после попадания пыльцы на рыльце пестика, насыщенные жирные кислоты, по всей вероятности, выполняют субстратную и/или энергетическую роль, а также участвуют в синтезе веществ, обеспечивающих процессы оплодотворения и дальнейшего формирования зиготы [Heslop-Harrison, 1982; Кузнецов, Дмитриева, 2006].

Согласно нашим данным, после оплодотворения с формированием зародыша в женских сережках березы повислой во всех фракциях липидов происходила активизация метаболических процессов, которая сопровождалась значительным увеличением уровня ненасыщенных жирных кислот (рис. 2: А, Б, В, фаза IV). Особенно заметно это проявилось в нейтральных и фосфолипидах, где их доля превысила сумму насыщенных жирных кислот более чем в два раза (рис. 2: А, Б, фаза IV).

Коэффициент ненасыщенности липидов (К) у березы повислой в пестичных цветках (фаза I) в целом варьировал от 0,33 (в гликолипидах) до 0,71 (в фосфолипидах) (табл. 2). В дальнейшем жирнокислотный состав значительно изменился, и к периоду созревания семян во всех фракциях липидов значения К увеличились не менее чем в три раза и достигли максимальных величин (около 2,4) в нейтральной фракции (табл. 2: фаза IV).

Таблица 2. Коэффициент ненасыщенности (К) и индекс двойной связи (ИДС) отдельных фракций липидов в женских сережках

| Фаза развития                                                        | К    |      |      | ИДС  |      |      |
|----------------------------------------------------------------------|------|------|------|------|------|------|
|                                                                      | НЛ   | ФЛ   | ГЛ   | НЛ   | ФЛ   | ГЛ   |
| I – рецептивное состояние пестичных цветков                          | 0,45 | 0,71 | 0,33 | 0,57 | 0,73 | 0,37 |
| II – опыление, оплодотворение и рост зародыша за счет деления клеток | 0,46 | 0,76 | 0,46 | 0,57 | 0,77 | 0,55 |
| III – рост зародыша за счет растяжения клеток                        | 0,68 | 1,25 | 0,54 | 0,73 | 0,95 | 0,56 |
| IV – созревание семян                                                | 2,37 | 2,15 | 1,29 | 1,29 | 1,2  | 1,01 |

Наиболее полно степень ненасыщенности липидов и уровень изменения метаболизма жирнокислотного состава генеративных органов на разных стадиях развития характеризует индекс двойных связей (ИДС), поскольку он отражает не только сумму ненасыщенных жирных кислот, но и число двойных связей. В связи с этим величина ИДС не всегда совпадает со значениями коэффициента ненасыщенности. Например, в женских сережках по мере роста и развития зародыша (фазы I–III) во всех фракциях значения ИДС оказались несколько выше по сравнению с величиной К (табл. 2), однако к периоду созревания семян наблюдалась обратная картина: уровень К был почти в два раза выше по сравнению с ИДС. По всей вероятности, это связано как с физиологическими особенностями развития генеративных органов, так и с механизмами адаптации меристематических тканей цветков к действию отрицательных или низких положительных температур, которые часто наблюдаются в Карелии в весенне-летний период.

Анализ жирнокислотного состава отдельных фракций липидов женских сережек березы повислой показал следующее (табл. 3). Основным уровнем насыщенных жирных кислот во всех фракциях определяла пальмитиновая кислота  $C_{16:0}$ . Максимальное ее количество наблюдали во фракции фосфолипидов. В нейтральных и гликолипидах состав насыщенных жирных кислот был разнообразнее: кроме пальмитиновой почти 40 % в сумме составили стеариновая  $C_{18:0}$ , арахидиновая  $C_{20:0}$  и бегеновая  $C_{22:0}$  жирные кислоты (табл. 3).

