

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., Запелалова 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.

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОЙ САХАРОЗЫ НА СОДЕРЖАНИЕ МОНО- И ДИСАХАРОВ В ТКАНЯХ СТВОЛА БЕРЕЗЫ, ОЛЬХИ И ОСИНЫ В ПЕРИОД ПОДГОТОВКИ К СОСТОЯНИЮ ПОКОЯ

Карелина Т.В., Новицкая Л.Л., Галибина Н.А.

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

Образование структурных элементов ксилемы и флоэмы древесного растения происходит в результате деятельности камбия, которая напрямую зависит от притока в камбиальную зону продуктов фотосинтеза, т. е. сахарозы.

Исследования, выполненные на березе повислой (*Betula pendula* Roth.), показали, что превышение некоторого порогового уровня сахаров во флоэме может приводить к торможению камбиального роста и развитию структурных аномалий проводящих тканей. Данный эффект хорошо прослеживался при введении в ствол растворов экзогенной сахарозы [2–5].

Аналогичные исследования, выполненные на ольхе серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и осине (*Populus tremula* L.), продемонстрировали, что даже высокие концентрации экзогенной сахарозы не оказывают существенного влияния на морфогенез их тканей [2]. В отличие от березы, у обеих древесных пород степень паренхиматизации тканей в зоне эксперимента почти не изменялась. В то же время, с увеличением концентрации дисахарида, во флоэме происходило увеличение доли сильно вакуолизованных паренхимных клеток. Например, у осины, после введения высоких концентраций сахарозы количество клеток, всю полость которых занимала крупная центральная вакуоль, по сравнению с нормой, возросло в два раза. Было высказано предположение, что усиление степени вакуолизации связано с запасанием в клетках сахаров. Проверку этого предположения мы осуществили с использованием метода жидкостной хроматографии.

Отбор образцов для исследования проводили из участков стволов осины, ольхи серой и березы повислой, в которые вводили растворы экзогенной сахарозы по опубликованной методике [4, 5]. Схема эксперимента изложена в статье [2] настоящего сборника. Образцы для фиксации отбирали 10–17 октября 2007 года – через 2 месяца после завершения инъекций. В это время в условиях Карелии у древесных растений облетает листва и происходит подготовка к состоянию покоя; в тканях доминируют реакции, связанные с синтезом запасных веществ. Проведение исследований в указанный срок, т. е. после введения экзогенной сахарозы и последовавшего за ним осеннего оттока ассимилятов из кроны, позволяет, на наш взгляд, оценить потенциальную емкость тканей ствола по накоплению сахаров.

Растительный материал фиксировали жидким азотом с последующим лиофильным высушиванием, экстракцию углеводов для биохимических исследований проводили по методике [1]. Определяли содержание сахарозы и продуктов ее расщепления – глюкозы и фруктозы. Анализ углеводов проводили в трех слоях тканей ствола. Наружный слой включал непроводящую флоэму и раневую перидерму, образовавшуюся в ходе регенерации к концу эксперимента. Во время введения сахарозы непроводящая флоэма находилась в непосредственном контакте с экзогенным раствором. Второй слой представлял собой проводящую флоэму и камбий, третий – древесину. В качестве контроля использовали ткани, расположенные на 25 см выше экспериментальной зоны.

Результаты и обсуждение. Пул сахаров в зоне эксперимента сформировался за счет сахарозы, притекающей по флоэме, и сахарозы, поступившей в ткани с экзогенным раствором. Оценить влияние экзогенного раствора на количество и состав сахаров в тканях можно, сопоставив полученные данные с контролем (рис. 1, 2).

В эксперименте у всех исследованных пород максимальное содержание исследуемых сахаров было зафиксировано в зоне камбия и проводящей флоэмы (рис. 2). Это связано как с осевым транспортом ассимилятов по ситовидным трубкам проводящей флоэмы, так и с высокой аттрагирующей способностью камбия.

В контроле у осины в камбиальной зоне присутствуют небольшие количества сахарозы и только следы глюкозы и фруктозы (рис. 1а). Из этого можно заключить, что (1) период утилизации сахарозы в стволе осины подошел к завершению, (2) продукты расщепления сахарозы, очевидно,

использованы на синтез биополимеров, в т. ч. крахмала. Следует также отметить, что общее содержание сахаров здесь соответствует слабой вакуолизации клеток.

В эксперименте, наоборот, сахароза и глюкоза у осины практически отсутствуют, но появляются пики фруктозы (рис. 2а). Накопление фруктозы является свидетельством изменения метаболического статуса клеток в результате введения дополнительной сахарозы. В данном случае часть продуктов расщепления сахарозы остается неиспользованной. Единственным местом, где в клетке могут накапливаться сахара, является вакуоль. Увеличение концентрации вакуолярного раствора повышает осмотический потенциал клетки и усиливает приток в нее воды. Таким образом, есть все основания считать, что повышение степени вакуолизации паренхимных клеток проводящей флоэмы осины связано с накоплением в них фруктозы.

