

FORMATION OF XYLEM AND PHLOEM IN CONIFEROUS

Antonova G.F.

V.N.Sukachev Institute of forest, SB RAS, Russia, Akademgorodok, Krasnoyarsk 630036, Russia, E-mail:
institute_forest@ksc.krasn.ru,

Abstract. The formation of annual increment in coniferous is started with the production of phloem sieve cells by cambium 10–20 days before the appearance xylem derivatives of cambium. Phloem formation is completed in late June in pine stem and in late July in larch simultaneously with the end of shoot growth. The maximum activity of cambium, producing phloem and xylem cells, occurs in the same time or not while development activity of those cells is always opposite. The content of metabolites within differentiating and mature phloem elements depends on both developmental stage and the layer of forming early or late wood.

The productivity of wood formation in coniferous depends on the number of cells, produced by cambium, their sizes and the amount of substances, accumulated within walls of cells during growth and development. The quality of wood has been known to depend on annual wood ring structure and in particular on the relation of early- and latewood tracheids differed by morphological parameters. The reasons of such differences are conditioned by biochemical and, as the consequence, by morphological development of tracheids walls resulted from both endogenous and exogenous factors. The processes of the production of cells by cambium, growth of their primary and development of secondary walls occur in different time and in space. That is why these processes for certain cell groups can overlap each other. So in Middle Siberia the production of cells by cambium lasts through June and July. Radial diameter growth of earlywood tracheids is mostly observed in June, latewood tracheids – in July. The development of secondary wall thickening of early wood cells occurs in June-July, latewood ones – in August – first half of September. Hydrothermal conditions of these months affect considerably morphological parameters of tracheids. But the each of the processes reacts separately on environmental factors. So the active growth of the radial diameter of tracheids and development of their wall thickness occur at both different air temperature and precipitation and these processes have their own optimum temperature outside which their activity decreases. The temperature what is favourable to cell growth influences negatively wall thickness, while the temperature, promoted maximum wall thickness, leads to tracheids with narrow radial diameter. The availability of water has significance to cell growth more than to secondary wall thickening. The differences in the parameters of tracheids of early- and latewood both in pine and larch are resulted from the reactions of endogenous processes, responsible for that, at temperature and precipitation. These processes include a physical as well as biochemical events in the course of expansion growth and secondary wall thickening. Radial cell size is conditioned by biochemical changes in walls in cambium zone and in the end of growth stage that depends mostly on water availability in the both cases. Biochemical processes being the base of wall extensibility and of cell growth include the loosening of the walls and slip of cellulose microfibrils one about other. First of all this depends not only on a destruction of cellulose-xyloglucan linkages but on the presence of low molecular weight xyloglucan that make for the exit of cells from cambium zone to cell expansion zone. Cellulose during latewood formation has been found to connect tightly with xyloglucan just in cambium zone while that is not observed in the course of early wood development. That is why the tracheids in latewood are more narrow and longer than in early wood. Tightly bonds between cellulose microfibrils and xyloglucan and an accumulation of low molecular weight fraction within cell wall of cambium zone arise at internal water stress. On the other hand the water deficit promotes to modification in the structure both of arabinogalactan and arabinogalactan proteins what resulted in strengthening of bonds with other wall polysaccharides and further with cellulose. Furthermore a water deficit decreases the amount of ascorbic acid being antioxidant that limited cell growth due to appearance of phenolic bridges between polysaccharides. All together strengthen the wall structure and restrict cell growth.

Temperature conditions affect first of all the wall thickness. With arising of temperature the biosynthesis is forced but at the same time the duration of cell wall thickening reduces what is resulted in decrease of wall thickness. The most sensitive to temperature is autolysis of cytoplasm, destroy of which limits thickening duration, while it is that affects tracheid wall thickness. There are enough substrates for wall thickness development in early and late xylem. The reasons of the differences in parameters appear to

be the time of tracheids maturation, what can be resulted from both decrease of ascorbate and increase of some phenolic acids included in a destruction of protoplast.