Таблица 3. Концентрация насыщенных жирных кислот (средние данные по всем фазам) по фракциям в женских сережках березы повислой (в % от их суммы)

| Жирные кислоты | Фракции липидов |            |            |
|----------------|-----------------|------------|------------|
|                | НЛ              | ФЛ         | ГЛ         |
| 16:0           | 57,1 ± 5,2      | 88,2 ± 5,9 | 63,7 ± 6,0 |
| 18:0           | 12,1 ± 0,6      | 6,9 ± 0,2  | 11,3 ± 0,7 |
| 20:0           | 17,9 ± 1,8      | 1,9 ± 0,1  | 12,2 ± 1,1 |
| 22:0           | 12,9 ± 1,5      | 2,9 ± 0,3  | 12,9 ± 0,8 |

Примечание. 16:0 – пальмитиновая, 18:0 – стеариновая, 20:0 – арахидиновая, 22:0 – бегеновая

Существенные различия между фракциями липидов женских сережек выявлены в соотношении моно-, ди- и триеновых жирных кислот (рис. 3: А, Б, В). Так, в нейтральных липидах на всех этапах развития женских сережек доминирующими группами среди ненасыщенных жирных кислот были диеновые (от 60 до 80 % от суммы ЖК) (рис. 3: А). Триеновые жирные кислоты (до 11 %) были зафиксированы в пестичных цветках (до опыления) и на ранних этапах формирования зародыша, т. е. в период наиболее низких положительных (или отрица-

тельных) температур в весенний период. Моноеновые в нейтральных липидах равномерно присутствовали (около 20 % от суммы ЖК) на всех этапах развития женских генеративных органов с небольшим превышением (до 30 % от суммы ЖК) в период рецептивного состояния пестичных цветков (рис. 3: фаза I).

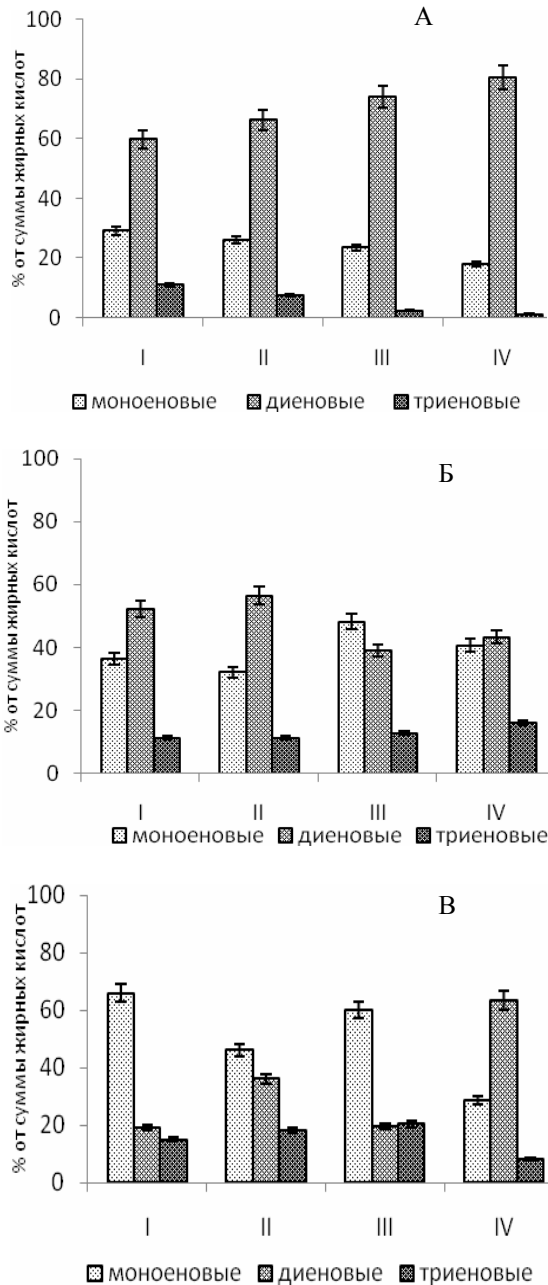


Рис. 3. Соотношение моно-, ди- и триеновых жирных кислот в нейтральных (А), фосфо- (Б) и гликолипидах (В) женских сережек березы повислой на разных фазах их развития

В фосфолипиде на первых этапах развития (I и II фазы) в женских сережках преобладали диеновые (около 55 % от суммы ЖК) и моноено-

вые (около 35 % от суммы ЖК) жирные кислоты (рис. 3: Б). Повышение температуры воздуха к началу лета вызвало гидрогенизацию двойных связей, в результате развитие зародыша сопровождалось снижением содержания диеновых жирных кислот в структуре фосфолипидов (фаза III): количество моно- и диеновых практически сравнялось. Следует отметить небольшое, но стабильное присутствие триеновых жирных кислот (около 12 % от суммы ЖК) во фракции фосфолипидов в период от рецептивного состояния пестичных цветков до созревания семян.

