

14. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 143 с.
15. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. «Советская наука». 1952. 391 с.
16. Соколов Н.О. Карельская береза. Л., 1959. 116 с.

MORPHOMETRY OF VEGETATIVE BUDS OF BIRCH: LONG-SHOOTS

Nikolaeva N.N.¹, Leri M.M.², Veselkova L.L.¹

¹ Forest Research Institute Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St.11, Petrozavodsk, Karelia, Russia, E-mail: nnnikol@krc.karelia.ru

² IAMR Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St.11, Petrozavodsk, Karelia, Russia,

Abstract. We consider some issues concerning morphometry of long-shoot buds. We show that composition, quantity and sizes of preformed structures make a considerable impact on the rhythm of out-of-bud sprouts growth.

МОРФОМЕТРИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК БЕРЕЗЫ: АУКСИБЛАСТЫ

Николаева Н.Н.¹, Лери М.М.², Веселкова Л.Л.¹

¹ Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, E-mail: nnnikol@krc.karelia.ru

² Учреждение Российской академии наук ИПМИ Карельского научного центра РАН, E-mail: leri@krc.karelia.ru

Введение. В связи с сезонностью климата умеренной зоны характер роста березы определяется как ритмичный, периодический. Почки разворачиваются в побеги один раз в году весной, после чего формируются новые зимующие почки с зачатками побегов будущего года. У березы листья развиваются на двух основных типах вегетативных побегов, классифицируемых как длинные или ростовые – ауксибласты и укороченные – брахибласты [6,7].

Ауксибласты представляют собой гетерофильные побеги, т. е. побеги, часть структур которых предсформирована в почке (листья первого поколения), а часть закладывается и развивается в ходе вегетативного роста (листья второго поколения).

Главная функция ауксибластов – захват пространства, увеличение объема фотосинтезирующей кроны. Данные побеги располагаются по периферии кроны, именно ими определяется ее форма. Ассимиляты, продуцируемые листьями ауксибластов, расходуются на рост и развитие структур самих побегов и, лишь незначительная часть транспортируется из побега на нужды растения. Брахибласты (укороченные побеги) формируются внутри кроны, их основная функция заключается в наиболее полном использовании рассеянного света, проникающего в крону. Ассимиляты брахибластов оттекают в стебель и транспортируются растением в зоны потребления.

Известно, что отличительной, структурной особенностью тканей ствола карельской березы, особенно ее узорчатых растений, является высокий процент паренхимных клеток [12,13,18]. Перед началом ростовых процессов эти клетки содержат большое количество ассимилятов, запасенных с прошлого вегетационного периода. Весной, с повышением температуры воздуха, в них происходит гидролиз липидов, таннинов и крахмала с образованием сахаров. Быстрое получение и в полном объеме всех необходимых веществ, очевидно, создает преимущества для более интенсивного роста и развития листьев [15] как внутри почек, так и после их разверзания у растений карельской березы по сравнению с березой повислой, у которой пластических веществ лучевой и древесинной паренхимы значительно меньше.

В задачу исследования входило проанализировать состав, структуру, данные морфометрии почек на ростовых побегах.

Материал и методика. Исследования проводили на средневозрастных генеративных (g2) растениях *Betula pendula* var. *pendula* и *Betula pendula* var. *carelica* Roth, растущих на территории Агробиологической станции (64°45' с.ш., 34°20' в.д.) Карельского научного центра РАН (35 деревьев). В трех частях кроны (верхней – ВЧК, средней – СЧК и нижней – НЧК) срезали часть ветви до 70 см длиной на периферии кроны юго-восточной экспозиции. Образцы собирали осенью 2002 г. –

почки в состоянии глубокого покоя, весной 2003 г. и 2005 г. – почки в состоянии вынужденного покоя за 2–3 недели до разverzания. Для оценки достоверности различий между средними значениями использовали либо параметрический критерий Стьюдента, либо, при нарушении условия нормальности распределения данных, его непараметрический аналог – критерий Манна-Уитни. Все приводимые утверждения о достоверности различий подтверждаются на 5 %-ном уровне значимости.

Фиксированные в 70 % спирте почки ауксибластов были выделены в три отдельные группы и рассматривались раздельно: терминальная, две подлежащие почки и все остальные почки. С помощью окулярного микроскопа (МБС-10) и микролинейки были сосчитаны и измерены структуры составляющие почку (длина и ширина: почки, кроющих чешуй, прилистников, эмбрионных листочков, апекса).