The deposition of pectin, arabinogalactan, the fractions of A and B hemicelluloses and cellulose in cell walls occurs with different rates at developmental stages of primary and secondary walls and in line with their participation in the formation of cell wall structure in early wood and latewood. Polysaccharides, involved in cell wall mobility (arabinogalactan, pectin substances), are principally synthesized during primary wall development. The contents of pectin substances, A and B hemicellulose fractions, linked or not with cellulose, are different before and after beginning of lignification during earlywood and latewood formation. This shows different matrix basis for the beginning of lignification. The intensity of lignin deposition gradually increases during early wood formation reaching the maximum at the last stage of tracheid maturation. In contrast, the lignin deposition rate in the course of latewood development is the highest at the outset of the process and drops towards mature cells. There were differences in the composition of alkaline oxidation products (aldehydes and phenolic acids) of lignin preparations at different developmental stages of early and late xylem. The contents of carbohydrates linked to lignin by ether and ester bonds were the highest in the first stage of lignification and greater in lignifying latewood than in earlywood. Lignins formed at the beginning of lignification of both wood layers had higher molecular weights and were more homogeneous than those at the last stage of cell differentiation. All together can be the reason for different physicochemical properties of two types of wood in both pine and larch.

ФОРМИРОВАНИЕ КСИЛЕМЫ И ФЛОЭМЫ ХВОЙНЫХ

Антонова Г.Ф.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 660036, Россия. E-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru

Продуктивность древесных растений, и хвойных в частности, определяется количеством и размером клеток, как основных структурных единиц образующейся ксилемной ткани. Именно рост и развитие клеток, и в частности их стенок, является тем центром, на который направлены все физиологические и биохимические процессы, идущие в растении, и которые служат основной ячейкой, аккумулирующей биомассу.

Формирование годичных приростов хвойных начинается с развития ситовидных клеток флоэмы, произведенных камбием в предыдущем сезоне. Деление камбиальных инициалей в сторону флоэмы отмечалось в стволах сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в Средней Сибири за 10–20 суток до появления первых ксилемных производных камбия. Активность камбия по производству элементов флоэмы и клеток ксилемы может совпадать или не совпадать в отдельные периоды сезона, что зависит от общей активности ростовых процессов под влиянием внешних факторов. В то же время интенсивность дифференциации клеток ксилемы и флоэмы всегда находится в противофазе. Образование камбием ситовидных элементов завершается в сосне в позднем июне, а в лиственнице – в позднем июле одновременно с прекращением роста побегов.

Число клеток в годичном приросте ксилемы, их морфометрические характеристики и соотношение клеток ранней и поздней древесины влияют на физико-механические свойства и, следовательно, качество формируемой древесины. Влияние внешних факторов связано с воздействием на сам процесс морфогенеза клеток через биохимические изменения их метаболизма и развития. Так, морфогенез трахеид ранней и поздней древесины проходит по одному пути – рост первичных стенок и утолщение вторичных, фактически включающих всю биомассу годичного прироста хвойных. Однако конечные характеристики ранних и поздних трахеид значительно отличаются друг от друга. Поэтому важной стороной изучения проблемы формирования древесины является выявление причинноследственных связей этапов морфогенеза трахеид с обеспечением развития клеток субстратами, а также с биохимическими изменениями в их стенках, так как структура и состав полисахаридов матрикса и их связей с целлюлозой являются решающим фактором в росте клеток и создании архитектуры стенок.

Этапы морфогенеза трахеид (образование камбием, рост первичных и развитие вторичных стенок) разделены во времени и пространстве и каждый из них требует определенное время для завершения. Длительность этого времени меняется в ходе сезона и зависит в первую очередь от внеш-

них факторов. Для отдельных групп клеток формирующегося годичного слоя стадии морфогенеза перекрывают друг друга во времени. В условиях Сибири рост радиального диаметра ранних трахеид сосны и лиственницы происходит в основном в июне, поздних трахеид – в июле. Развитие вторичных стенок ранних трахеид проходит частично в июне, но главным образом в июле, поздних – в августе- сентябре. Естественно, что гидротермические условия этих месяцев значительно влияют на параметры развивающихся клеток.

