

УДК 577.115.3:582.632.1

## **ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ МУЖСКИХ СОЦВЕТИЙ *BETULA PENDULA* ROTH В ПЕРИОД ВЕСЕННЕГО РАЗВИТИЯ**

**О. С. Серебрякова, Л. В. Ветчинникова**

*Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия*

Показано, что смена фенологической фазы развития *Betula pendula* Roth в весенний период сопровождается значительными изменениями в жирнокислотном составе отдельных фракций липидов в мужских соцветиях. Так, в начальную фазу их цветения (освобождение от наружного покрова), когда наблюдается возврат низких положительных или отрицательных температур, сумма ненасыщенных жирных кислот преобладает над насыщенными во всех фракциях, и особенно в мембранных липидах, где ненасыщенные превышают насыщенные вдвое. По мере накопления положительных температур, к фазе разрыхления тычиночных соцветий, наоборот, происходит накопление насыщенных жирных кислот в запасных (нейтральных) липидах (до 70 % и выше от суммы жирных кислот) и в гликолипидах (до 50 % и выше от суммы жирных кислот). При этом в фосфолипидах отмечено устойчивое соотношение между жирными кислотами в сторону ненасыщенных, и в большей степени – линолевой кислоты (до 65 % и выше от суммы жирных кислот) независимо от фазы развития мужских соцветий. Установлено, что в гликолипидах у березы повислой преобладает линоленовая кислота (до 50 % от суммы жирных кислот и выше). Высказано предположение, что в весенний период в липидном обмене мужских соцветий у березы повислой реализуются две взаимосвязанные стратегии, направленные, с одной стороны, на успешное прохождение этапа цветения и формирование фертильной пыльцы, а с другой – на предохранение мужского гаметофита от воздействия возвратных весенних заморозков, которые часто наблюдаются в конце апреля – начале мая в границах ее ареала.

**Ключевые слова:** *Betula pendula* Roth; мужские соцветия; погодно-климатические условия; нейтральные липиды; гликолипиды; фосфолипиды; жирные кислоты.

### **O. S. Serebryakova, L. V. Vetchinnikova. LIPID FATTY ACID COMPOSITION IN MALE INFLORESCENCES OF *BETULA PENDULA* ROTH IN SPRING**

It is demonstrated that the phenological phase transition in *Betula pendula* Roth in spring is accompanied by substantial changes in the fatty acid composition of some lipid fractions in male inflorescences. Thus, at the beginning of their flowering (shedding of outer cover), when low positive or negative temperatures returned, total unsaturated fatty acids (FA) prevailed over saturated FA in all lipid fractions, especially in membrane lipids, where the content of unsaturated fatty acids was double that of saturated FA. As positive temperatures piled up and the plant was in the phase of staminate inflorescence loosening, there was, on the contrary, an accumulation of saturated fatty acids in storage (neutral) lipids (up to 70 % of total fatty acids or more) and glycolipids (up to 50 % of total fatty ac-

ids or more). In phospholipids, on the other hand, the ratio of fatty acids was steadily in favor of unsaturated FA, chiefly linoleic acid (up to 65 % of total fatty acids or more), irrespective of the phase of male inflorescence development. Glycolipids in silver birch were dominated by linolenic acid (50 % of total fatty acids and more). It is hypothesized that two interrelated strategies are realized in the lipid metabolism of silver birch male inflorescence in spring, targeted at successful progress through the flowering phase and formation of fertile pollen, on the one hand, and at safeguarding the male hametophyte against spring frosts, which often return in the species range in late April – early May, on the other.

**Key words:** *Betula pendula* Roth; male inflorescences; weather and climatic conditions; neutral lipids; glycolipids; phospholipids; fatty acids.

## Введение

Ответственным этапом в развитии растительного организма является переход от вегетативного роста к формированию генеративной сферы, от которой во многом зависит устойчивость видов во времени, их выживание, поддержание численности, сохранение и расширение ареалов [Юсуфов, 1972]. Береза, как известно, относится к однодомным раздельно-полюм анемофильным древесным породам. В генеративную фазу она вступает примерно к 8–10 годам. Вместе с тем на этапе генеративного развития наблюдается неравномерное плодоношение: высокоурожайные годы чередуются с годами средне- и слабоурожайными. Кроме того, у березы широко распространено явление партенокарпии, которое приводит к образованию «пустых» семян и значительному снижению урожая. Даже в год обильного плодоношения количество «пустых» семян у березы может варьировать от 10 до 97 %, в среднем около 60 % [Махнев, 1978; Каледа, 1982; Некрасова, 1983; Погиба, Погиба, 2006]. К возможным причинам таких событий одни авторы относят недостаток пыльцы в воздухе вследствие, например, несовпадения сроков рецептивного состояния женских цветков с пылением мужских [Sarvas, 1952; Каледа, 1984 и др.], другие – снижение жизнеспособности пыльцы под действием неблагоприятных погодных условий в период цветения [Мауринь, 1967; Каледа, 1984; Третьякова, Носкова, 2004; Николаевская и др., 2009 и др.].

Основным лимитирующим фактором, определяющим развитие генеративных органов в весенний период, является температура, поскольку раскрытие мужских соцветий у березы происходит до начала распускания листьев весной или одновременно с их распусканием. Раскрытие пыльников обычно носит волнообразный характер: вылет единичных пыльцевых зерен происходит при накоплении суммы эффективных температур, составляющей не менее 3 % от среднегодовой суммы, а максималь-

ное пыление – при достижении 5–6 % [Фролова, 1956; Некрасова, 1983; Каледа, 1984; Rousi, Heinonen, 2007; Niemistö et al., 2008; Hawkins, Dhar, 2012; Пардаева и др., 2017]. Продолжительность рецептивного периода у женских цветков березы, когда рыльца пестиков способны воспринимать пыльцу, составляет около 5–7 дней. При неблагоприятных для опыления погодных условиях оплодотворение будет ограниченным, а качество урожая семян – низким.

