

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 09-04-01643-а, № 09-04-90735-моб_ст и № 10-04-90834-моб_ст.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барильская Л.А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботанический журнал. 1978. Т. 63. № 6. С. 805–811.
2. Барильская Л.А., Ахтио И.Т. Особенности строения коры березы карельской // Проблемы комплексного использования древесины и охраны природы. Петрозаводск. 1981. С. 4–5.
3. Кретович В.Л. Биохимия растений. М.: Высш. шк., 1986. 503 с.
4. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
5. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Рос. акад. наук, Карел. науч. центр, Ин-т леса. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
6. Новицкая Л.Л., Галибина Н.А. Транспортная и запасная формы сахаров у березы повислой (*Betula pendula* Roth) // Матер.междун.конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск, 2011.
7. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев // Физиология растений. 1986. Т. 33. № 5. С. 935–940.
8. Copeland L. Enzymes of sucrose metabolism // Methods Plant Biochem. 1990. №. 3. P. 73–85.
9. Sturm A., Tang G-Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning // Trends Plant Sci. 1999. №. 4. P. 401–407.
10. Xu D.-P., Sung S.-J. S., Loboda T., Kormanik P. P., and Black C. C. Characterization of sucrolysis via the uridine diphosphate and pyrophosphate-dependent sucrose synthase pathway // Plant Physiol. 1989. Vol. 90. P. 635–642.
11. Winter H., Huber U. Regulation of sucrose metabolism in higher plants: localization and regulation of activity of key enzymes // Crit Rev. Plant Sci. 2000. Vol. 19. P. 31–67.

BIOCHEMICAL AND STRUCTURAL FEATURES OF TREES OF GENUS *BETULA* AT INITIAL STAGES OF ITS ONTOGENY

Galibina N.A., Sofronova I.N.

Forest Research Institute of Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, E-mail: ngalibina@sampo.ru

Abstract. On two-year-old seedling plants of genus *Betula* it is shown, that a silver birch and a downy birch already at early stages ontogeny, differ among themselves on strategy of distribution metabolite. At silver birches of both forms the bulk of assimilates are directed toward trunk tissues to satisfy cambial growth demands. Formation of conducting system goes on a background of the high metabolic status. At a usual silver birch accumulation of carbohydrates results in formation of thick-walled vessels of xylem with strong lignified cellular walls. At the Karelian birch intensive accumulation of saccharose in phloem can break cambial activity, resulting in the future to formation of structural anomalies of wood. At a downy birch the attracting cent of photoassimilate the crone is fluffy. Accumulation of carbohydrates in leaves can lead to decrease in intensity of photosynthesis and as consequence to reduction of intensity of transpiration and water-conductivity of xylem. In result, in a trunk are formed less lignified cells of xylem, in comparison with a silver birch.

БИОХИМИЧЕСКИЕ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ РОДА *BETULA* L. НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

Галибина Н.А., Софронова И.Н.

Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пушкинская 11, 185910, Факс: (8142)768160, тел. (8142)768160, E-mail: ngalibina@sampo.ru

Весь жизненный цикл древесных растений, делится на большое количество качественно различающихся, с характерными морфологическими особенностями периодов – этапы онтогенеза: эмбриональный, ювенильный, имматурный, виргинильный, зрелости, старости. Ювениль-

ный, имматурный, виргинильный периоды составляют период молодости растений – это период, когда происходит заложение, рост и развитие вегетативных органов. Известно, что общие изменения возникают на основе свойственного данному виду растения генетически обусловленного хода жизненных процессов в онтогенезе, но они могут существенно изменяться под влиянием внешних условий. Многолетние исследования представителей рода *Betula* L. показали, что повышение уровня сахарозы в проводящей флоэме приводит к нарушению деятельности камбия и формированию в этих зонах аномальных по строению проводящих тканей [5]. Именно на ранних этапах онтогенеза ярко проявляется роль компетенции, т. е. готовности специфически реагировать на то или иное индуцирующее воздействие. Исходя из этого, исследование проводили на растениях рода *Betula* второго года жизни. **Целью** исследования было изучить некоторые показатели водного обмена и содержание метаболитов углеводной природы в органах и тканях сеянцев рода *Betula*.