Перекрывание во времени фаз дифференциации для разных клеток годичного слоя значительно осложняет оценку влияния внешних факторов на формирование древесины. Для решения этой проблемы необходимо дифференцировать это влияние по этапам морфогенеза клеток, приводящих к образованию древесины. На основании наблюдений в течение двух сезонов за образованием, ростом и развитием трахеид в стволах сосны и лиственницы были найдены оптимальные условия, максимально благоприятные для производства клеток камбием, их росту и отложению биомассы в их стенках. Они оказались различными для каждой из стадий дифференциации. Наиболее благоприятными для роста клеток сосны и лиственницы в радиальном направлении из среднесуточных является температура 21–22°C, которая совпадает с оптимальными условиями для деления клеток. В то же время для развития вторичной стенки наиболее благоприятна температура в 15–17°C. Из дневных температур для роста клеток растяжением оптимальной является температура 26–27°C, а максимальное утолщение стенок достигается при дневной температуре воздуха 21–22°C. Выше указанных значений морфологические параметры трахеид уменьшаются. Сопоставление данных показывает, что температурные условия, благоприятные для роста клеток в радиальном направлении, вызывают снижение толщины клеточной стенки, тогда как температура, способствующая достижению максимальной толщины стенки, не позволяет получить трахеиды с большим диаметром. Кроме того, обеспеченность влагой для роста растяжением имеет большее значение, чем для развития вторичного утолщения. Существует предел в количестве осадков, выше которого, например, толщина стенки может уменьшаться.

Показателями онтогенеза клеток ксилемы хвойных, от которых зависят их морфологические параметры, являются скорость и продолжительность развития трахеид в фазах дифференциации. Но связь показателей с морфологическими параметрами трахеид различна. Радиальный размер клеток зависит от скорости развития в зоне роста растяжением, а толщина стенок прямо связана с продолжительностью развития в зоне созревания. Такое отличие обусловлено разными по природе эндогенными процессами, ответственными за развитие параметров и их активностью в ответ на изменения погодных условий. Именно разная реакция этих процессов на температуру воздуха (дневную и ночную) и количество осадков приводит к колебаниям скорости и, соответственно, продолжительности развития в зонах. При этом увеличение скорости развития параметра ведет к сокращению продолжительности развития и наоборот. Несмотря на временные колебания скорости, вызванные погодными условиями, существует общая тенденция к снижению скорости роста растяжением в ходе сезона. Скорость радиального расширения стенок ранних трахеид в 2–3 раза выше, чем поздних трахеид. В соответствии с этим радиальные размеры ранних трахеид превышают таковые поздних клеток. Скорость отложения вторичных стенок также варьирует по сезону, снижаясь в конце сезона. Продолжительность развития в зоне созревания при этом увеличивается. Развитие вторичной стенки ранних трахеид занимает меньший временной промежуток, чем поздних, длительность созревания которых колеблется от 30–35 до 50–55 суток. Толщина и площадь поперечного сечения стенок поздних трахеид, соответственно, значительно превышает эти показатели трахеид ранней древесины. Таким образом, различие во временном распределении процессов по сезону и разная реакция стадий дифференциации на температуру воздуха и влагообеспеченность лежит в основе различий морфологических показателей ранних и поздних трахеид хвойных.

Влияние факторов опосредуется генотипом. Количество ранних трахеид в годичном приросте лиственницы сибирской и сосны обыкновенной, растущих в одном древостое, зависит от сроков начала вегетации тех же пород из разных районов произрастания – как от темпов деления камбиальных инициалей, так и начала образовательных процессов. Сравнение показателей онтогенеза трахеид годичного слоя древесины лиственницы сибирской и сосны обыкновенной, растущих в одном древостое и отличающихся морфологическими параметрами, показало, что в основе этих различий

лежит разная скорость развития клеток как в зоне роста растяжением, так и в зоне отложения веществ вторичной стенки. Скорость роста растяжением трахеид лиственницы превышает таковую у сосны как при образовании ранней, так и поздней древесины. Таким образом, морфогенез клеток ксилемы сосны и лиственницы, хотя и имеет одинаковую реакцию на внешние факторы, различен по своим количественным показателям.

Различные пределы повышения температуры воздуха, благоприятные для развития первичных и вторичных стенок трахеид связаны с разными эндогенными событиями, сопровождающими развитие клеток в каждой из фаз дифференциации. Рост первичных стенок клеток связан с такими физическими свойствами, как пластичность и гидравлическая проводимость, обусловленных взаимодействием полисахаридов стенок. При развитии утолщения стенок основную роль играет доступность субстратов, их поступление к месту синтеза, что зависит от транспорта в радиальном направлении и состояния мембран. Установлено, что малая толщина стенок ранних трахеид и малый радиальный размер поздних не зависят от доступности субстрата. Как при формировании ранних, так и поздних трахеид высокая скорость первой стадии развития вторичной стенки обеспечивается более высоким уровнем субстрата.