Как известно, в процессе формирования генеративных органов происходят значительные изменения в обмене веществ, которые активно изучаются на травянистых и плодовых растениях [Schaffer, Petreikov, 1997; Bonome et al., 2011; Famiani et al., 2012 и др.]. У ряда лиственных древесных растений, в отличие от большинства из них, цветение происходит до начала распускания листьев (или одновременно с их распусканием), и их физиолого-биохимические особенности до сих пор остаются слабоизученными. В частности, практически открытыми являются вопросы липидного обмена, хотя именно липиды, будучи важнейшим элементом клеточных мембран, во многом определяют их реакцию на воздействие внешних факторов среды [Войников, 2011; Любушкина и др., 2013; Лось, 2014; Романова и др., 2016 и др.], в том числе и в период цветения. Некоторые особенности жирнокислотного состава липидов женских сережек березы изучены нами ранее [Ветчинникова и др., 2013].

Учитывая вышеизложенное, целью данной работы было изучение динамики содержания и жирнокислотного состава разных фракций липидов в мужских соцветиях *Betula pendula* Roth в разные фазы их весеннего развития в условиях Карелии.

## Материалы и методы

Основными объектами изучения были средневозрастные 30–40-летние деревья березы повислой *Betula pendula* Roth, произрастаю-

Таблица 1. Содержание разных фракций липидов (мг/г сухого вещества) в мужских соцветиях березы повислой в весенний период развития

Table 1. Content of different fractions of lipids (mg/g dry matter) in male inflorescences of the *Betula pendula* Roth in the spring period of development

Фаза весеннего развития мужских соцветий Spring development phase of male inflorescences	Длина мужского соцветия (мм) Male inflorescence length (mm)	Фракции липидов Fraction of lipids		
		НЛ NL	ФЛ PL	ГЛ GL
I – освобождение от наружного покрова I – release from the outer cover	23,2 ± 2,1	59,7 ± 2,4	32,8 ± 1,3	55,3 ± 3,0
II – разрыхление II – loosening of male earrings	35,2 ± 2,6	84,4 ± 2,1	44,1 ± 2,6	80,9 ± 1,8
III – вскрывание пыльников III – opening of anthers	41,7 ± 2,8	110,6 ± 3,4	48,8 ± 2,0	63,1 ± 2,3

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: НЛ – нейтральные липиды; ФЛ – фосфолипиды; ГЛ – гликолипиды.

Note. Here and in Tab. 2 and 3: NL – neutral lipids; PL – phospholipids; GL – glycolipids.

щие на экспериментальных участках Института леса Карельского научного центра РАН, расположенных на Агробиологической станции Карельского научного центра РАН на окраине г. Петрозаводска (61°79' с. ш., 34°35' в. д.). Материалом для исследований служили мужские соцветия (сережки), сбор которых осуществляли индивидуально с модельных деревьев в соответствии с фазами их весеннего развития: I фаза – освобождение от наружного покрова, II фаза – разрыхление, III фаза – вскрывание пыльников [Кайгородова, 1975; Каледа, 1984], которые в последнее десятилетие в Карелии наблюдались в 1-й декаде мая. В дальнейшем отцветшие мужские (тычиночные) соцветия подсыхают и, как правило, спустя 1–2 недели (в зависимости от погодных условий) опадают, изредка оставаясь на дереве до осени или дольше. Заметим, что в год проведения исследований (2009), в отличие, например, от предыдущего (2008), в условиях Карелии цветение у березы повислой было довольно обильным, а доля морфологически зрелой (потенциально фертильной) пыльцы составляла 87 %.

Экстракцию липидов из тканей соцветий осуществляли смесью хлороформа и метанола в соотношении 2:1. Суммарное количество липидов определяли весовым методом, а разделение на фракции – методом колоночной хроматографии. Фракции липидов (с использованием пипеток Пастера длиной 145 мм) извлекали последовательно следующими растворителями: нейтральные липиды (НЛ) – хлороформом, гликолипиды (ГЛ) – ацетоном, фосфолипиды (ФЛ) – метанолом [Simola, Koskimies-Soininen, 1984]. Метилловые эфиры жирных кислот получали в результате переэтерификации липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида и анализировали на газожидкостном хроматографе «Хроматэк-Кристалл 5000.1» (Йошкар-

Ола, Россия) с использованием капиллярной колонки HP-INNOWAX (50 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), сопоставлением эквивалентной длины цепи экспериментально полученных компонентов с известными данными [Сиймер и др., 1971], а также библиотекой масс-спектров FAME library. Вычисляли содержание индивидуальных жирных кислот и их групп, объединенных по числу двойных связей в углеродной цепочке: моноеновые, диеновые, триеновые. Коэффициент ненасыщенности (U/S) (или отношение ненасыщенных жирных кислот (U) к насыщенным (S)) и индекс двойной связи, или Double bond index (DBI), рассчитывали по формулам, предложенным Лайонсом и др. [Lyons et al., 1964].

Математическую обработку данных осуществляли с помощью общепринятых методов статистики с использованием пакета программ Microsoft Excel. В таблицах и рисунках приведены средние арифметические значения трех и более независимых экспериментов и их стандартные ошибки.