В гликолипидах в трех из четырех изученных фаз развития женских сережек наблюдали преимущественное содержание моноеновых (от 46 до 66 % от суммы ЖК) жирных кислот по сравнению с диеновыми (от 19 до 36 % от суммы ЖК) (рис. 3: В). Триеновые жирные кислоты здесь составили около 15 % от суммы ЖК. Однако на этапе созревания семян в гликолипидах отмечен обратный процесс: повышение диеновых жирных кислот (более 60 % от суммы ЖК) на фоне снижения моно- и триеновых.

Ненасыщенные жирные кислоты в женских сережках березы повислой содержали преимущественно 18 атомов углерода в цепи, различающихся по количеству и положению двойных связей (табл. 4). Концентрация олеиновой и линолевой жирных кислот была выше по сравнению с линоленовой, но их соотношение несколько различалось в зависимости от фракции липидов и фазы развития женских сережек. Так, в нейтральных липидах доминировала линолевая кислота (табл. 4), а в фосфо- и особенно в гликолипидах преобладание линолевой над олеиновой было минимальным (не более чем в 1,3 раза).

Таблица 4. Концентрация ненасыщенных жирных кислот (средние данные по всем фазам) по фракциям в женских сережках березы повислой (в % от их суммы)

| Жирные кислоты | Береза повислая |            |            |
|----------------|-----------------|------------|------------|
|                | НЛ              | ФЛ         | ГЛ         |
| 16:1 (n-7)     | 2,5 ± 0,1       | 5,4 ± 0,2  | 10,3 ± 1,1 |
| 18:1 (n-9)     | 20,4 ± 1,0      | 34,6 ± 4,1 | 35,4 ± 1,6 |
| 18:2 (n-6)     | 72,5 ± 5,2      | 46,8 ± 5,0 | 40,0 ± 4,1 |
| 18:3 (n-3)     | 2,6 ± 0,5       | 13,2 ± 1,4 | 14,3 ± 0,7 |

Примечание. 16:1 – пальмитолеиновая, 18:1 – олеиновая, 18:2 – линолевая, 18:3 – линоленовая

Различия, обнаруженные в содержании олеиновой кислоты ( $C_{18:1}$ ) в отдельных фракциях липидов, по всей вероятности, обусловлены функциональным состоянием мембран [Лось, 2005] женских сережек березы повислой на разных этапах их развития, поскольку данная кислота является субстратом для синтеза ди- и триеновых (линолевой и линоленовой) жирных кислот. Например, максимальные количества

олеиновой кислоты были обнаружены во фракции гликолипидов (рис. 4: В), где до опыления она достигала более 50 % от суммы  $C_{18}$  жирных кислот. И это неслучайно, поскольку образование олеиновой кислоты у растений активно происходит в строме хлоропластов [Лось, 2001]. Во фракции нейтральных и фосфолипидов на этом этапе развития женских сережек олеиновая кислота составила около 30 % (рис. 4: А, Б).