Вдоль ряда развивающихся трахеид максимальное (в расчете на клетку) количество углеводов содержится на начальном этапе стадии развития вторичных стенок, что указывает на усиленный транспорт субстратов к месту синтеза основной биомассы стенок трахеид. Каждый из субстратов имеет свою динамику. Например, низкий уровень урсоловых кислот, субстрат для пектиновых веществ на первом этапе роста, обусловлен их расходом на синтез этих веществ, основных составляющих срединных пластинок и первичных стенок развивающихся клеток, и аскорбата – регулятора морфогенеза клеток. Высокий уровень урсоловых кислот на втором этапе роста соответствует снижению их потребления на синтез этих соединений. Поэтапно меняется содержание и состав фенолкарбоновых кислот, в частности оксикоричных, которые участвуют как в остановке роста первичных стенок (диферуловые мостики), так и лигнификации ткани. В составе метаболитов они находятся в основном в связанной форме в виде простых и сложных эфиров и на всех этапах развития трахеид в клетках поздней ксилемы их больше, чем ранней. Повышенное содержание фенолкарбоновых кислот в свободной форме (которые являются ядами для клетки) в клетках ранней ксилемы может быть причиной меньшей продолжительности развития клеток в зоне созревания, и как результат меньшей толщины их клеточных стенок.

Важным показателем активности процессов, связанных с образованием клеток камбием, их ростом, развитием и лигнификацией, является содержание аскорбиновой кислоты (АК), которая вместе с ее окисленной формой дегидроаскорбиновой кислотой (ДАК), определяет уровень окислительно-восстановительного потенциала ткани.

Существуют как общие, так и специфические особенности в развитии структуры стенок трахеид ранней и поздней ксилемы. Основная масса целлюлозы первичных стенок синтезируется на начальных этапах роста, т. е. в начале создается каркас стенки, тогда как конечная структура, придающая жесткость стенке, формируется к концу фазы роста растяжением. При этом отложение микрофибрилл целлюлозы и гемицеллюлоз на каждом из этапов этого роста идет асинхронно, что вызвано пульсирующим изменением водного потенциала клеток и их апопласта. Отложение гемицеллюлоз А и Б и их фракций, связанных и не связанных с целлюлозой, пектиновых веществ и их состава, арабиногалактана и арабиногалактановых белков, важных по функциональным свойствам компонентов, специфично для каждой стадии морфогенеза и связано как с изменением направленности синтеза, так и изменением структуры углеводных полимеров под влиянием водного стресса. Из-за изменения структуры самих гемицеллюлоз на последовательных стадиях онтогенеза трахеид меняется степень их агрегированности с целлюлозой. Именно степень такой связи влияет на развитие первичных стенок, поскольку определяет уровень ослабленности их структуры и, следовательно, начало роста стенок. Так, при формировании ранних трахеид сосны и лиственницы целлюлоза в камбиальной зоне не ассоциирована с ксилоглюканом, и их тесное взаимодействие возникает только на второй стадии роста растяжением. В период образования поздней ксилемы тесная связь целлюлозы и ксилоглюкана существует уже в камбиальной зоне. Усиление латерального связывания микрофибрилл целлюлозы и ксилоглюкана является результатом изменения молекулярной и надмо-

лекулярной структуры последнего вследствие снижения водного потенциала ткани под влиянием внешнего водного стресса. Итогом такого развития является меньший радиальный размер поздних трахеид по сравнению с ранними. Повышенное количество низкомолекулярного ксилоглюкана в камбиальной зоне и связь высокомолекулярного с целлюлозой может быть причиной большей длины поздних трахеид по сравнению с ранними, поскольку в этих условиях микрофибриллы целлюлозы скользят друг относительно друга в большей степени, чем отодвигаются в поперечном.