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

## Результаты и обсуждение

Согласно полученным данным, концентрация липидов в мужских соцветиях березы повислой варьировала от 32,8 до 110,6 мг/г

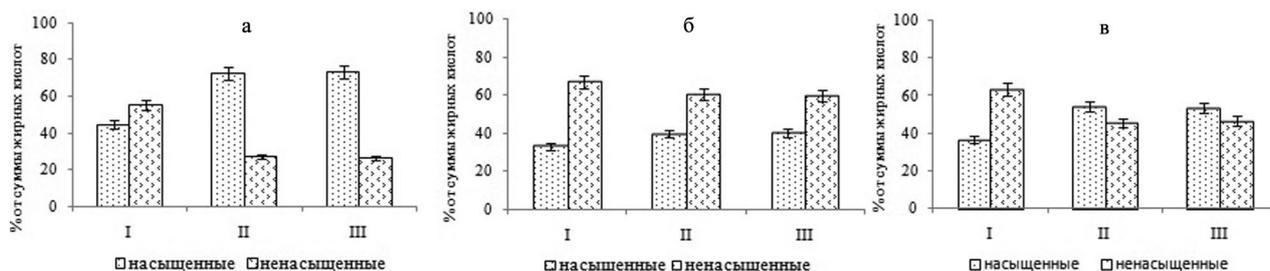


Рис. 1. Динамика содержания насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в нейтральных (а), фосфо- (б) и гликолипидах (в) мужских соцветий березы повислой в весенний период развития. Здесь и на рис. 2, 3 – фазы развития мужских соцветий: I – освобождение от наружного покрова, II – разрыхление, III – вскрывание пыльников

Fig. 1. Dynamics of the content of saturated and unsaturated fatty acids in neutral (а), phospholipids (б) and glycolipids (в) of male inflorescences of the *Betula pendula* Roth inflorescences during their spring development. Here and on Fig. 2, 3 – phases of male inflorescences development: I – release from the outer cover, II – loosening, III – opening of anthers

сухого вещества в зависимости от фазы развития растений в весенний период и их локализации: мембранные (фосфо-, гликолипиды) или запасные (нейтральные) (табл. 1). В частности, к началу подготовки цветения в фазу освобождения от наружного покрова концентрация суммарных липидов в мужских соцветиях была наименьшей и по средним значениям вдвое уступала женским соцветиям в период их рецептивного состояния [Ветчинникова и др., 2013], но была выше по сравнению с тканями ствола [Piispanen, Saranpää, 2002]. В дальнейшем количество липидов увеличилось во всех фракциях, и наиболее заметно – в нейтральных (в 2 раза). Следует отметить, что в период подготовки к цветению мужские соцветия за счет их разрыхления увеличились в длину почти вдвое (см. табл. 1). По всей вероятности, генеративные органы в этот период выступали доминирующим центром, аттрагирующее действие которого резко возрастало в процессе их весеннего развития. Одновременно с притоком ассимилятов происходило и их использование, о чем свидетельствовало, к примеру, снижение концентрации гликолипидов в мужских соцветиях к фазе вскрывания пыльников. Количество фосфолипидов было вдвое меньше по сравнению с нейтральными липидами, но по значениям они также проявили тенденцию к увеличению по мере весеннего развития растений.

Сопоставление полученных данных свидетельствует, что в период подготовки мужских соцветий к цветению (фаза освобождения от наружного покрова), т. е. в период наиболее низких положительных (или отрицательных) температур воздуха в весенний период, во всех фракциях липидов ненасыщенные жирные кислоты преобладали над насыщенными (рис. 1, фаза I). Наиболее ярко это проявилось

во фракции фосфо- и гликолипидов, в которых доля ненасыщенных жирных кислот составила более 60 % и почти вдвое превышала сумму насыщенных (см. рис. 1, б, в, фаза I). Согласно утверждениям ряда авторов [Алаудинова, Миронов, 2009; Алаудинова, 2011], возврат низких температур в весенний период может вызвать изменение жирнокислотного состава липидов, влекущее за собой физическое изменение состояния гидрофобного мембранного матрикса. В связи с этим можно предположить, что накопление ненасыщенных жирных кислот в тычиночных соцветиях свидетельствует о включении биохимических механизмов их адаптации к изменениям погодных условий, наблюдаемым в ранневесенний период.

В дальнейшем, по мере накопления суммы положительных температур, жирнокислотный состав тычиночных соцветий березы повислой значительно изменился, и к их разрыхлению (II фаза развития) во фракции нейтральных липидов доля насыщенных жирных кислот возросла в 1,7 раза и составила более 70 %, а ненасыщенных – уменьшилась почти вдвое (см. рис. 1, а, фаза II и III). Отличительной особенностью фосфолипидов явилась устойчивость в соотношении жирных кислот в сторону ненасыщенных, несмотря на некоторое повышение доли насыщенных жирных кислот ко времени вскрывания пыльников (см. рис. 1, б, фаза II и III). В гликолипидах наблюдалось относительное выравнивание доли ненасыщенных и насыщенных жирных кислот с преобладанием последних не более чем на 10 % (см. рис. 1, в, фаза II и III). По значениям эти данные соответствуют жирнокислотному составу липидов в женских сережках, зафиксированному в период от рецептивного периода развития цветков до их оплодотворения [Ветчинникова и др., 2013].

Таблица 2. Доля насыщенных жирных кислот по фракциям липидов в мужских соцветиях березы повислой, в % от их суммы (средние данные)

Table 2. Proportion of saturated fatty acids in the fractions of lipids in the male inflorescences of the *Betula pendula* Roth (in % of their amount) (average data)

Жирные кислоты Fatty acids	Фаза развития мужских соцветий Phase of male inflorescences development					
	освобождение от наружного покрова release from the outer cover			разрыхление и вскрывание пыльников loosening and opening of anthers		
	Фракции липидов Fraction of lipids					
	НЛ NL	ФЛ PL	ГЛ GL	НЛ NL	ФЛ PL	ГЛ GL
Пальмитиновая C <sub>16:0</sub> Palmitic C <sub>16:0</sub>	21,3 ± 1,6	28,5 ± 1,9	20,2 ± 1,2	39,8 ± 1,3	32,3 ± 0,9	29,2 ± 1,6
Стеариновая C <sub>18:0</sub> Stearic C <sub>18:0</sub>	7,2 ± 0,8	1,9 ± 0,1	4,5 ± 0,4	4,0 ± 0,2	2,7 ± 0,2	3,9 ± 0,4
Арахидовая C <sub>20:0</sub> Arachidic C <sub>20:0</sub>	11,0 ± 0,9	1,2 ± 0,2	5,5 ± 0,5	13,5 ± 0,4	1,0 ± 0,1	9,4 ± 0,9
Бегеновая C <sub>22:0</sub> Behenic C <sub>22:0</sub>	5,1 ± 0,7	1,3 ± 0,2	6,5 ± 0,5	15,3 ± 0,6	3,5 ± 0,1	11,8 ± 1,0