В данной работе будут рассмотрены только вегетативные почки ауксибластов.

Результаты и обсуждение. Морфологически почки ауксибластов и брахибластов практически не различаются [14]. Характерной чертой почек ауксибластов является наличие лишь одного рудиментного листочка, тогда как у брахибластов их количество может достигать до трех штук. В осенних почках ауксибластов мы обнаружили преимущественно (54–85 %) почки емкостью 2 эмбрионных листочка по всей кроне (табл. 1).

Таблица 1. Процентное содержание почек на ауксибластах с различным количеством эмбрионных листочков по частям кроны, %. ОСЕНЬ-ВЕСНА

Часть кроны	Группа берез	Количество эмбрионных листочков в почке						
		1-л	2-л	3-л	4-л	5-л	6-л	7-л
Почки на ауксибластах, %								
ВЧК	б.п.	0–0	54,4–26,4	21,1–13,8	11,4–20,1	12,2–13,8	0,9–17,8	0–8
	б.к.уз.	1,5–1,8	66,6–12,8	17,4–10,3	13–33,4	1,5–17,9	0–11,9	0–11,9
СЧК	б.п.	0–0	58,7–18	32,6–44,9	8,7–13,5	0–15,7	0–6,7	0–1,1
	б.к.уз.	1,2–2,6	85,2–36,8	10,3–26,4	3,3–28,9	0–5,2	0–0	0–0
НЧК	б.п.	0–0	единично	единично	0–0	0	0	0
	б.к.уз.	0–0	61,6–34,7	15,4–12,2	23–22,4	0–10,2	0–16,3	0–4
СЧК 2005	б.п.	0	0	24,6	36,7	18,3	20,4	0
	б.к.уз.	0	1,9	19,8	50,0	11,6	12,4	4,3

Примечание: данные анализа весенних почек выделены жирным шрифтом. ВЧК – верхняя часть кроны, СЧК – средняя часть кроны, НЧК – нижняя часть кроны.

Структурные особенности почки, а именно количество и размеры эмбрионных листочков в ней, не дают возможности судить о том, в какой тип побега – ауксибласт или брахибласт, она развивается [8]. На ауксибласте доля пазушных почек, которые будут развиваться как брахибласты, варьирует и вероятность, что почка разовьется в ауксибласт уменьшается базипетально по побегу [4]. Направление развития почки, в основном, определяется условиями весны текущего года.

В верхней части кроны (**ВЧК**) развитие основной массы побегов идет по типу ауксибластов и незначительная часть – брахибластов. Самый высокий процент почек, содержащих наибольшее количество эмбрионных листочков, отмечен именно здесь для обеих групп берез (табл. 1). У березы повислой четверть всех весенних почек содержала 2 эмбрионных листочка, в половину меньше (около 13 %) – у карельской березы. Можно предположить, что почки, содержащие 2 эмбрионных листочка, – это потенциальные укороченные побеги. Таким образом, развитие большего количества почек ВЧК растений карельской березы может пойти по типу ауксибласта, что приводит к формированию густооблиственной, широкораскидистой кроны, свойственной карельской березе [11,18].

В весенних почках средней части кроны (**СЧК**) ситуация обратная – процент почек с 2 эмбрионными листочками у карельской березы был в два раза больше, чем у березы повислой. Дополнительное исследование весенних почек в СЧК показало, что основная масса весенних почек у берез содержит до 4 эмбрионных листочков (табл. 1). Подтвердилась ранее отмеченная тенденция – у березы повислой процент почек с 5–6 листочками выше. Наиболее продуктивная СЧК продуцирует ассимиляты, транспортируемые в акро- и базипетальном направлениях, многолистные брахибласты, на формирование стебля которых растение затратило меньше ресурсов, активно синтезируют фотосинтаты, поглощая рассеянный свет внутри кроны. Отметим, что именно в средней и нижней частях кроны у карельской березы формируются 3–4-листные брахибласты.