Основной синтез пектиновых веществ, структурных элементов срединных пластинок и первичных стенок, важных для создания структуры и морфогенеза ткани в целом, идет на стадии роста клеток растяжением, т. е. в фазе, определяющей внешний размер клеток. Снижение скорости роста сопровождается сокращением синтеза пектинов и изменением их состава, в частности, увеличением кислых пектиновых веществ. Повышение их содержания способствует укреплению структуры стенок благодаря их связям с другими углеводными полимерами. Кроме того, изменяется количество и структура арабиногалактана, гидрофильного вещества, способствующего скольжению клеток друг относительно друга, и фракций ксилоглюкана (гемицеллюлозы Б), связанных и несвязанных с целлюлозой. В поздних трахеидах связанного с целлюлозой ксилоглюкана почти в два раза больше, чем в ранних. Кроме того, при росте первичных стенок поздних трахеид почти в три раза больше фракций гемицеллюлоз А, связанных с целлюлозой. Такие различия в составе структурных полисахаридов могут быть одной из причин меньшего радиального диаметра трахеид поздней древесины по сравнению с ранней.

С началом развития вторичных стенок, аккумулирующих основную биомассу годичного прироста, и в ходе последующей лигнификации в матриксе стенок как ранних, так и поздних трахеид гемицеллюлозы ксилоглюкановых фракций продолжают увеличиваться, тогда как фракции А уменьшаются. При этом структура формирующегося матрикса стенок ранних трахеид отличается от структуры матрикса клеточных стенок поздней древесины. Так, перед лигнификацией в стенках клеток ранней ксилемы гемицеллюлозы фракций Б составляют до 70 % общего состава гемицеллюлоз, тогда как в стенках поздней ксилемы содержится практически равное количество гемицеллюлоз групп А и Б. Известно, что лигнификация начинается в среде полисахаридного геля. Если рассчитать эту основу по площади стенок трахеид, то окажется, что, например в ранней ксилеме лиственницы, она начинается после отложения 22–26 % веществ вторичных стенок, поздней ксилемы – только 9–13 %. В то же время количество целлюлозы в этой зоне ранних трахеид меньше, чем в той же зоне поздних. Такое различие обусловлено, вероятно, не только природой гемицеллюлоз, но и, по-видимому, пространственным расположением микрофибрилл целлюлозы. Это указывает на разную матричную основу, в среде которой проходит полимеризация предшественников лигнина.

Лигнификация двух слоев ксилемы годичного прироста протекает в различных условиях не только из-за разницы в матриксе стенок, но и из-за изменения содержания и состава предшественников лигнина, а также аскорбиновой кислоты, определяющей их доступность последующей дегидрогенной полимеризации. Отношение АК/ДАК меняется по-разному в ходе лигнификации ранней и поздней ксилемы. В ранней ксилеме оно падает от начала лигнификации в сторону зрелых клеток и, напротив, увеличивается в зрелой поздней ксилеме, что указывает на разный уровень окислительно-восстановительных процессов при развитии клеток этих слоев годичного прироста.

В соответствии с этим как в лиственнице, так и сосне лигнификация ранней и поздней ксилемы происходит с разной динамикой. При формировании ранней ксилемы интенсивность синтеза лигнина увеличивается постепенно, достигая максимума к концу созревания трахеид. В ходе развития поздней ксилемы наибольшее количество лигнина откладывается в самом начале лигнификации и уменьшается по мере созревания трахеид. Эти изменения коррелируют с количеством и составом оксикоричных кислот, как субстратов в синтезе монолигнолов – предшественников лигнина. Разные условия лигнификации ранней и поздней ксилемы ведут к изменению в структуре лигнина. Содержание и соотношение фенилпропановых единиц, а также связей между ними и углеводами клеточных стенок меняются по мере созревания трахеид и различны для двух типов ксилемы. Отношение синрингильных единиц к гваяцильным в лигнине ранней ксилемы увеличивается с созреванием трахеид, тогда как в лигнине поздней, напротив, уменьшается. В лигнине зрелой ранней ксилемы это отношение в два раза выше, чем поздней. На последовательных этапах лигнификации ранней и поздней ксилемы лигнины содержат также оксикоричные кислоты, соединяющиеся сложными эфир-

ными связями молекулы лигнина между собой и простыми эфирными связями его макромолекулы с полисахаридами, боковые цепочки которых состоят из остатков арабинозы, ксилозы и глюкозы. Количество углеводов и состав оксикоричных кислот меняется в ходе лигнификации.