Объектами исследования являлись две формы березы повислой (*Betula pendula* Roth): обычная береза повислая (*B. pendula* var. *pendula*) и карельская береза (*B. pendula* var. *carelica*). Для получения межвидовой сравнительной характеристики использовали растения березы пушистой (*B. pubescens* Ehrh.). Возраст исследуемых растений – 2 года. Растения были выращены из семян, полученных в результате контролируемого опыления деревьев с ярко выраженными признаками узорчатости (Финляндия), в одинаковых почвенно-климатических условиях на Агробиологической станции КарНЦ РАН. На этом этапе онтогенеза у растений карельской березы еще не выражены признаки узорчатой древесины. Отбор образцов проводили в июле, в период активного роста. Биологическая повторность составляла 5 деревьев.

Для определения интенсивности транспирации у срезанных листьев использовали модернизированный весовой метод [6], водопроводимость побегов определяли по [2], для анатомического исследования тканей коры и древесины использовали краситель крезиловый прочный фиолетовый (0,05 %-й водный раствор) [1].

Для биохимического анализа листья отбирали с укороченных (брахибластов) и ростовых (ауксибластов) побегов, ткани флоэмы и ксилемы препарировали со ствольной части. Фиксацию растительного материала проводили жидким азотом с последующим лиофильным высушиванием. Для выделения углеводов сухую навеску образца измельчали, помещали в выпарительную чашечку и экстрагировали дважды 80 % этиловым спиртом при 50°C в течение 30 минут. Спиртовые экстракты объединяли и упаривали на водяной бане при температуре 35–40°C [3]. Полученный сухой остаток, содержащий моно-, ди- и олигосахариды растворяли в 3–5 мл (в зависимости от предполагаемого количества углеводов) бидистиллированной воды и фильтровали через бумажные фильтры. Полученный фильтрат подвергали тщательной очистке методом твердофазной экстракции (ТФЭ), для освобождения от мешающих компонентов, таких как пигменты, полисахариды, различные соли и органические кислоты. Для этого растворы образцов пропускали через мембранные фильтры (d=25mm, 0.45µm, Nylon) (ProFill, Германия), а потом через картриджи для ТФЭ (NH₂, 500mg/6ml, 55µm, 70A) (Phenomemex Strata, USA). Содержание растворимых углеводов в фильтрате анализировали на ВЭЖХ (высокоэффективной жидкостной хроматографической) системе серии «Стайер» (Аквилон, Россия) при следующих условиях: колонка – Rezex RCM-Monoscharide (Phenomemex, США), элюент бидистиллированная вода, скорость потока элюента – 0,6 мл/мин, детектор – рефрактометр. Критерием идентификации пиков служило время удерживания стандартных веществ (Panreac, Испания). Крахмал из листьев извлекали хлорной кислотой, его содержание определяли по количеству образованной в результате кислотного гидролиза глюкозы.

Лист – как донор ассимилятов. Содержание растворимых углеводов в листьях у березы пушистой было выше по сравнению с березой повислой как с ауксибластов, так и с брахибластов (рис. 1). При этом в листьях березы пушистой преобладала арабиноза. Известно, что арабиноза образуется при декарбоксилировании галактуроновой кислоты, относится к пентозам и не может участвовать в синтезе сахарозы. В растении арабиноза представлена, главным образом, в составе высокомолекулярных полисахаридов арабианов, арабиногалактанов и арабиногалактановых белков, а в составе 3-гликозида кверцетина (авикулярин) присутствует в листьях расте-

ний [4]. Возможно, накопление арабинозы у березы пушистой может быть связано с переводом избыточного количества фотосинтантов в листьях в гемицеллюлозы и гликозиды. Помимо арабинозы, в листьях с брахибластов у березы пушистой накапливается ксилоза. Ксилоза в растениях содержится в качестве эргастического вещества («пассивные продукты» протопласта), а также в составе гемицеллюлоз клеточных стенок [4]. В листьях с ауксибластов ксилоза не накапливалась, зато было высокое содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы. В отличие от брахибластов, на которых развернувшиеся листочки сразу приступают к обеспечению ассимилятами вторичного (камбиального) роста ветвей и ствола, ауксибласты растут в длину в течение всего вегетационного периода, и основную массу ассимилятов тратят на обеспечение собственного роста и развития [8]. Вероятно, в активно растущих ауксибластах ксилоза используется для построения клеточной стенки, а накопление в большом количестве углеводов может свидетельствовать об их активном притоке.