Во всех фракциях липидов среди насыщенных жирных кислот основной была пальмитиновая кислота (C<sub>16:0</sub>) (табл. 2). В весенний период она устойчиво накапливалась в фосфолипидах (около 30 % от суммы жирных кислот) независимо от фазы развития соцветий. В глико- и особенно в нейтральных липидах состав насыщенных жирных кислот был разнообразнее: кроме пальмитиновой кислоты более 30 % в сумме составили стеариновая (C<sub>18:0</sub>), арахидовая (C<sub>20:0</sub>) и бегеновая (C<sub>22:0</sub>) жирные кислоты (см. табл. 2). Причем к началу вскрывания пыльников в липидах мужских соцветий доля пальмитиновой кислоты увеличилась в нейтральных липидах вдвое и достигла 40 % от суммы жирных кислот, а в гликолипидах – в 1,5 раза, что составило 30 % от суммы жирных кислот. Следует также отметить существенное увеличение в этот период доли бегеновой жирной кислоты в нейтральных и гликолипидах (15,3 и 11,8 % от суммы жирных кислот соответственно), тогда как в фосфолипидах она не превышала 3,5 %.

Показано, что к моменту цветения березы повислой в мужских соцветиях значительно снизилось соотношение U/S. Так, во фракции гликолипидов его значения уменьшились вдвое, а в нейтральных липидах даже в 3 раза (табл. 3). По всей вероятности, пыльцевые зерна, сформировавшиеся в мужских соцветиях ко времени их разрыхления, имеют низкую физиологическую активность, а мембраны находятся в состоянии геля и практически не функционируют [Лось, 2005]. В дальнейшем, после попадания пыльцы на рыльце пестика насыщенные жирные кислоты выполняют субстрат-

Таблица 3. Коэффициент ненасыщенности (U/S) и индекс двойной связи (DBI) отдельных фракций липидов в мужских соцветиях березы повислой

Table 3. Unsaturation coefficient (U/S) and double bond index (DBI) of individual lipid fractions in male inflorescences of the *Betula pendula* Roth

Фаза развития мужских соцветий Phase of male inflorescences development	U/S			DBI		
	НЛ NL	ФЛ FL	ГЛ GL	НЛ NL	ФЛ FL	ГЛ GL
I – освобождение от наружного покрова I – release from the outer cover	1,2	2,0	1,7	1,2	1,6	1,5
II – разрыхление II – loosening	0,4	1,5	0,8	0,6	1,3	1,0
III – вскрывание пыльников III – opening of anthers	0,4	1,5	0,9	0,5	1,3	1,1

ную и/или энергетическую роль, обеспечивая рост пыльцевой трубки и микрогаметогенез, который у березы происходит после опыления [Некрасова, 1983]. Активизация метаболических процессов может усиливаться и в связи с развитием зиготы [Shivanna, 1979; Heslop-Harrison, 1982].

В фосфолипидах тычиночных соцветий также наблюдали снижение U/S, но оно носило слабовыраженный характер, и в результате ненасыщенные жирные кислоты сохранили доминирующие позиции (см. табл. 3). Обнаруженная устойчивость в накоплении ненасыщенных жирных кислот, вероятно, способствовала поддержанию физиологического состояния мужского гаметофита в течение длительного периода, поскольку тычиночные цветки, как правило, формируются раньше пестичных,

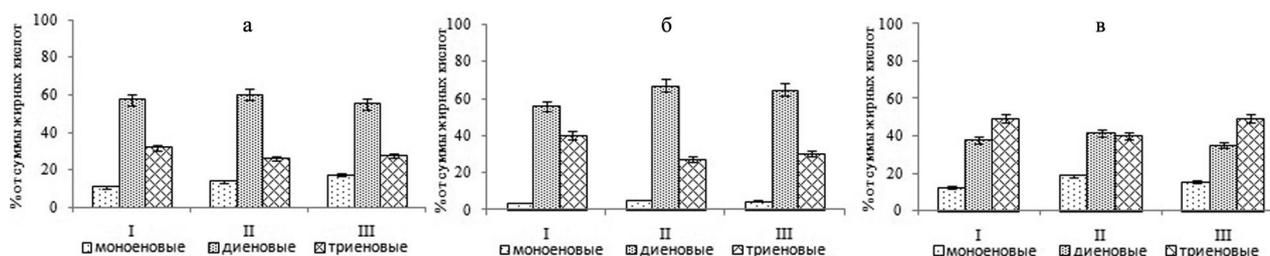


Рис. 2. Соотношение моно-, ди- и триеновых жирных кислот (в % от суммы жирных кислот) в нейтральных (а), фосфо- (б) и гликолипидах (в) мужских соцветий березы повислой в период их весеннего развития

Fig. 2. Ratio of mono-, di- and trienoic fatty acids (% of total fatty acids) in neutral (а), phospholipids (б) and glycolipids (в) of male inflorescences of the *Betula pendula* Roth with powdered acid during their spring development

а от момента опыления до оплодотворения у березы, как и у многих других представителей сем. *Betulaceae*, проходит около месяца [Некрасова, 1983]. Наряду с этим в весенний период (с фазы освобождения мужских соцветий от наружного покрова до вскрывания пыльников) отмечено существенное уменьшение значений U/S и DBI (см. табл. 3), что, по всей вероятности, обусловлено заметным повышением среднесуточных температур воздуха.