Согласно данным гель-хроматографии, лигнин, синтезированный на первых стадиях процесса, из-за связей с полисахаридами клеточной стенки имеет повышенную молекулярную массу и более однороден, чем на последующих стадиях формирования трахеид. В ходе биосинтеза средняя молекулярная масса препаратов лигнина меняется, и дисперсность полимера возрастает. Дисперсность лигнина, выделенного из зрелой поздней ксилемы, выше, чем ранней. Он содержит фракции с высокой молекулярной массой. Возможно, часть высокомолекулярного лигнина локализована в срединной пластинке. ИК-спектры показали различие в структуре полимера ранних стадий лигнификации двух типов ксилемы с одной стороны, с другой – усиление конденсации фенилпропановых единиц по мере созревания трахеид. Данные указывают на последовательные изменения в структуре лигнина в ходе лигнификации ранней и поздней ксилемы, приводящие к гетерогенности полимера зрелой ксилемы годовичных приростов в хвойных.

THE MORPHOLOGY AND FUNCTION OF UNDERGROUND SYSTEMS OF SPECIES FROM BRAZILIAN SAVANNA

Appezettato-da-Glória B.¹; Soares A. N.¹; Silva J. M.¹; Bombo A. B.¹; Martins A. R.²; Fidelis A.³

¹Department of Biological Sciences, Escola Superior de Agricultura ‘Luiz de Queiroz’, Universidade de São Paulo, 13418-900, Piracicaba, SP, Brazil; anielcasoares@hotmail.com; aline_bbombo@hotmail.com; bagloria@esalq.usp.br

²Institute of Biology, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brazil;

³Department of Ecology, Universidade de São Paulo, 05508-900, São Paulo, Brazil;

The Brazilian Cerrado, a neotropical savanna, covers approximately 2 million km², representing about 23 % of the area of the country. This vegetation presents a wide physiognomic variation (Fig. 1): *campo limpo*, a grassland, to *cerradão*, a tall woodland. The intermediate physiognomies (*campo sujo* a shrub savanna, *campo cerrado* a savanna woodland, and *cerrado sensu stricto* a woodland) are considered ecotones of the two extremes. There are different physiognomies due to distinct factors, such as deep and well drained soils that are acidic and with high aluminum content, seasonality, with dry periods of 3–4 months, and fire [6].

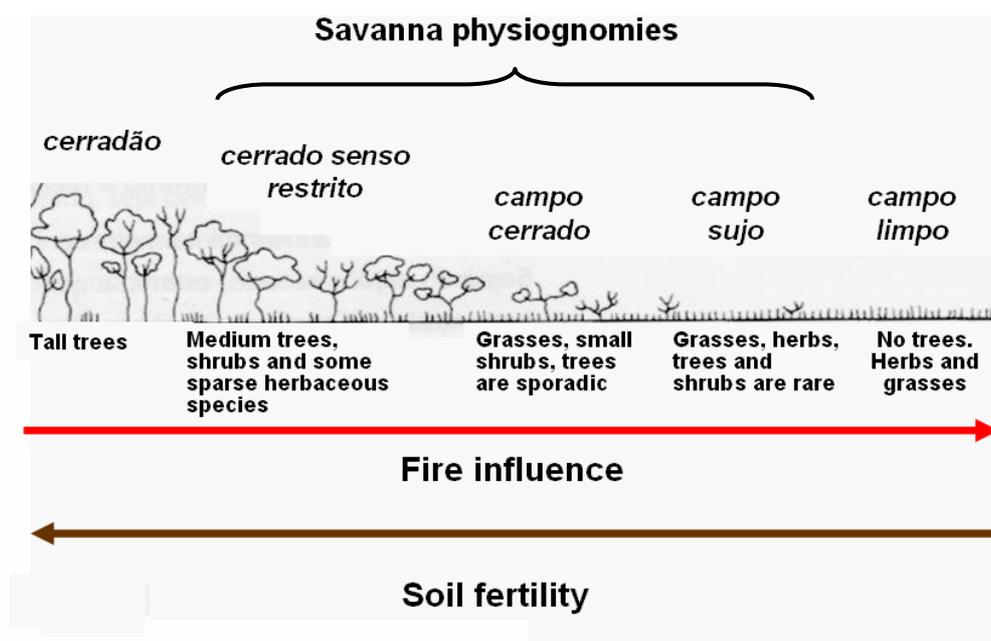


Figure 1. Influence of the fire and soil fertility in the Brazilian Cerrado physiognomies (based on Coutinho [6])