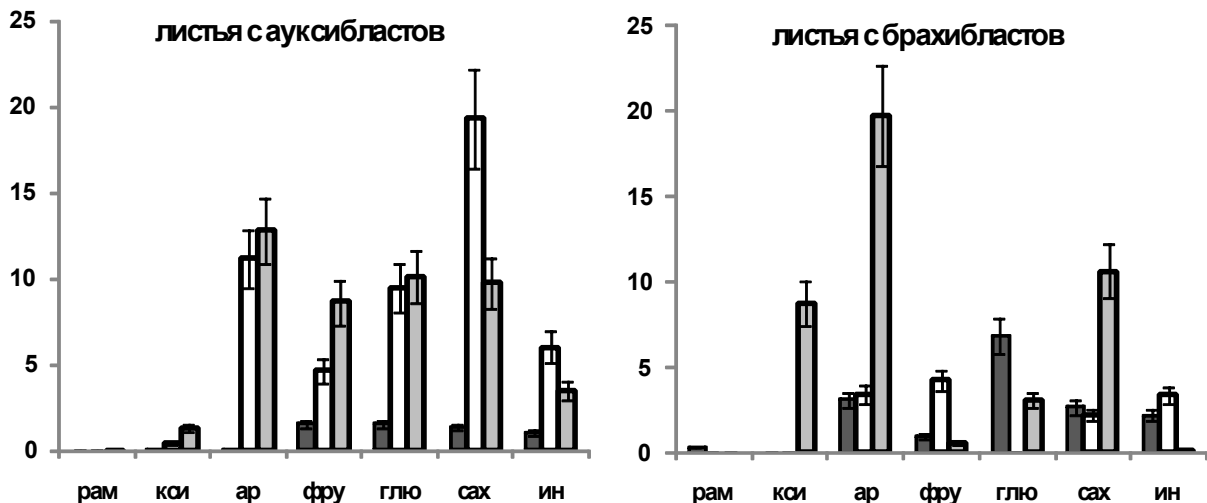


Рисунок 1. Содержания растворимых углеводов (мг/г) в листьях с брахибластов и ауксибластов у сеянцев 2-го года.

B. pendula var. carelica – черные столбики, *B. pendula var. pendula* – белые столбики, *B. pubescens Ehrh.* – серые столбики.

У обычной березы повислой в листьях, взятых с брахибластов, в небольших количествах присутствовали арабиноза, фруктоза, сахароза и инозит. В листьях с ауксибластов, наоборот, содержание углеводов было высоким, особенно сахарозы, количество которой достигало 20 мг/г. Преобладание сахарозы, основной транспортной формы углерода у березы, может свидетельствовать об ее активном поступлении в растущие ауксибласты.

У карельской березы содержание углеводов, особенно в листьях с ауксибластов, было самым низким. Лишь в листьях с брахибластов присутствовали глюкоза (7 мг/г), арабиноза (4 мг/г), сахароза (3 мг/г).

Таким образом, у березы пушистой основное количество углеводов было сосредоточено в листовом аппарате в виде моносахаров. У березы повислой, вероятно, преобладает отток ассимилятов в стволую часть.

Изучение интенсивности устьичной транспирации листа у сеянцев березы показало, что максимальные ее значения были у растений карельской берёзы ($150\text{--}200 \text{ гН}_2\text{О}\times\text{см}^{-2}\times\text{час}^{-1}$). У обычной берёзы повислой интенсивность транспирации равнялась $120\text{--}170 \text{ гН}_2\text{О}\times\text{см}^{-2}\times\text{час}^{-1}$, а у берёзы пушистой ее значение было минимальным – $110\text{--}150 \text{ гН}_2\text{О}\times\text{см}^{-2}\times\text{час}^{-1}$ (рис. 2А). Транспирация листа зависит от устьичной проводимости. Накопление избытка метаболитов в листьях может оказывать отрицательное влияние на активность фотосинтетического аппарата, и как результат, приводить к ограничению устьичной проводимости [7]. Нами было установлено, что в листьях березы пушистой содержание крахмала значительно выше по сравнению с карельской и обычной березой повислой (рис. 2Б).