Согласно полученным данным, в весенний период в разных фракциях липидов мужских соцветий заметные различия выявлены в соотношении моно-, ди- и триеновых жирных кислот (рис. 2). В частности, в нейтральных и фосфолипиды устойчиво преобладали диеновые жирные кислоты (от 55 до 65 % от суммы жирных кислот соответственно) и триеновые (от 26 до 32 % от суммы жирных кислот соответственно) независимо от фазы весеннего развития мужских соцветий. Во фракции гликолипидов, напротив, зафиксировали преимущественное накопление триеновых (от 40 до 50 % от суммы жирных кислот) и диеновых (от 35 до 40 % от суммы жирных кислот). Моноеновые жирные кислоты (в основном олеиновая) присутствовали во всех фракциях липидов на всех этапах развития мужских соцветий, но их доля в нейтральных и гликолипидах составила от 11 до 19 % (от суммы жирных кислот), а в фосфолипидах – не более 5 %. По всей вероятности, такое относительно устойчивое соотношение отдельных групп ненасыщенных жирных кислот может свидетельствовать о сохранении физиологической роли липидов в поддержании гомеостаза клеток и тканей мужских соцветий в период их весеннего развития.

Ненасыщенные жирные кислоты в липидах мужских соцветий содержали преимущественно 18 атомов в углеродной цепочке и различались по количеству и положению двойных

связей. Так, во фракции нейтральных и фосфолипидов преобладала линолевая кислота (60 % и более от суммы жирных кислот), которая, кроме того, имела тенденцию к повышению в период от начала цветения мужских соцветий ко времени высыпания пыльцы из пыльников (II и III фазы), что особенно ярко было выражено во фракции фосфолипидов (рис. 3, а). Отличительной особенностью гликолипидов явилось высокое содержание линоленовой жирной кислоты (до 50 % и выше) (рис. 3, б), которая, по всей вероятности, не только предохраняет клетки мембран от холодового повреждения, но и является необходимым компонентом фотосинтетического аппарата. Она способствует уменьшению вязкости липидного бислоя тилакоидной мембраны, способствуя возрастанию скорости электронного транспорта в хлоропластах [Тихонов, 1999]. Более того, у березы из-за отсутствия листьев в период цветения в оптимизации фотосинтетической деятельности участвуют хлоропласты, содержащиеся в мужских соцветиях и придающие им зеленую окраску.

Различия, обнаруженные в содержании олеиновой кислоты ( $C_{18:1}$ ) в отдельных фракциях липидов, по всей вероятности, обусловлены также функциональным состоянием мембран [Лось, 2005], поскольку данная кислота является субстратом для синтеза ди- и триеновых (линолевой и линоленовой) жирных кислот. Преобладание олеиновой кислоты во фракции гликолипидов (см. рис. 3, б) неслучайно, поскольку ее образование у растений происходит в строме хлоропластов [Лось, 2014]. Снижение вдвое доли олеиновой кислоты в гликолипидах к моменту освобождения пыльников свидетельствует о повышении активности ацил-липидной  $\omega 3$  десатуразы, определяющей введение в углеводородную цепь жирных кислот третьей двойной связи, которое сопровождается увеличением линоленовой кислоты более чем на 10 % (см. рис. 3, б).

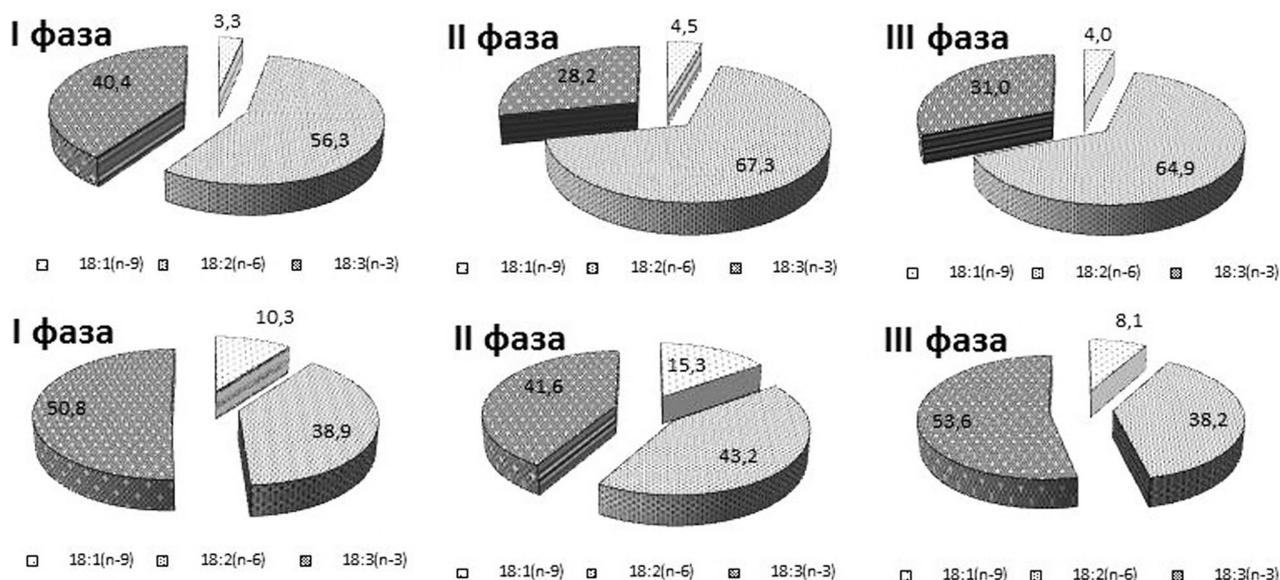


Рис. 3. Соотношение олеиновой ( $C_{18:1}$ ), линолевой ( $C_{18:2}$ ) и линоленовой ( $C_{18:3}$ ) жирных кислот (в % от суммы жирных кислот) в фосфо- (а) и гликолипидах (б) мужских соцветий березы повислой в разные фазы их весеннего развития

Fig. 3. Ratio of oleic ( $C_{18:1}$ ), linoleic ( $C_{18:2}$ ) and linolenic ( $C_{18:3}$ ) fatty acids (% of total fatty acids) in phospholipids (a) and glycolipids (б) of male inflorescences of the *Betula pendula* Roth in different phases of their spring development

Согласно результатам проведенных исследований, выявлена важная и незаменимая роль липидов в процессе развития мужских соцветий березы повислой в весенний период. При этом показано, что липиды в них используются не только как важные структурные элементы и энергетический ресурс для формирования мужского гаметофита, но и для его защиты от воздействия неблагоприятных погодных условий в весенний период.