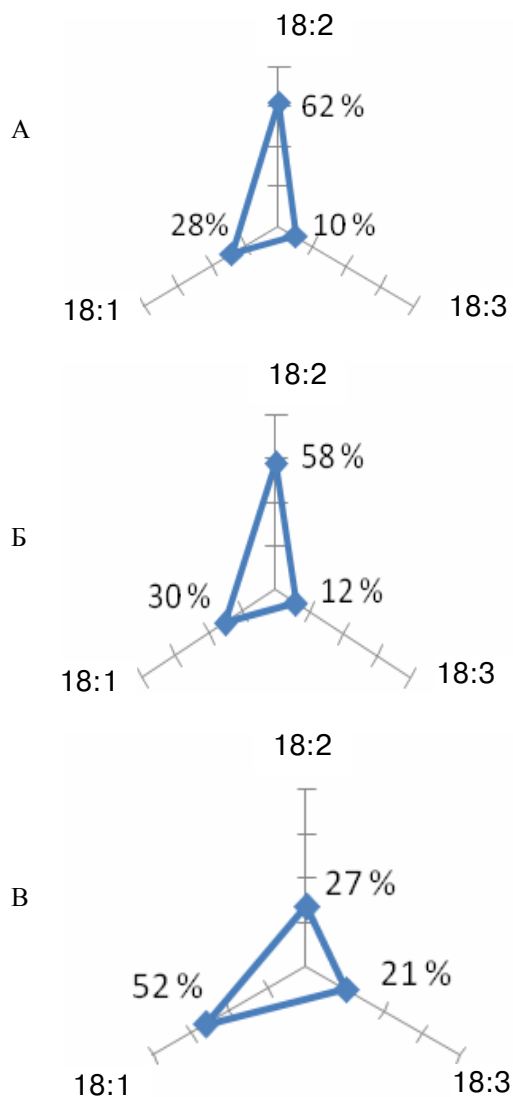


Рис. 4. Соотношение (в %) олеиновой ( $C_{18:1}$ ), линолевой ( $C_{18:2}$ ) и линоленовой ( $C_{18:3}$ ) жирных кислот в нейтральных (А), фосфо- (Б) и гликолипидах (В) женских соцветий березы повислой до опыления

В фосфолипидах пестичных цветков (фаза I) преобладали линолевая (около 60 % от суммы ЖК) и олеиновая (около 30 % от суммы ЖК) жирные кислоты (рис. 4: Б). Повышение температуры воздуха к началу лета вызвало гидрогенизацию двойных связей жирных кислот, в результате созревание зародыша сопровожда-

лось снижением содержания диеновых жирных кислот в структуре фосфолипидов: количество олеиновой и линолевой жирных кислот практически сравнялось (рис. 5: Б).

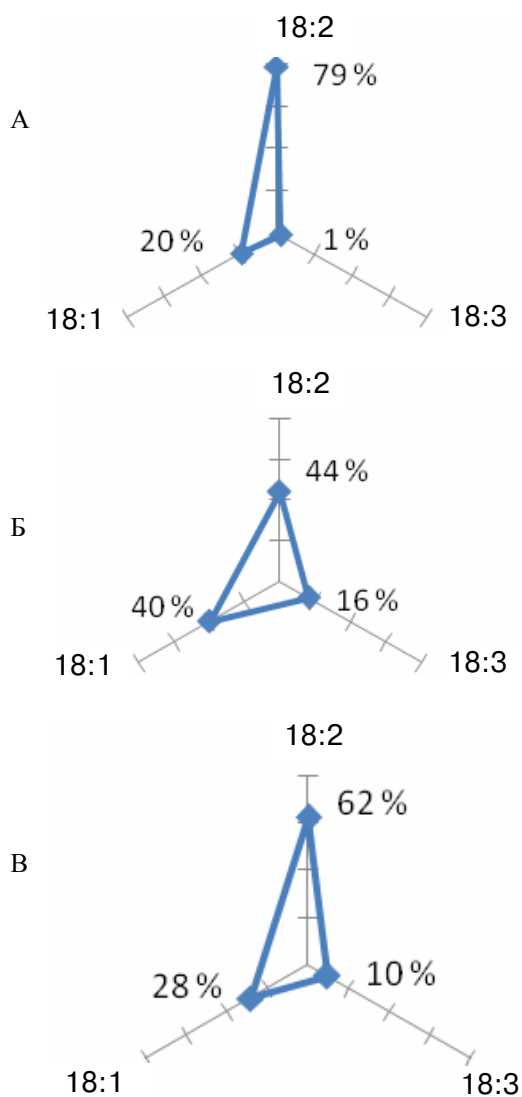


Рис. 5. Соотношение (в %) олеиновой ( $C_{18:1}$ ), линолевой ( $C_{18:2}$ ) и линоленовой ( $C_{18:3}$ ) жирных кислот в нейтральных (А), фосфо- (Б) и гликолипидах (В) женских соцветий березы повислой на стадии созревания семян

Снижение доли олеиновой кислоты в нейтральных и гликолипидах пестичных цветков по мере их трансформации в плоды свидетельствует о повышении активности ацил-липидных  $\omega 6$  и  $\omega 3$  мембранных десатураз, ответственных за введение в углеводородную цепь жирных кислот второй и третьей двойной связи. В результате к фазе созревания семян в нейтральных и гликолипидах олеиновая кислота не накапливалась, а превращалась в линолевую (рис. 5: А, В), количество которой увеличилось на 17 и 35 % соответственно.