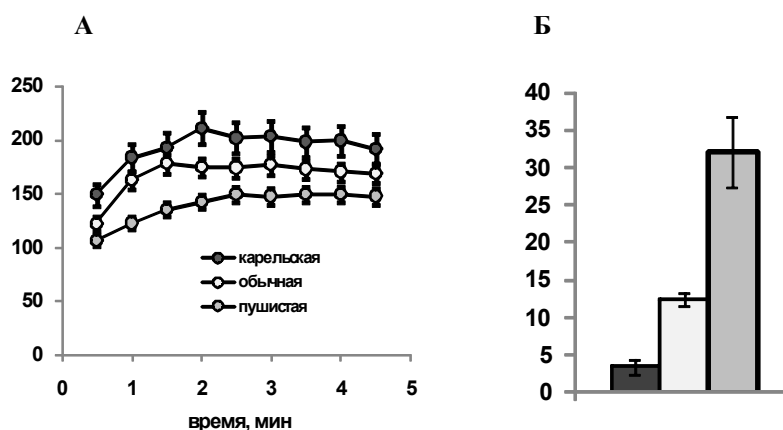


Рисунок 2. Интенсивность транспирации ($\text{гH}_2\text{O} \times \text{см}^{-2} \times \text{час}^{-1}$) (А) и содержание крахмала (мг/г) (Б) в листьях деревьев рода *Betula*.

Ствол – как акцепторная зона. Изучение состава углеводных соединений в тканях ствола деревьев березы показало (рис. 3), что у березы повислой по сравнению с березой пушистой содержание углеводов было выше. Между двумя формами березы повислой наблюдались различия в распределении углеводов по тканям ствола. Так, у обычной березы углеводы в виде моносахаров равномерно распределялись по тканям флоэмы и ксилемы, с преобладанием в ксилеме, где в этот период идут активный рост и утолщение клеточных оболочек. В тканях ствола карельской березы основная масса углеводов накапливалась в виде сахарозы во флоэме, причем распределение моносахаров между тканями ствола было такое же, как и у обычной березы. Таким образом, уровень метаболитов, притекающих по флоэме в камбиальную зону, у березы повислой выше, чем у березы пушистой.

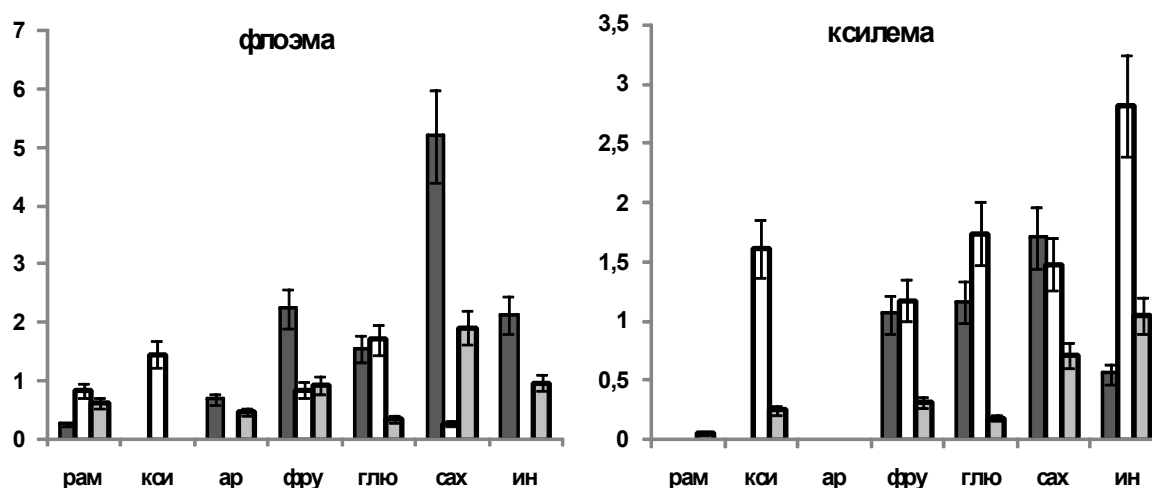


Рисунок 3. Содержания растворимых углеводов (мг/г) в тканях флоэмы и ксилемы у сеянцев 2-го года. Обозначения как на рис. 1.