### Заключение

Сравнительный анализ динамики содержания и жирнокислотного состава разных фракций липидов в мужских соцветиях березы повислой *Betula pendula* Roth показал, что в начальную фазу их цветения (освобождения от наружного покрова) сумма ненасыщенных жирных кислот вдвое превышает насыщенные, особенно во фракциях глико- и фосфолипидов, что свидетельствует о включении первичных биохимических механизмов адаптации тычиночных соцветий к возврату низких положительных или отрицательных температур в весенний период. В процессе дальнейшего развития мужских соцветий насыщенные жирные кислоты, накапливаемые преимущественно во фракции нейтральных липидов (более 70 % от суммы жирных кислот), по-видимому, выполняют субстратную и/или энергетическую роль, обеспечивая жизнеспособность пыльце-

вых зерен в период их свободного существования до момента попадания на рыльце пестика женских цветков. Устойчивое преобладание диеновых жирных кислот в фосфолипидах (около 65 % от суммы жирных кислот) позволяет сохранить текучесть мембран мужского гаметофита на его физиологически необходимом уровне до начала оплодотворения. Отличительной особенностью гликолипидов мужских соцветий, содержащих хлоропласты, является повышенное содержание линоленовой кислоты (до 50 % от суммы жирных кислот и выше), которая, по всей вероятности, является необходимым компонентом в оптимизации слабо-выраженной фотосинтетической деятельности в период цветения березы, происходящего до начала процесса формирования фотосинтезирующей ткани листовой пластинки или одновременно с ним. Не исключено также, что содержание липидов и их жирнокислотный состав могут влиять на скорость опадения мужских соцветий после цветения. Так, в отдельные годы, вероятно, в случае недостатка энергетических запасов на формирование отделяющего слоя, мужские сережки не опадают, а только засыхают, оставаясь на деревьях до осени, а иногда и дольше.

На основании полученных результатов можно предположить, что в липидном обмене стратегия развития мужских соцветий березы повислой *Betula pendula* Roth в весенний период направлена, с одной стороны, на успешное

прохождение этапа цветения и формирование фертильной пыльцы, а с другой – на предохранение мужского гаметофита от воздействия возвратных весенних заморозков, которые часто наблюдаются в конце апреля – начале мая как в Карелии, так и на других территориях в границах ее ареала. Проведенные исследования позволили установить роль липидов в осуществлении данной стратегии.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0220-2017-0003).*

## Литература

- Алаудинова Е. В.* Экологические особенности низкотемпературной адаптации лесообразующих хвойных видов Сибири: структурно-химические изменения меристем почек: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2011. 36 с.
- Алаудинова Е. В., Миронов П. В.* Липиды меристем лесообразующих хвойных пород Центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2009. № 2. С. 71–76.
- Ветчинникова Л. В., Серебрякова О. С., Ильинова М. К.* Динамика содержания липидов и жирнокислотного состава отдельных фракций в женских сережках березы повислой *Betula pendula* Roth // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 3. С. 74–81.
- Войников В. К.* Митохондрии растений при температурном стрессе. Новосибирск: Гео, 2011. 163 с.
- Кайгородова М. С.* Экология цветения и опыления *Betula pana* L. на Полярном Урале // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 10. С. 1466–1470.
- Каледа В. М.* Биология плодоношения березы в условиях Новосибирской области // 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, 1984. 20 с.
- Лось Д. А.* Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений // Вестник РАН. Т. 75, № 4. 2005. С. 338–345.
- Лось Д. А.* Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 372 с.
- Любушкина И. В., Кириченко К. А., Грабельных О. И., Побежимова Т. П., Федяева А. В., Степанов А. В., Войников В. К.* Роль изменений жирнокислотного состава клеток в процессе повышения морозоустойчивости суспензионной культуры озимой пшеницы // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. 2013. No. 4. P. 220–229.
- Мауринь А. М.* Семеношение древесных экзотов в Латвийской ССР. Рига: Звайгзне, 1967. 207 с.
- Махнев А. К.* Внутривидовая изменчивость уральских берез по биологическим свойствам семян // Структура популяций и устойчивость растений на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. С. 11–62.
- Некрасова Т. П.* Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 169 с.
- Николаевская Т. С., Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Лебедева О. Н.* Изучение пыльцы у абортгенных и интродуцированных в условия Карелии представителей рода *Betula* L. // Труды КарНЦ РАН. 2009. № 9. С. 90–95.
- Пардаева Е. Ю., Машкина О. С., Попов В. Н.* Состояние генеративной сферы *Pinus sylvestris* L. по данным цитогенетического анализа в условиях изменяющегося климата на территории Воронежской области // Сиб. экол. журн. 2017. С. 313–320.
- Погиба С. П., Погиба П. А.* Особенности плодоношения карельской березы при интродукции в Московской области // Лесной вестник. 2006. № 5. С. 109–112.
- Романова И. М., Живетьева М. А., Дударева Л. В., Граскова И. А.* Динамика жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Иркутской области // Химия растительного сырья. 2016. № 2. С. 61–66. doi: 10.14258/jcrpm.201602732
- Сиймер Э. Х., Таугс О. В., Мейстер К. Э.* Рассчитанные значения ЭДЦ cis-полиеновых метилен-разделенных жирных кислот // Тр. Таллинского политех. ин-та. Серия А. 1971. № 300. С. 73–78.
- Тихонов А. Н.* Защитные механизмы фотосинтеза // Соросовский образоват. журнал. 1999. № 11. С. 16–21.
- Третьякова И. Н., Носкова Н. Е.* Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26–33.
- Фролова Г. Д.* Вопросы биологии цветения некоторых берез // Ботанический журнал. 1956. Т. 41, № 6. С. 1834–1844.
- 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 Physiologiae Plantarum. 2011. Vol. 33, iss. 1. P. 211–219. doi: 10.1007/s11738-010-0540-8
- Famiani F., Casulli V., Baldicchi A., Battistelli A., Moscatello S., Walker R. P.* Development and metabolism of the fruit and seed of the Japanese plum Ozark premier (*Rosaceae*) // Journal of Plant Physiology. 2012. Vol. 169, iss. 6. P. 551–560. doi: 10.1016/j.jplph.2011.11.020
- Hawkins Ch. D. B., Dhar A.* Spring bud phenology of *Betula papyrifera* populations in British Columbia // Scandinavian Journal of Forest Research. 2012. Vol. 27, iss. 6. P. 507–519.
- Heslop-Harrison J.* Pollen-stigma interaction and cross-incompatibility in the grasses // Science. 1982. Vol. 215, no. 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, no. 2. P. 262–268.

Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Velling P., Heräjärvi H., Verkasalo E. Koivun karvatus ja käyttö. Hämeenlinna: Karisto Oy, 2008. 254 p.

Piispanen R., Saranpää P. Neutral lipids and phospholipids in Scots pine (*Pinus sylvestris*) sapwood and heartwood // *Tree Physiology.* 2002. Vol. 22. P. 661–666. doi: 10.1093/treephys/22.9.661

Rousi M., Heinonen Ja. Temperature sum accumulation effects on within-population variation and long-term trends in date of bud burst of European white birch (*Betula pendula*) // *Tree Physiology.* 2007. Vol. 27. P. 1019–1025. doi: 10.1093/treephys/27.7.929

Sarvas R. On the flowering of birch and quality of seed crop // *Commun. Inst. Forest. Fenn. Helsinki.* 1952. Vol. 40(7). P. 1–38.

Schaffer A. A., Petreikov M. Sucrose-to-Starch Metabolism in Tomato Fruit Undergoing Transient Starch Accumulation // *Plant Physiol.* 1997. Vol. 113, no. 3. P. 739–746.

Shivanna K. R. Recognition and rejection phenomena during pollen-pistil interaction // *Proc. Indian Acad. Sci. B.* 88, no. 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. Vol. 25, no. 8. P. 1329–1340.

Поступила в редакцию 06.04.2018

## References

Alaudinova E. V. Ekologicheskie osobennosti nizkotemperaturnoi adaptatsii lesoobrazuyushchikh khvoinykh vidov Sibiri: strukturno-khimicheskie izmeneniya meristem pochek [Ecological features of low-temperature adaptation of forest-forming coniferous species in Siberia: structural and chemical changes in bud meristems]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Krasnoyarsk, 2011. 36 p.

Alaudinova E. V., Mironov P. V. Lipidy meristem lesoobrazuyushchikh khvoinykh porod Tsentralnoi Sibiri v usloviyakh nizkotemperaturnoi adaptatsii. 2. Osobennosti metabolizma zhirnykh kislot fosfolipidov meristem *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. [Lipids of forest-forming coniferous species meristems of the Central Siberia under low-temperature adaptation. 2. Features of fatty acids metabolism of *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. meristems phospholipids]. *Khimiya rastitel'nogo syria* [Chem. of Plant Raw Material]. 2009. No. 2. P. 71–76.

Frolova G. D. Voprosy biologii tsveteniya nekotorykh berez [Issues of biology of some birches flowering]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 1956. Vol. 41, no. 6. P. 1834–1844.

Kaigorodova M. S. Ekologiya tsveteniya i opyleniya *Betula nana* L. na Polyarnom Urale [Ecology of flowering and pollination of *Betula nana* L. in the Polar Urals]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 1975. Vol. 60, no. 10. P. 1466–1470.

Kaleda V. M. Biologiya plodonosheniya berezy v usloviyakh Novosibirskoi oblasti [Biology of birch fruiting in the conditions of the Novosibirsk Region]. *Plodonosheniye lesnykh porod Sibiri* [Fruiting of Forest Species of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1982. P. 117–129.

Kaleda V. M. Biologiya plodonosheniya berezy povisloi (*Betula pendula* Roth) v lesostepnykh raionakh Zapadnoi Sibiri [Biology of fruiting of the silver birch (*Betula pendula* Roth) in forest-steppe areas of Western Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Krasnoyarsk, 1984. 20 p.

Los' D. A. Molekulyarnye mekhanizmy kholodoustoichivosti rastenii [Molecular mechanisms of plant cold tolerance]. *Vestnik RAN* [Herald of the RAS]. Vol. 75, no. 4. 2005. P. 338–345.

Los' D. A. Desaturazy zhirnykh kislot [Desaturases of fatty acids]. Moscow: Nauchnyy mir, 2014. 372 p.

Lyubushkina I. V., Kirichenko K. A., Grabel'nykh O. I., Pobezhimova T. P., Fedyaeva A. V., Stepanov A. V., Voinikov V. K. Rol' izmenenii zhirnokislotojnogo sostava kletok v protsesse povysheniya morozoustoichivosti suspenzionnoi kul'tury ozimoi pshenitsy [Role of changes in cell fatty acids composition in the increasing of frost resistance of winter wheat suspension culture]. *J. of Stress Physiol. and Biochem.* 2013. No. 4. P. 220–229.

Maurin' A. M. Semenosheniye drevesnykh ekzotov v Latviiskoi SSR [Seed production of exotic forest species in the Latvian SSR]. Riga: Zvaygzne, 1967. 207 p.

Makhnev A. K. Vnutrividovaya izmenchivost' ural'skikh berez po biologicheskim svoistvam semyan [Intraspecies variability of the Urals birches by biological properties of seeds]. *Struktura populyatsii i ustoychivost' rastenii na Urale* [Structure of Plant Population and Resistance in the Urals]. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR, 1978. P. 11–62.

Nekrasova T. P. Pyl'tsa i pyl'tsevoi rezhim khvoinykh Sibiri [Pollen and pollen regime of conifers in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1983. 169 p.