Многолетние брахибласты доминируют в нижней части кроны (**НЧК**) – улавливают проходящий свет и частично обеспечивают собственные затраты, здесь содержатся почки возобновления, и незначительную часть составляют ауксибласты. У березы повислой в нижней трети кроны ауксибласты практически отсутствовали. Так как карельская береза является исключительно светолюбивым растением [11, 18] и формирует ширококораскидистую крону, то в НЧК встречается определенное число ростовых побегов. У растений березы повислой в нижней части кроны на три ауксибласта приходилось 373 брахибласта (3:373), у карельской березы соотношение 28 ауксибластов: 378 брахибластов.

Программа развития почек, сформированных на ауксибласте, реализуется в зависимости от функциональной зоны побега:

1. Зона терминальной (или псевдотерминальной) и 1–2 прилежащих пазушных почек может быть обозначена как *зона роста*, захвата пространства, расширения, экспансии, данные почки – потенциальные ауксибласты.

2. Проксимальная зона, содержащая междоузлия двух-трех листьев первого поколения, которые функционируют как поставщики фотоассимилятов для развития собственно удлиненного побега и листьев второго поколения, что приводит к подавлению развития собственных пазушных почек – *зона канализации пластических веществ*.

3. Срединная зона между двумя перечисленными – *зона обогащения*, из данных почек с большей вероятностью будут сформированы брахибласты.

Мы выяснили, что у 20 % ауксибластов карельской березы в средней части кроны отсутствовала верхушечная почка, тогда как у березы повислой – у 38 % побегов. Возможно, это свидетельствует о достаточности ресурсов в тканях карельской березы для подготовки растения к зимовке и его способности противостоять неблагоприятным факторам. Это подтверждается данными о повреждении почек ауксибластов энтомовредителями, у карельской березы процент поврежденных почек в два раза ниже, чем у березы повислой. В связи с особенностями строения проводящих тканей у б.к. может наблюдаться затруднение оттока фотосинтатов и образование зон с их повышенным содержанием, что может приводить в последующем к их оперативному включению в метаболизм.

Подтвердилась тенденция, свойственная всем почкам – количество структурных единиц в весенних почках выше, чем в осенних. Очевидно, за две недели до разверзания (когда были отобраны весенние почки) реактивация транспортной системы приводит к формированию и скрытому росту новых (по отношению к осенним) эмбрионных листочков. По кроне закономерность была следующей – максимальный процент терминальных почек с количеством эмбрионных листочков более четырех отмечен в ВЧК; у карельской березы процент почек, содержащих 5–7 листочков, был значительно выше.

Мы проанализировали состав терминальных почек ауксибластов (табл. 2), развитие пресформированного побега в которой будет продолжено также по типу ростового. Основная масса терминальных почек березы повислой ВЧК содержала 4 и 6 эмбрионных листочков, у карельской березы большинство почек содержали 5–7 листочков. Карельская береза лидировала по данному показателю и в СЧК. Таким образом, ростовой потенциал терминальных почек карельской березы был выше, что способствует формированию ауксибластов, содержащих 3–4 листа первого поколения и в целом большее количество листьев второго поколения.

Таблица 2. Содержание пресформированных листочков в терминальной почке ауксибласта, %

Часть кроны	Количество пресформированных листочков в почке					
	2л	3л	4л	5л	6л	7л
2002 г. – осень						
ВЧК	26,1–35,3	43,5–33,3	26,1–17,6	4,3–11,8	0,0–2,0	
СЧК	88,6–40,0	5,7–44,0	5,7–16,0	0,0–0,0	0,0–0,0	
НЧК	20,0–0,0	20,0–0,0	60,0–0,0	0,0–0,0	0,0–0,0	
2003 г. – весна						
ВЧК	5,7–7,1	5,7–14,3	14,3–32,1	31,4–7,1	28,6–32,1	14,3–7,1
СЧК	33,3–8,6	26,7–48,3	33,3–17,2	6,7–19,0	0,0–5,2	0,0–1,7
НЧК	17,9–0,0	7,1–0,0	28,6–0,0	10,7–0,0	28,6–0,0	7,1–0,0
2005 г. – весна						
СЧК	0,0–0,0	6,9–24,5	23,7–36,7	22,9–18,4	31,3–20,4	15,2–0,0

Примечание: первая цифра в строке карельская береза – вторая цифра береза повислая.

В базипетальном направлении по побегу у березы повислой более 50 % почек (вторая-третья-четвертая почки) содержали 4 листочка, у карельской березы этот процент доходил до 66 %.