Высокое содержание метаболитов в стволе карельской березы могло быть причиной того, что водопроницаемость побегов у нее была самая большая и составила $3,12 \text{ г воды за час через } 1 \text{ см}^2$. В проведение воды у карельской березы была задействована, в основном, древесина второго года жизни (рис. 4). У березы пушистой водопроницаемость была самая низкая ($2,57 \text{ г воды за час через } 1 \text{ см}^2$), проводящие элементы у нее равномерно размещались по стволу. Водопроницаемость побега обычной березы повислой составила $2,93 \text{ г воды за час через } 1 \text{ см}^2$, в проведении воды задействована древесина как второго, так и первого года жизни.

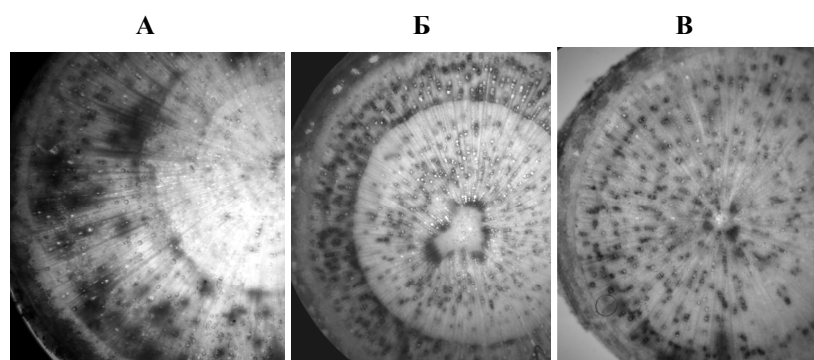


Рисунок 4. Распределение водопроводящих элементов в ксилеме 2-летних сеянцев карельской (А), обычной (Б) березы повислой и березы пушистой (В).

Для исследования анатомического строения тканей использовали метакроматический краситель креазильный фиолетовый. При этом лигнификация определяется по появлению синей окраски. Недревесневающие паренхимные элементы древесины (лучи) имеют красно-фиолетовую окраску. У клеток камбиальной зоны оболочки окрашиваются в красно-фиолетовый цвет, а цитоплазма в фиолетовый. Вторичные утолщения клеточных стенок флоэмных элементов не окрашиваются, тогда, как срединная пластинка становится красно-фиолетовой, а склереиды становятся голубыми [1]. Окраска креазильным прочным фиолетовым показала, что в стволе карельской березы в древесине первого года жизни было больше сосудов с высокой степенью лигнификации, в коре обнаружено множество сильно лигнифицированных склереид. В стволе обычной березы повислой также много проводящих элементов, но степень их лигнификации меньше, чем у березы карельской. Склереиды в коре присутствуют в меньшем количестве, чем у карельской березы. У берёзы пушистой по сравнению с берёзой повислой обеих форм меньше проводящих элементов ксилемы, ниже степень лигнификации и толщина клеточных оболочек. Таким образом, окрашивание креазильным прочным фиолетовым позволило установить, что в стволе берёзы повислой обеих форм больше сосудов по сравнению с берёзой пушистой, и сосуды более толстостенные.

Отбор растительного материала приходили на период активных ростовых процессов, из листьев ассимиляты по флоэме транспортируются к тканям ствола, где тратятся на рост, дифференциацию, лигнификацию клеточных оболочек (ткани ксилемы). У карельской березы в этот период на фоне высокой устьичной транспирации в листьях было низкое содержание углеводов, что может быть связано с интенсивным оттоком метаболитов в ствольную часть, в которой на фоне высокой водопроводимости в ксилеме во флоэме происходило накопление углеводов в виде сахарозы.

У обычной березы повислой высокие концентрации углеводов были обнаружены только в листьях с ауксибластов, которые, наряду с камбиальной зоной, могут выступать в качестве аттрагирующего центра. В стволе содержание углеводов было высоким, основная их часть в виде моносахаров равномерно распределялась по тканям флоэмы и ксилемы, с преобладанием в ксилеме, где в этот период идут активный рост и утолщение клеточных оболочек.

У сеянцев березы пушистой на фоне низкой транспирации в листьях содержание растворимых углеводов и крахмала было самым высоким по сравнению с берёзой повислой. В стволе, напротив, количество углеводов было невысоким, а водопроводимость ксилемы имела самые низкие значения.