У ольхи состав сахаров в зоне проводящей флоэмы и камбия одинаков в контроле и в эксперименте: в тканях присутствуют сахароза, глюкоза и фруктоза (рис. 1б, 2б). Уровень фруктозы в обоих случаях превосходит два других сахара, но в эксперименте эта разница больше. Сравнение с контролем показывает, что введение сахарозы, очевидно, не вызвало у ольхи серьезных метаболических перестроек в камбиальной зоне. Утилизация дисахарида здесь проходит в рамках обычных для данного слоя тканей особенностей обмена веществ. В данной связи мы не наблюдали у ольхи существенной разницы в степени вакуолизации паренхимных клеток ствола в контроле и в эксперименте.



Рисунок 1. Содержание сахаров (мг/г сухого вещества) в зоне проводящей флоэмы и камбия в контроле.

а – осина, б – ольха серая

Заслуживают внимания пики сахаров в варианте с введением дистиллированной воды (0 %). Мы считаем, что их не следует рассматривать только как результат нисходящего притока сахарозы по флоэме, поскольку в данном случае мог сказаться эффект сильного разбавления, когда резкое понижение концентрации ассимилятов в зоне эксперимента может приводить к усилению поступления сахаров из окружающих тканей ствола.

Сравнение осины, ольхи и березы показывает различие в составе сахаров в зоне камбия и проводящей флоэмы этих пород. В условиях эксперимента в тканях осины и ольхи накапливается фруктоза. У осины это практически единственный сахар, определяемый в значимых количествах (рис. 2а), у ольхи – преобладающий сахар в сочетании с небольшим количеством глюкозы и сахарозы (рис. 2б). У березы в прикамбиальной зоне присутствуют сахароза, фруктоза и глюкоза, причем содержание сахарозы существенно преобладает над уровнями моносахаров. Концентрации фруктозы в тканях этой породы колеблются примерно в тех же пределах, что у осины и ольхи, тогда как содержание глюкозы, небольшое по абсолютным значениям, выше, чем у двух остальных пород. Из вышесказанного следует, что общий пул растворимых сахаров в прикамбиальной зоне березы был намного больше по сравнению с осиной и ольхой (рис. 2в).

