

местопрорастания и экологические свойства видов. Разный вклад этих факторов в суммарное воздействие среды определяет габитуальные и морфологические параметры изученных видов берез.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бузыкин АИ., Пиеничникова Л.С., Собачкин Д.С., Собачкин Р.С. Естественное изреживание разногустотных молодняков в экспериментальных посадках сосны // Хвойные бореальной зоны, 2008. № 3–4. С. 244–249.
2. Луганский Н.А., Нагимов З.Я. Структура и динамика сосновых древостоев на Среднем Урале. Екатеринбург, 1994. 140 с.
3. Мойров С.Л. Влияние первоначальной густоты еловых культур на дальнейший рост насаждений // Лесное хозяйство. 1968. № 5. С. 26–29.
4. Попов В.К. Березовые леса центральной лесостепи России. Воронеж.: изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2003. 424 с.
5. Усольцев В.А. Фитомасса крон спелых березово-осиновых насаждений в Северном Казахстане // Лесоведение. 1974. № 2. С. 86–88.
6. Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: изд-во Краснояр. ун-та, 1985. 192 с.
7. Mäkinen H. Effect of stand density on the branch development of silver birch (*Betula pendula* Roth) in central Finland. Springer-Verlag, 2002. Vol. 16. P. 346–353.
8. Prévosto B., Coquillard P. & Gueugnot J. Growth models of silver birch (*Betula pendula* Roth.) on two volcanic mountains in the French Massif Central // Plant Ecology, 1999. Vol. 144. P. 231–242.

INFLUENCE OF DIFFERENT CONCENTRATIONS OF SUCROSE AND PRODUCTS OF ITS CLEAVAGE ON THE CONDUCTING TISSUES MORPHOGENESIS OF *POPULUS TREMULA* L., *ALNUS INCANA* (L.) MOENCH AND *BETULA PENDULA* ROTH.

Karelina T.V., Novitskaya L.L.

Forest Research Institute, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya 11, Petrozavodsk 185910, Russia. Tel: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: karelt@mail.ru

Abstract. The work has based on the hypothesis that excessive assimilate storage in the trunk caused the formation of abnormal patterned wood in Karelian birch. We were interested in the influence of sucrose, fructose and glucose on the phloem and xylem differentiation of *Populus tremula*, *Alnus incana* and *Betula pendula*. Solution of sucrose and products of its cleavage (concentrations: 0 g L⁻¹, 10 g L⁻¹, 25 g L⁻¹, 50 g L⁻¹, 100 g L⁻¹, 200 g L⁻¹) was applied to the trunk tissues of aspen, alder and birch. In all studied tree species glucose solutions had no effect on the conducting tissues formation. Injection of additional sucrose and fructose in the stem induced abnormal development of conducting tissues only in *B. pendula* and had no effect on the structure of *P. tremula* and *A. incana* tissues. It has been suggested that sucrose level in birch tissues is already high, so additional sucrose induced abnormal tissues formation. The role of sclerenchyma in maintenance of sucrose gradients in the cambial zone is discussed.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ САХАРОЗЫ И ПРОДУКТОВ ЕЕ РАСЩЕПЛЕНИЯ НА МОРФОГЕНЕЗ ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ ОСИНЫ, ОЛЬХИ И БЕРЕЗЫ

Карелина Т.В., Новицкая Л.Л.

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН, 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. Тел. (8142) 76-81-60. E-mail: karelt@mail.ru

Среди древесных пород только у березы может формироваться древесина с насыщенным узором, похожим на мрамор. Данная особенность присуща форме березы повислой – карельской березе (*Betula pendula* Roth var. *carelica*). Высказана гипотеза о том, что формирование структурных аномалий проводящих тканей ствола у карельской березы индуцируется избыточным уровнем сахаразы в проводящей флоэме и камбиальной зоне [4, 5]. Дальнейшее развитие данной гипотезы пред-

полагает получение ответа на вопрос, почему у других древесных пород не образуется узорчатая древесина по типу карельской березы. Цель настоящей работы заключалась в проверке, может ли повышение уровня сахарозы в камбиальной зоне осины и ольхи вызвать изменение структуры проводящих тканей аналогичные тем, что мы наблюдали у березы повислой [5, 15].

В 2006–2007 гг. мы заложили серию экспериментов по введению растворов экзогенных сахаров в ткани ствола осины (*Populus tremula* L.), ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.). Подбор объектов исследования проводили в посадках на Агробиологической станции КарНЦ РАН.