Таким образом, проведенное нами исследование позволило предположить, что береза повислая и береза пушистая уже на ранних этапах онтогенеза различаются между собой по стратегии распределения метаболитов. У берёзы повислой обеих форм аттрагирующим центром фотоассимилятов является ствол, и, вероятно, формирование проводящей системы идёт на фоне высокого метаболического статуса. У обычной березы повислой равномерное распределение моносахаров по тканям ствола приводит к формированию толстостенных сосудов ксилемы с сильно лигнифицированными клеточными стенками. У карельской березы интенсивное накопление сахарозы в тканях флоэмы в дальнейшем может привести к нарушениям камбиальной деятельности и формированию в будущем структурных аномалий древесины. У берёзы пушистой, вероятно, аттрагирующим центром фотоассимилятов является крона. Накопление углеводов в листьях может привести к снижению интенсивности фотосинтеза и как следствие уменьшению интенсивности транспирации и водопроводимости

тканей. В результате, в стволе формируются менее лигнифицированные клетки ксилемы по сравнению с березой повислой.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 09-04-01643-а

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонова Г.Ф., Шебеко В.В. Использование кризилового прочного фиолетового при изучении образования древесины // Химия древесины. 1981. № 4. С. 102–105.
2. Викторов С.В., Востокова Е.А. Основы индикационной геоботаники. М.: Изд-во Госгеолтехиздат. 1961. 86 с.
3. Гляд В.М. Определение моно- и олигосахаридов в растениях методом нормально-фазовой высокоэффективной хроматографии. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 1999. 16 с.
4. Кретович В.Л. Биохимия растений. М.: Высш. шк., 1986. 503 с.
5. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Рос. акад. наук, Карел. науч. центр, Ин-т леса. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
6. Плотникова И.В., Живухина Е.А., Михалевская О.Б. Практикум по физиологии растений. Изд-во Academia. 2001. 144 с.
7. Расулов Б.Х., Карпушкин Л.Т., Каспарова И.С. Изучение взаимосвязи фотосинтетической и ростовой функции целого куста хлопчатника // Тез. Межд. конф. «Физиология растений – наука III тысячелетия». IV-съезд Общества физ. раст. России, Москва, 1999. Т.1. С.24.
8. Kozłowski T.T., Clausen J.J. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants // Can. J. Bot. 1966. V. 44 P.827–843.

THE ORIGIN OF TRANSPORT SYSTEM IN VASCULAR PLANTS. ONTOGENETIC CONTROL OF THEIR DEVELOPMENT

Gamalei Yu.V.

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 St-Petersburg, Prof. Popov St. 2,
E-mail: ygamalei@mail.ru

Abstract. Historically, transport networks are derivatives of buffer zones for symbiotic exchange of prokaryotic pro-cursors. Two symbiogenetic acts (prochlorophytes + protists → algae; marine algae + fungi → land vascular plants) are presented in plant body by two networks for water transport. Descending phloem arises in phylogenesis from membrane capsule of prochlorophytes. Rising xylem is the special part of the apoplast. It starts from mycelium channels of fungi. Conducting elements of phloem and xylem are formed by transport fluxes which are not homologous. Cyanobacteria photosynthesis is the source of phloem flux, fungal proteolysis is the same for xylem flux. In spite of similar form of the conducting elements of phloem and xylem, they are differed by the cell compartments and topics of movement, pH, ⁺K and ⁺Na concentration. These differences are rising to ancestral environments and buffer zones of symbiogenesis. Ontogenetic development of phloem and xylem under the control of environmental factors is discussed on this theoretical base.

ПРИРОДА ТРАНСПОРТНЫХ СЕТЕЙ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ. КОНТРОЛЬ ИХ РАЗВИТИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Гамалей Ю.В.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова Российской академии наук, 197376 Санкт-Петербург,
ул. Проф. Попова, 2, E-mail: ygamalei@mail.ru

Исторически транспортные сети сосудистых растений – производные буферных зон симбиотического обмена прокариотных предшественников. Их число соответствует числу актов симбиогенеза, имевших место в ходе эволюции. Одна транспортная сеть высших водорослей – флоэма (лептом) ассоциируется с освоением морской литорали. У высших (сосудистых) растений, колонизировавших сушу, их две, и им предшествовали два симбиогенетических акта: цианеи + протисты →