Все почки, сформированные на ауксибласте, содержали 2 покровные чешуи (преобразованные прилистники) и один рудиментный листочек, от 1 до 7 эмбрионных (пресформированных) листочков и апекс.

Рудиментные листочки, обнаруженные в почках ауксибластов и брахибластов, имели примерно равные значения длины и ширины во всех частях кроны и были близкими для обеих берез. Однако в почках ауксибластов рудиментные листочки были несколько крупнее, чем на брахибластах [14]. Возможно, это связано с тем, что рудиментные листья ауксибластов закладываются за счет текущих ассимилятов, а рудиментные листья на брахибластах – это структуры, сформированные в конце вегетации прошлого года, когда создание резервного пула сахаров в тканях ствола и корней – предпочтительное направление расходования ассимилятов [8].

Листовые примордии закладываются в почках с середины мая до начала августа. В июне отмечена пауза в последовательном образовании эмбрионных структур у всех типов почек, примерно 2–3 недели, что совпадает с периодом быстрого роста листьев второго поколения, увеличением междоузлий и началом активной деятельности камбия по формированию древесины [10].

Апикальное доминирование верхушечной почки ауксибласта проявляется в виде контроля за развитием боковых, нижележащих на побеге почек [2], т. е. каждая из пазушных почек ауксибласта, достигнув определенной стадии развития, переходила в состояние покоя. Весной, в конце периода вынужденного покоя, когда происходило постепенное восстановление симпластической сети между клетками, увеличение почек в размерах было существенно ингибировано, но они оставались метаболически активны. Известно, что рН регулирует транспорт веществ между клетками на коротких расстояниях. Champagnat [1] показал, что в это же время, конец апреля-май, неблагоприятный для почки градиент рН не исключает медленного органогенеза, который аттрагирует воду и углеводы на фоне сокодвижения в стволе берез. Таким образом, увеличение состава структурных единиц и размеров весенних почек подтверждают наличие периода скрытого весеннего роста до начала разворачивания почек, интенсивность и продолжительность которого различается у березы повислой и карельской березы.

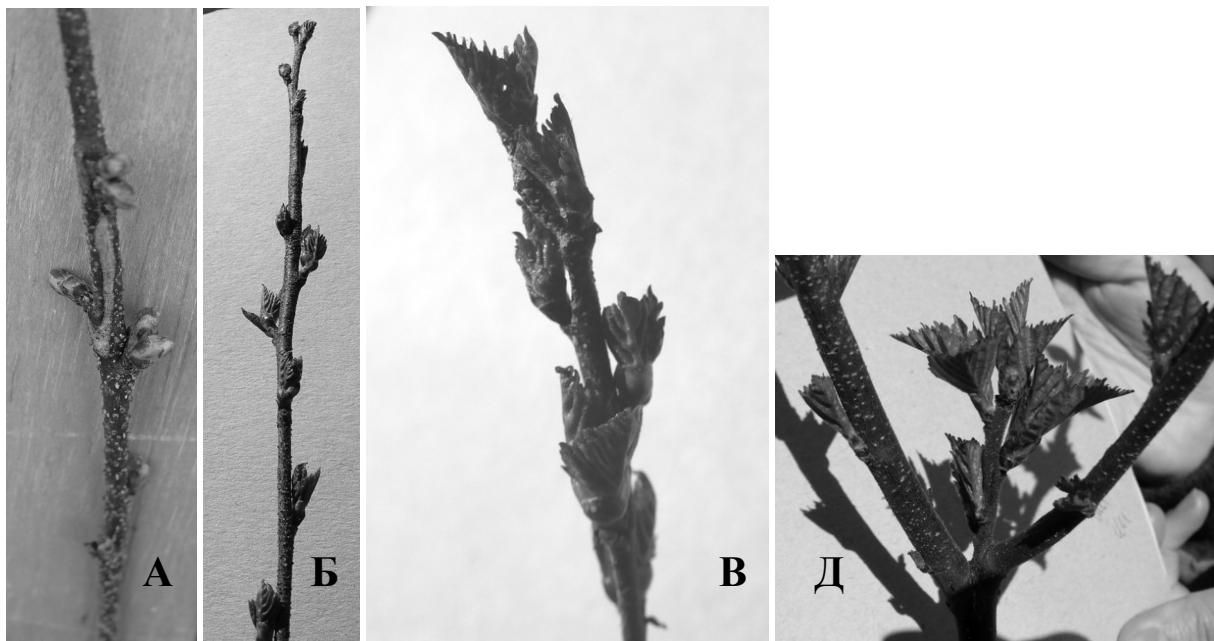


Рисунок 1. Скученность почек на побегах карельской березы.