В качестве методического подхода использовали введение в ткани ствола растворов сахарозы (1) и образуемых при ее расщеплении моносахаров – глюкозы (2) и фруктозы (3). Концентрации растворов включали: 0 % – дистиллированная вода, 1 %, 2,5 %, 5 %, 10 %, 20 %. Введение растворов сахаров в камбиальную зону ствола проводили в соответствии с опубликованной методикой [7, 15]. Растворы вводили ежедневно в течение 7 недель, начиная с 25 июня.

Образцы для фиксации брали в конце того же вегетационного периода (октябрь), когда проводили эксперимент. Для микроскопического анализа из зоны эксперимента вырезали блоки, включающие ткани флоэмы и ксилемы. Подготовку образцов для светооптического анализа клеток и тканей древесины и коры проводили по общепринятой методике – глутаральдегидом с последующей постфиксацией осмием [10]. Исследования осуществляли с использованием светового микроскопа AxioImager A1 (Germany) и программы обработки изображений ВидеоТест-Морфология 5.0.

Выбор времени отбора образцов был обусловлен следующими причинами: (а) октябрь – время листопада, отток ассимилятов из кроны уже закончился; (б) растения готовятся к состоянию покоя, следовательно, весь пул поступивших в ствол ассимилятов прошел стадию метаболизации; (в) клетки завершили процесс дифференцировки, и ткани приобрели присущие им специфические черты; (г) характер и количество запасных метаболитов в клетках дают возможность примерно оценить суммарный пул сахаров, метаболизированных в зоне эксперимента в процессе введения экзогенных растворов и при осеннем оттоке сахарозы из листьев.

Результаты. Микроскопический анализ образцов тканей ствола показал, что исследуемые породы имеют существенные различия в строении проводящей флоэмы, которые наиболее ярко проявляются при рассмотрении состава и степени развития склеренхимы. У осины камбий ежегодно откладывает 1–2 слоя волокон (рис. 1а). Для ольхи характерно присутствие склерид в прикамбиальной зоне (рис. 1б), тогда как в проводящей флоэме березы повислой элементы склеренхимы в норме не встречаются (рис. 1в). Данные особенности строения проводящей флоэмы были отмечены также другими анатомами [1, 12].

Растворы глюкозы во всех вариантах опыта (концентрации от 1 % до 20 %) вызывали формирование приростов древесины и коры с относительно нормальным соотношением и расположением структурных элементов у всех трех пород.

Реакция исследованных пород на введение растворов сахарозы и фруктозы существенно различалась.

Осина. Введение растворов сахарозы и фруктозы в различных концентрациях оказывало влияние скорее на количественные, чем на качественные характеристики тканей. У отдельных деревьев при введении сахарозы в концентрациях 1 % и 2,5 % мы наблюдали заложение дополнительных групп волокон в непосредственной близости от камбия. Также дополнительные группы волокон закладывались среди элементов проводящей флоэмы в вариантах с введением фруктозы в концентрациях 1 %, 2,5 % и 5 % (рис. 2а). При введении более высоких концентраций сахарозы и фруктозы дополнительный слой волокон не закладывался, так же как и в варианте с введением дистиллированной воды. Заложение второго слоя волокон в проводящей флоэме осины не является чертой аномального строения. Таким образом, нарушения структуры проводящих тканей осины при введении экзогенных сахаров не наблюдалось.

В то же время увеличение концентрации сахарозы стимулировало накопление крахмала в паренхимных клетках коры. Был отмечен сдвиг соотношения между клетками без вакуоли и клетками с крупной центральной вакуолью в проводящей флоэме в сторону увеличения доли последних. Увеличение доли сильно вакуолизированных паренхимных клеток в проводящей флоэме также было отмечено при повышении концентрации фруктозы. Вакуоли имели бесцветное прозрачное содержимое.