Nikolaevskaya T. S., Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Lebedeva O. N. Izuchenie pyl'tsy u aborigennykh i introdutsirovannykh v usloviya Karelii predstavitelei roda *Betula* L. [Study of pollen in native and introduces *Betula* L. species in Karelia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2009. No. 9. P. 90–95.

Pardayeva E. Yu., Mashkina O. S., Popov V. N. Sostoyanie generativnoi sfery *Pinus sylvestris* L. po dannym tsitogeneticheskogo analiza v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata na territorii Voronezhskoi oblasti [State of *Pinus sylvestris* L. generative sphere according to cytogenetic analysis in changing climate conditions in the territory of Voronezh Oblast]. *Sib. ekol. zhurn.* [Contemporary Probl. of Ecol.]. 2017. No. 3. P. 313–320.

Pogiba S. P., Pogiba P. A. Osobennosti plodonosheniya karel'skoi berezy pri introduktsii v Moskovskoi oblasti [Fructification specifics of Karelian birch introduced in the Moscow Region]. *Lesnoi vestnik* [Forestry Bull.]. 2006. No. 5. P. 109–112.

Romanova I. M., Zhivet'eva M. A., Dudareva L. V., Graskova I. A. Dinamika zhirnokislotojnogo sostava i ak-

тивности ацил-липидных десатураз в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастайущей в Иркутской области [Variation of fatty acid composition and activity of acyl-lipid desaturases of *Pinus sylvestris* L. needles growing in the Irkutsk Region]. *Химия растительного сырья* [Chem. of Plant Raw Material]. 2016. No. 2. P. 61–66. doi: 10.14258/jcprm.201602732

Siimer E. Kh., Tauts O. V., Meister K. E. Рассчитанные значения ELCs для цис-полиеновых метиленразделенных жирных кислот [Calculated ELC values of cis-polyene methylene divided fatty acids]. *Тр. Таллинского политехн. ин-та. Сер. А* [Proceed. Tallin Polytech. Inst. Ser. A]. 1971. No. 300. P. 73–78.

Tikhonov A. N. Зашщитные механизмы фотосинтеза [Protection mechanisms of photosynthesis]. *Sorosovskii obrazovat. zhurn.* [Soros Educ. J.]. 1999. No. 11. P. 16–21.

Tret'yakova I. N., Noskova N. E. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса [Pollen of the Scots pine under ecological stress]. *Экология* [Russ. J. Ecol.]. 2004. No. 1. P. 26–33.

Vetchinnikova L. V., Serebryakova O. S., Ilinova M. K. Динамика содержания липидов и жирнокислотного состава отдельных фракций в женских сережках березы повислой *Betula pendula* Roth [Dynamics of the lipid content and the fatty acid composition of some lipid fractions in female catkins of *Betula pendula* Roth]. *Труды КарНТс РАН* [Trans. KarRC RAS]. 2013. No. 3. P. 74–81.

Voinikov V. K. Митохондрии растений при температурном стрессе [Mitochondria of plants under temperature stress]. Novosibirsk: Geo, 2011. 163 p.

Yusufov A. G. Значение вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений [Role of vegetative reproduction in progressive plant evolution]. *Закономерности прогрессивной эволюции* [Patterns of Progressive Evolution]. Leningrad, 1972. P. 393–399.

Bonome L., Moreira S., Oliveira L., Sotero A. Метаболизм углеводов во время развития семян бразильского каучуконосного дерева (*Hevea brasiliensis* (Willd. Ex ADR. De Juss.) Muell.-Arg.). *Acta Physiologicae Plantarum*. 2011. Vol. 33, iss. 1. P. 211–219. doi: 10.1007/s11738-010-0540-8

Famiani F., Casulli V., Baldicchi A., Battistelli A., Moscatello S., Walker R. P. Development and me-

tabolism of the fruit and seed of the Japanese plum Ozark premier (*Rosaceae*). *Journal of Plant Physiology*. 2012. Vol. 169, iss. 6. P. 551–560. doi: 10.1016/j.jplph.2011.11.020

Hawkins Ch. D. B., Dhar A. Spring bud phenology of *Betula papyrifera* populations in British Columbia. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2012. Vol. 27, iss. 6. P. 507–519.

Heslop-Harrison J. Pollen-stigma interaction and cross-incompatibility in the grasses. *Science*. 1982. Vol. 215, no. 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, no. 2. P. 262–268.

Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Velling P., Heräjärvi H., Verkasalo E. Koivun karvatus ja käyttö. Hämeenlinna: Karisto Oy, 2008. 254 p.

Piispänen R., Saranpää P. Neutral lipids and phospholipids in Scots pine (*Pinus sylvestris*) sapwood and heartwood. *Tree Physiology*. 2002. Vol. 22. P. 661–666. doi: 10.1093/treephys/22.9.661

Rousi M., Heinonen Ja. Temperature sum accumulation effects on within-population variation and long-term trends in date of bud burst of European white birch (*Betula pendula*). *Tree Physiology*. 2007. Vol. 27. P. 1019–1025. doi: 10.1093/treephys/27.7.929

Sarvas R. On the flowering of birch and quality of seed crop. *Commun. Inst. Forest. Fenn. Helsinki*. 1952. Vol. 40(7). P. 1–38.

Schaffer A. A., Petreikov M. Sucrose-to-Starch Metabolism in Tomato Fruit Undergoing Transient Starch Accumulation. *Plant Physiol*. 1997. Vol. 113, no. 3. P. 739–746.

Shivanna K. R. Recognition and rejection phenomena during pollen-pistil interaction. *Proc. Indian Acad. Sci. B*. 1979. Vol. 88, no. 2. Part 2. 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. Vol. 25, no. 8. P. 1329–1340.

Received April 06, 2018

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Серебрякова Оксана Сергеевна

младший научный сотрудник  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: serebro@krc.karelia.ru

### Ветчинникова Лидия Васильевна

заведующая лаб. лесных биотехнологий, д. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

## CONTRIBUTORS:

### Serebryakova, Oksana

Forest Research Institute,  
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: serebro@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