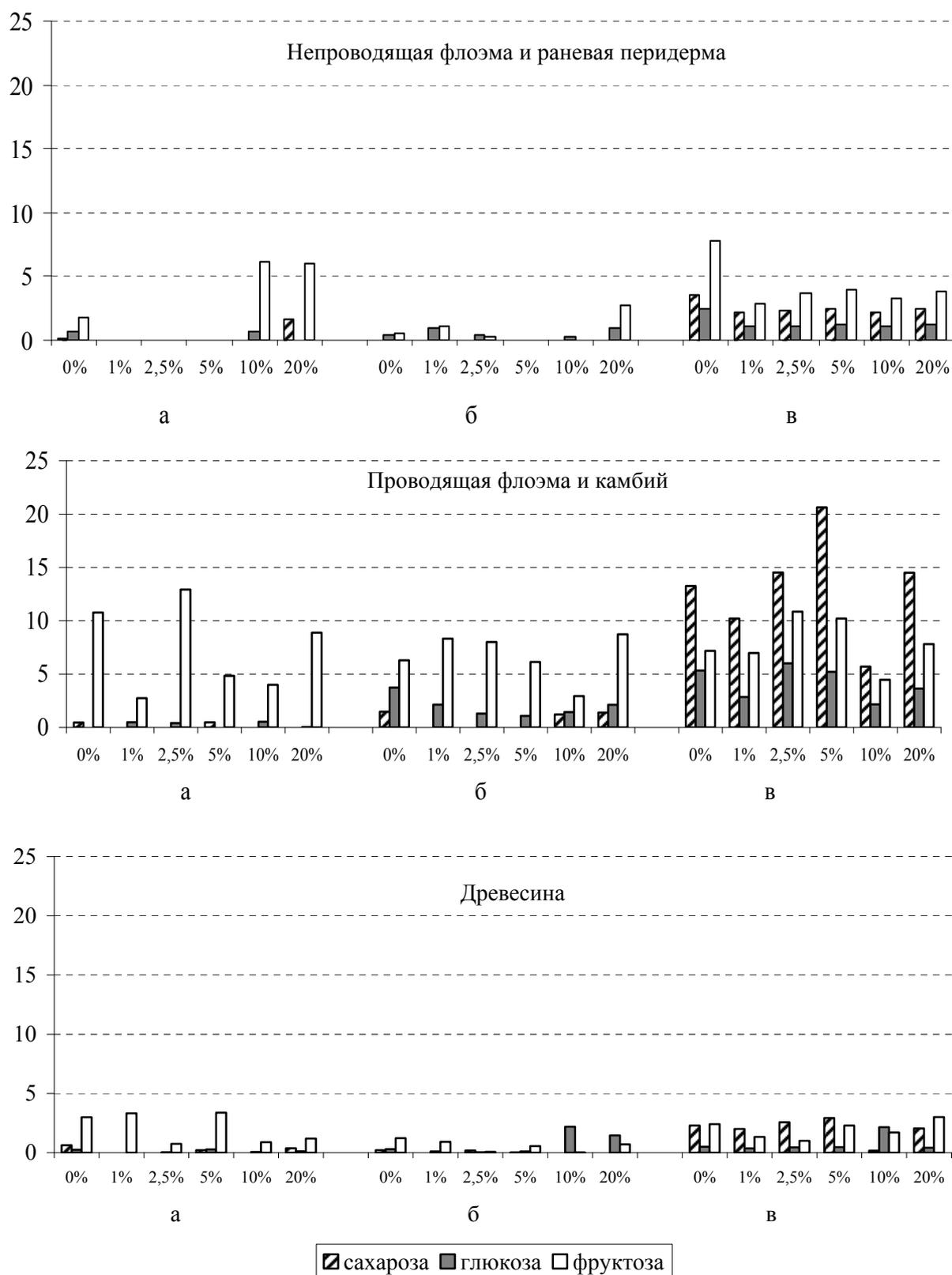


Рисунок 2. Содержание сахаров (мг/г сухого вещества) в тканях ствола в эксперименте с введением растворов экзогенной сахарозы в концентрациях 0–20 %.

а – осина, б – ольха серая, в – береза повислая.

Полученные данные свидетельствуют о том, что почти вся поступившая в ткани осины и ольхи серой сахароза метаболизировалась. Таким образом, результаты хроматографического определения содержания сахаров находятся в соответствии с высказанным нами предположением об относительно низком, изначальном (до эксперимента и оттока сахаров) уровне сахарозы и большом резерве ее метаболизации в тканях ствола этих древесных пород [2]. Поэтому даже в условиях дополнительного введения сахарозы ее накопления в тканях не происходило.

Накопление сахарозы в тканях ствола березы в условиях эксперимента указывает на то, что резерв метаболизации дисахарида у этой породы исчерпан, поэтому растение вынужденно утилизировать ее избыток через подключение помимо биохимических, также и структурных механизмов, включая увеличение объема запасающей ткани. Это выражается в дифференциации материнских клеток ксилемы и флоэмы в клетки запасающей паренхимы, что ведет к нарушению типичного для вида строения проводящих тканей.

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

ЛИТЕРАТУРА

1. Гляд В.М. Определение моно- и олигосахаров в растениях методом нормально-фазовой высокоэффективной хроматографии. Сыктывкар: Коми НЦ РАН, 1999. 16 с.
2. Карелина Т.В., Новицкая Л.Л. Влияние различных концентраций сахарозы и продуктов ее расщепления на морфогенез проводящих тканей осины, ольхи и березы // Мат. междуна. конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск, 2011.
3. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
4. Новицкая Л.Л., Кушнир Ф.В. Узорчатая древесина карельской березы // Природа. 2005. № 3. С. 23–29.
5. 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.

EFFECT OF ZINC ON SOME PHYSIOLOGICAL PROCESSES AND PARAMETERS OF WILD-GROWING GRASSES

Kaznina N.M., Titov A.F., Laidinen G.F., Batova J.V.

Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences,
Russian Federation, Petrozavodsk 185910, Pushkinskaya St., 11; E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Abstract. The effect of high zinc concentrations on the physiological processes of wild-growing species of Poaceae was investigated under laboratory and vegetative conditions. The experiments showed that zinc in concentration 10^{-5} M did not influence on seed germination, whereas the further increase of its concentration (10^{-4} , 10^{-3} and 10^{-2} M) led to reduction of number sprouted seeds, with the exception of a couch-grass. Vegetative experiences have shown that zinc in concentration 40 and 80 mg/kg of substrat had no significant effect on growth and development of cereals. High concentration of metal (160 and 320 mg/kg substrat) inhibited of biomass accumulation of plants, led to reduction of root length and shoot height, caused of development delay. Zinc in concentration 80 mg/kg and above decreased of intensity of photosynthesis and transpiration, at the same time the maintenance of a chlorophyll, parameters of activity of photosystem II, and also water content in leaf tissues remained at the control level.

ВЛИЯНИЕ ЦИНКА НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ПОКАЗАТЕЛИ У ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ

Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Батова Ю.В.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии КарНЦ РАН,
Петрозаводск 185910, ул. Пушкинская, 11; E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Цинк является необходимым для нормального роста и развития растений химическим элементом [8, 12]. Он входит в состав ряда ферментов, играет важную роль в биосинтезе белка и кле-