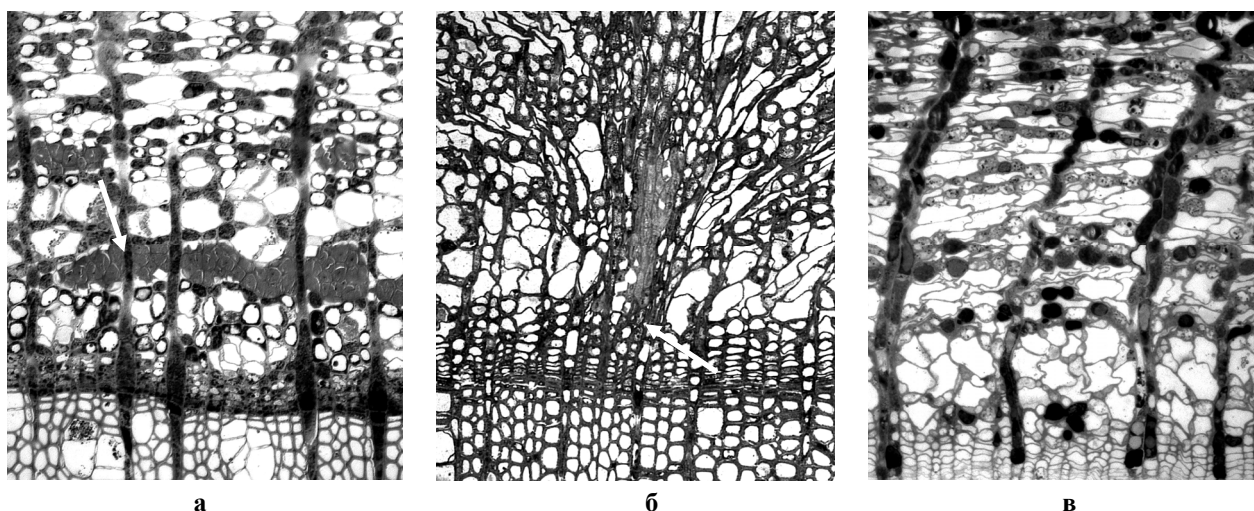


Рисунок 1. Строение проводящей флоэмы исследованных пород в норме.

а – осина, стрелкой указана группа волокон, располагающаяся между слоями ранней и поздней флоэмы;
б – ольха серая, стрелкой указан склерейдный комплекс, расположенный напротив агрегатного луча;
в – береза повислая, склерейды в проводящей флоэме отсутствуют.

Ольха. Микроскопический анализ образцов не выявил нарушений в строении проводящих тканей ольхи серой, сформировавшихся в условиях эксперимента. Растворы сахарозы во всех вариантах опыта вызывали у ольхи образование широких приростов ксилемы, которые в 10,5–12,5 раз превышали значения приростов флоэмы. При введении растворов фруктозы в том же диапазоне концентраций (от 1 % до 20 %) это отношение изменялось в пределах от 3,9 до 5,7, т. е. приросты ксилемы были меньше, а приросты флоэмы – больше, чем в вариантах с введением сахарозы. Кроме того, фруктоза в концентрации 20 % вызвала достоверное увеличение числа лучей на 1 мм поперечного среза.

В варианте с введением сахарозы в концентрации 2,5 % была обнаружена склерификация ситовидных элементов в прикамбиальных слоях флоэмы. Такая же картина наблюдалась и в варианте с введением 2,5 % фруктозы (рис. 2б).