Таким образом, женские сережки березы повислой *Betula pendula* Roth. в условиях южной части Республики Карелия в весенне-летний период характеризовались довольно высоким содержанием липидов, представленных как нейтральными липидами, так и полярными (фосфо- и гликолипидами), однако их количество менялось в соответствии с фазами развития генеративных органов. До опыления в женских пестичных цветках происходило накопление насыщенных жирных кислот. По всей вероятности, это связано с тем, что пестичные цветки, как и пыльца [Ветчинникова и др., 2012], к моменту оплодотворения имеют низкую физиологическую активность. После оплодотворения формирование зародыша сопровождалось активизацией метаболических процессов, связанных с увеличением уровня ненасыщенных жирных кислот, содержащих преимущественно 18 атомов углерода в цепи с различным числом и положением двойных связей. Во всех фракциях содержание олеиновой и линолевой кислоты было выше по сравнению с линоленовой, но их соотношение несколько различалось в зависимости от фракции липидов и фазы развития женской сережки.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

## Литература

- Ветчинникова Л. В., Серебрякова О. С., Ильинова М. К. Жирнокислотный состав липидов пыльцы основных представителей рода *Betula* L. // Труды КарНЦ РАН. Серия «Экспериментальная биология». Петрозаводск. 2012. Вып. 2. С. 56–62.
- Войников В. К. Митохондрии растений при температурном стрессе. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео». 2011. 163 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ. 2003. 304 с.
- Кайгородова М. С. Экология цветения и опыления *Betula nana* L. на Полярном Урале // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 10. С. 1466–1470.
- Каледа В. М. Биология плодоношения березы в условиях Новосибирской области // В кн.: Плодоношение лесных пород Сибири. Новосибирск: Наука. 1982. С. 117–129.
- Каледа В. М. Биология плодоношения березы повислой (*Betula pendula* Roth) в лесостепных районах Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1985. 20 с.
- Корчагина И. А. Особенности морфогенеза цветка *Betulaceae* // Ботанический журнал. Т. 58, № 7. 1973. С. 1037–1043.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высш. шк., 2006. 742 с.
- Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. Т. 41. 2001. С. 161–198.
- Лось Д. А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений // Вестник РАН. Т. 75, № 4. 2005. С. 338–345.
- Полевой В. В. Физиология растений. 1989. Москва: Высшая школа. 464 с.
- Родионов В. С. Изменения в мембранных липидах растений при пониженных температурах // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск: изд-во КФ АН СССР, 1983. С. 4–68.
- Шуляковская Т. А., Ветчинникова Л. В., Канючкова Г. К., Ильинова М. К. Содержание липидов и жирнокислотный состав их фракций в различные фазы развития почек и листьев *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. // Раст. ресурсы. 2004. Т. 40, вып. 1. С. 69–75.
- Юсуфов А. Г. Значение вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 393–399.
- Bonome L., Moreira S., Oliveira L., Sotero A. Metabolism of carbohydrates during the development of seeds of the Brazilian rubber tree [*Hevea brasiliensis* (Willd. Ex ADR. De Juss) Muell.-Arg.] // Acta Physiologica Plantarum. 2011. Vol. 33. Is. 1. P. 211–219.
- Famiani F., Casulli V., Baldicchi A. et al. Development and metabolism of the fruit and seed of the Japanese plum Ozark premier (*Rosaceae*) // Journal of Plant Physiology. 2012. Vol. 169. Is. 6. P. 551–560.
- 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.
- 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.
- Peoples M. B., Atkins C. A., Pate J. S., Murray D. R. Nitrogen Nutrition and Metabolic Interconversions of Nitrogenous Solutes in Developing Cowpea Fruits // Plant Physiol. 1985. Vol. 77. P. 382–388.
- Schaffer A. A., Petreikov M. Sucrose-to-Starch Metabolism in Tomato Fruit Undergoing Transient Starch Accumulation // Plant Physiol. 1997. Vol. 113 (3): 739–746.

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Ветчинникова Лидия Васильевна**

рук. группы биотехнологии  
воспроизводства древесных растений,  
ведущий научный сотрудник, 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**

старший биолог  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: 531521@mail.ru

### **Ильинова Мария Казимировна**

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, Lidiya**

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