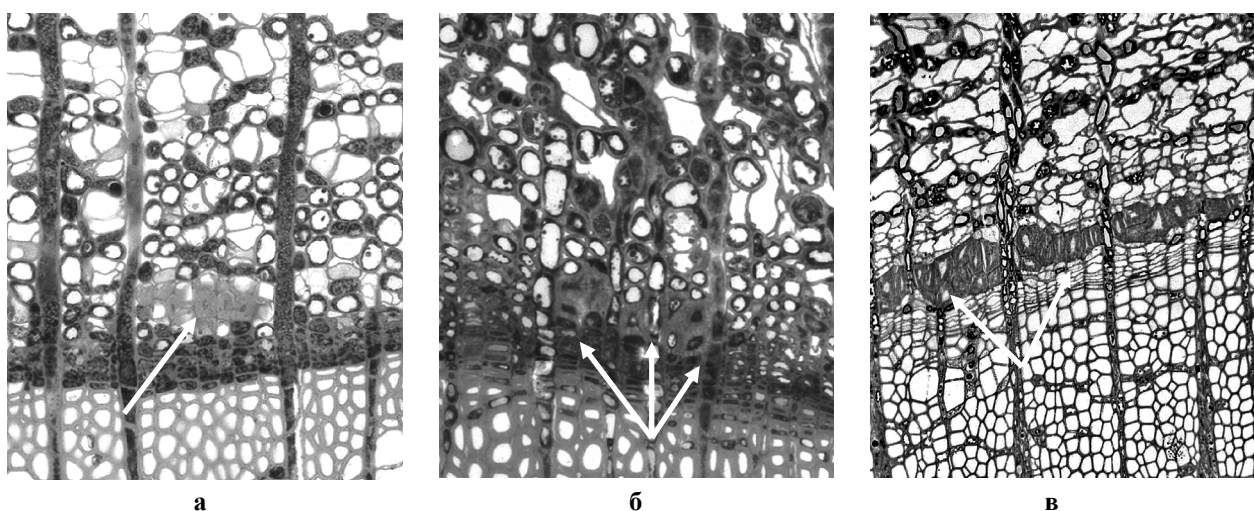


Рисунок 2. Эксперимент с введением растворов сахаров в ткани ствола. Внутренние слои коры, примыкающие к камбиальной зоне.

а – осина, вариант с введением 2,5 % раствора сахарозы, стрелкой указана группа волокон;
б – ольха серая, вариант с введением 2,5 % раствора фруктозы, стрелками указаны группы склерейд в месте прохождения агрегатного луча;
в – береза повислая, вариант с введением 2,5 % сахарозы, стрелками указаны группы склерейд.

При высоких концентрациях сахарозы в клетках ольхи, как и в случае с осиной, накапливался крахмал, большинство паренхимных клеток были сильно вакуолизированы, содержимое вакуолей было бесцветным и прозрачным.

Береза. Эксперименты с введением сахаров в ткани ствола березы повислой продемонстрировали тесную взаимосвязь между концентрациями сахарозы и фруктозы и дифференциацией склереид в прикамбиальной зоне флоэмы опытных деревьев [5, 6, 7; 15]. Так, было показано, что введение сахарозы в концентрациях 0 %, 1 %, 2,5 % и 5 % вызывает склерефикацию элементов флоэмы в непосредственной близости от камбия, что в норме у березы обычно не наблюдается (рис. 2в). Растворы фруктозы в концентрации 1 % и 2,5 % также вызвали образование склереид в прикамбиальном слое флоэмы. Реакция на высокие концентрации сахарозы и фруктозы (10 % и 20 %) заключалась в увеличении доли флоэмной и ксилемной паренхимы: материнские клетки ксилемы и флоэмы, которые должны были превратиться в сосуды и волокнистые трахеиды ксилемы и ситовидные трубки флоэмы, вместо этого дифференцировались в клетки запасующей паренхимы.

Основным запасным метаболитом клеток проводящей флоэмы березы были липиды. Обращало на себя внимание темное окрашивание вакуолизированных клеток.

Обсуждение. При разработке использованного нами методического подхода мы исходили из того, что интенсивная транспирация листьев будет обеспечивать всасывание растворов сахаров внутрь ствола. Результаты микроскопического анализа подтвердили наше предположение. Растворы сахарозы, глюкозы и фруктозы оказывали различное влияние на камбиальную активность исследованных растений, что свидетельствует о поступлении растворов внутрь тканей. Так, например, у ольхи в ответ на введение сахарозы формировались широкие приросты ксилемы, тогда как под влиянием введения растворов фруктозы увеличивались приросты флоэмы. По всей видимости, приток сахаров к камбиальной зоне связан с ее высокой аттрагирующей способностью.

Факт, что даже высокие концентрации глюкозы не изменяют структуру тканей, свидетельствует о большом резерве использования этого моносахарида в тканях древесных растений. Это находится в соответствии с данными о высокой метаболической активности глюкозы, которая обычно не накапливается в зонах активного роста [3, 8, 9].

Введение растворов сахарозы и фруктозы вызвало существенное отклонение от структуры проводящих тканей ствола только у березы. Ткани ольхи и осины в зоне эксперимента сохранили нормальное строение.

При концентрациях сахарозы и фруктозы 1–5 % у всех исследованных пород в зоне эксперимента в проводящей флоэме закладывались волокна (осина) и склереиды (ольха и береза). Причем в наибольшей степени процесс склерификации был выражен у березы. Ранее мы высказывали предположение, что склерификация клеток, заключающаяся в отложении толстых целлюлозных лигнифицированных оболочек, представляет собой способ выведения из обмена излишка сахаров [5].

Волокна у осины и склереиды у ольхи формируются в проводящей флоэме и у интактных деревьев. Их дополнительное развитие в ответ на введение сахаров в нашем эксперименте дает основание считать, что (1) в норме у этих пород заложение волокон и склереид происходит в моменты некоторого повышения уровня сахаров в тканях; (2) наличие данного механизма позволяет регулировать уровень сахаров путем заложения слоев волокон (осина) или очагов склереид (ольха) в проводящей флоэме без нарушения общей структуры тканей.

Отсутствие склерификации клеток проводящей флоэмы у интактных растений березы и появление здесь склереид при введении экзогенных сахаров, по нашему мнению, свидетельствует о том, что у этой древесной породы в норме сахара в проводящей флоэме не накапливаются. Такая ситуация возможна в случае интенсивного выведения сахаров за пределы флоэмы.

Результаты биохимического анализа слоев коры березы повислой показали, что в период активного роста во флоэме обнаруживается менее 30 % липидов, тогда как наибольшее их количество (65–85 %) сосредоточено в бересте [13]. Таким образом, береста березы – это ткань, ориентирующая на себя значительный поток ассимилятов. Возможно, наличие у березы такой мощ-

ной аттрагирующей зоны является дополнительным стимулом для оттока сахаров из клеток флоэмы к периферийным слоям коры. Поэтому у березы в ходе нормального развития не возникает необходимости в подключении механизмов утилизации излишка сахаров через образование специфических структур в самой проводящей флоэме, как это имеет место, например, у ольхи и осины.

Особого внимания заслуживает разница между запасаемыми метаболитами у исследованных пород в зоне эксперимента. Из нерастворимых метаболитов у осины и ольхи, в основном, запасается крахмал, у березы – липиды. Судя по увеличению размеров вакуолей и отсутствию у них окраски, в этих компартментах паренхимных клеток осины и ольхи накапливаются сахара. Темная окраска вакуолей березы позволяет предполагать накопление в них танниновых включений, что находит подтверждение в результатах электронно-микроскопических исследований [5].

Образование крахмала считается самым мобильным из путей выведения сахаров из обмена веществ. Это пример отложения сахаров в «неглубокий» запас при появлении их небольших излишков. При высоком уровне сахаров в клетках образование крахмала сменяется намного более субстрато- и энергозатратным синтезом соединений липидной природы [2].

По нашему мнению, разница в накапливаемых метаболитах у осины и ольхи, с одной стороны, и березы, с другой, опосредованно указывает на степень перегруженности клеток сахарами. Судя по характеру запасных соединений, при введении высоких концентраций сахаров их уровень в зоне эксперимента у осины и ольхи сильно не повышается. Клетки справляются с поступившими излишками на первой ступени метаболизации сахаров, т. е. путем образования крахмала и накопления раствора сахаров в вакуолях. У березы же, по-видимому, клетки вынуждены утилизировать намного большее количество сахаров, поэтому имеет место синтез липидов и таннинов.

Логическим объяснением наблюдаемых различий может быть разница в исходном, т. е. до введения растворов, уровне сахаров в клетках: у осины и ольхи он, очевидно, существенно ниже, чем у березы. Поэтому экзогенные сахара у них не приводят к сильной перегрузке запасующих клеток. Кроме того, если наше предположение верно, то у осины и ольхи на фоне относительно невысокого уровня сахаров в клетках экзогенные сахара будут быстро оттекать из зоны эксперимента в близлежащие ткани.

В данной связи необходимо упомянуть об исследованиях Ю.Л. Цельникер и И.С. Малкиной [11], которые показали, что в ходе развития листа березы повислой раньше начинают экспортировать пластические вещества и их фотосинтетическая продуктивность намного выше по сравнению с листьями осины. Это значит, что в ствол березы, очевидно, поступает большее количество ассимилятов, поэтому можно ожидать, что «фоновый» уровень сахаров в ее клетках будет выше, чем у осины. В этих условиях дальнейшее повышение концентрации сахаров неизбежно приведет к подключению дополнительных механизмов их утилизации. Мы считаем, что синтез липидов вместо крахмала и накопление в вакуолях таннинов вместо сахаров, а также значительное увеличение количества клеток запасующей паренхимы у березы в зоне эксперимента следует рассматривать как биохимические и структурные компенсаторные реакции на превышение неких пороговых значений пула сахаров в тканях.

Что касается ольхи, то необходимо отметить, что у этой породы очень высок запрос на сахара со стороны корня, где они активно используются азотофиксирующими симбионтами [14]. Интенсивный отток сахаров в корни не способствует их накоплению в тканях ствола, поэтому можно ожидать, что уровень сахаров до введения экзогенных растворов у ольхи был достаточно низким. Поэтому, как и в случае осины, поступление дополнительных сахаров не вызвало сильной перегрузки клеток, и их утилизация оказалась возможна без нарушения структуры тканей в рамках типичных для данной древесной породы биохимических и структурных механизмов.

Кроме того, необходимо учитывать, что новообразование клеток в процессе камбиальной деятельности обусловлено поступлением в зону деления как сахаров, так и азотистых соединений. Определенное соотношение тех и других способствует интенсивному приросту ксилемы. Сильное уве-

личение прироста ксилемы при поступлении экзогенной сахарозы в камбиальную зону ольхи может быть связано с относительной доступностью азота у этой породы.

Таким образом, способность исследованных пород к образованию узорчатой древесины по типу карельской березы во многом определяется их биологическими особенностями.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 09-04-01643.

ЛИТЕРАТУРА

1. Еремин В.М., Нитченко Н.Д. Анатомия коры представителей сем. Березовых. Брест. 1996. 99 с. Деп. в ВИНТИ 01.04.1997, № 1034-В1997.
2. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 647 с.
3. Морозова А.В. Биосинтез целлюлозы и сопутствующих полисахаридов клеточной оболочки высших растений (на примере волоконца хлопчатника). // Известия АН ТССР. 1976. № 5. С. 9–16.
4. Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы. // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 9. С. 61–66.
5. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Версо, 2008. 144 с.
6. Новицкая Л.Л., Карелина Т.В., Запелова Д.С., Николаева Н.Н., Веселкова Л.Л. Моно- и дисахара как регуляторы ксилогенеза карельской березы. // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика. Петрозаводск, 2006. С. 161–163.
7. Новицкая Л.Л., Кушнир Ф.В. Узорчатая древесина карельской березы. // Природа. 2005. № 3. С. 23–29.
8. Софронова Г.И. Углеводный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на севере. Л.: Наука, 1985. С. 30–57.
9. Судацкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 230 с.
10. Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. 324 с.
11. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев. // Физиология растений. 1986. Т. 33. № 5. С. 935–943.
12. Шкуратова Н.В. Сравнительная анатомия коры двух видов осин. Брест. 2002. 14 с. Деп. в ВИНТИ 06.02.2002, № 236-В2002.
13. Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Ильинова М.К., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов ствольной части березы. // Строение, свойства и качество древесины-2000. Петрозаводск, 2000. С. 110–112.
14. Huss-Danell K., Sellstedt A., Flower-Ellis A., Sjöström M. Ammonium effects on function and structure of nitrogen-fixing root nodules of *Alnus incana* (L.) Moench. // Planta. 1982. Vol. 156. № 4. P. 332–340.
15. Novitskaya L.L., Kushnir F.V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth. // Journal of Plant Growth Regulation. 2006. Vol. 25. P. 18–29.

INFLUENCE OF EXOGENOUS SUCROSE ON THE ACCUMULATION OF MONO- AND DISACCHARIDES IN TRUNK TISSUES OF *POPULUS TREMULA*, *ALNUS INCANA* AND *BETULA PENDULA* DURING THE PREPARATION FOR DORMANCY

Karelina T.V., Novitskaya L.L., Galibina N.A.

Forest Research Institute, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk 185910, Russia. Tel: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: karelt@mail.ru

Abstract. Exogenous sucrose (concentrations: 0 g L⁻¹, 10 g L⁻¹, 25 g L⁻¹, 50 g L⁻¹, 100 g L⁻¹, 200 g L⁻¹) was applied to the trunk tissues of aspen, alder and birch. In October concentrations of sucrose, glucose and fructose were analyzed by high-performance liquid chromatography in three layers of tissues: (1) nonconducting phloem and wound periderm, (2) conducting phloem and cambium, (3) xylem. In tissues of aspen and alder fructose dominated, whilst in birch tissues the major sugar detected was sucrose. Compared with aspen and alder tissues, birch tissues showed higher level of soluble sugars. Previously it has been suggested that sucrose level in birch tissues is already high, so application of additional sucrose leads to the accumulation of this disaccharide.