Апикальное доминирование и апикальный контроль являются центральными факторами, определяющими рисунок и архитектуру кроны [3]. Апикальный контроль относится к регулированию роста ветвей разных порядков, т. е. к росту после разворачивания почки. Форма кроны березы повислой

может быть описана как проявление высокой степени апикального контроля [9], тогда как у растений карельской березы короткоствольной и кустообразной форм роста очевидно значительное ослабление апикального контроля. Сближенное положение почек на ауксибласте – характерная черта карельской березы. В ряде случаев междоузлия сильно укорочены и почки сближены, но сохраняется спиральное расположение (рис. 1Б, 1В, 1Д), иногда это супротивное расположение или «скупенность почек» (рис. 1А), крайним проявлением которых становится образование у березы биоморфы – аэроксильный кустарник или карликовость.

Таким образом, анализ почек ауксибластов показал, что:

- 1). Морфологически почки ауксибластов и брахибластов практически не различаются.
- 2). Количество пресформированных структурных единиц в весенних почках выше чем в осенних.
- 3). В почках ауксибластов отмечен один рудиментный листочек, тогда как в почках брахибластов до трех рудиментных листочков.

- 4). Два первых эмбрионных листочка являются самыми крупными во все почках ауксибластов.

- 5). По сравнению с березой повислой карельская береза характеризуется высокой емкостью терминальных (в целом по дереву) и пазушных (верхней и нижней частей кроны) почек ауксибластов.

- 6). В нижней части кроны у березы повислой напряженность микроклиматических условий выше, в результате здесь отмечен самый высокий процент повреждения почек энтомофитными вредителями, и практически отсутствуют ростовые побеги.

- 7). В средней части кроны для березы повислой характерно повышенное содержание почек с количеством эмбрионных листочков пять-шесть, что может свидетельствовать о предпочтительном развитии данных почек по типу ростовых побегов.

- 8). Ослабление апикального доминирования и апикального контроля приводит к формированию у карельской березы растений короткоствольной и кустообразной форм роста.

Следовательно, большее количество листьев первого поколения, разворачиваемых на ауксибластах карельской березы, обусловлено более высокой емкостью у нее весенних почек, а интенсивность прохождения фенофаз, разverzание почек и разворачивание листьев первого поколения, можно объяснить особенностями метаболизма карельской березы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Champagnat P.* Rest and activity in vegetative buds of trees // *Ann. Sci. For.* 1989. № 46. P. 9–26.
2. *Cline M.G.* Concepts and terminology of apical dominance // *Am.J.Bot.* 1997. № 84(9). P. 1064–1069.
3. *Cline M.G., Harrington C.A.* Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species // *Can.J.For.Res.* 2007. № 37. P. 74–83.
4. *Gross H.I.* Crown deterioration and reduced growth associates with excessive seed production by birch // *Can. J. Bot.* 1972. № 50. P. 2431–2437.
5. *Halle F., Oldeman R., Tomlinson P.* Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Heidelberg. 1978
6. *Kozłowski T.T.* Growth and development of trees. Volume 1. Seed germination, ontogeny, and shoot growth. NY. 1971
7. *Kozłowski T.T., Clausen J.J.* Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants // *Can. J.Bot.* 1966. № 44. P. 827–843.
8. *Macdonald A.D., Mothersill D.H., Caesar J.C.* Shoot development in *Betula papyrifera*. III. Long-shoot organogenesis // *Can.J.of Bot.* 1984. № 62, P. 437–445.
9. *Maillette L.* Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds // *J. of Applied Ecology.* 1982. № 19. P. 203–218.
10. *Schmitt U., Jalkanen R., Eckstein D.* Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. In the Northern Boreal Forests in Finland // *Silva Fennica* 2004. № 38(2). P. 167–178.
11. *Евдокимов А.П.* Биология и культура карельской березы. 1989. Л., 226 с.
12. *Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А.* Структурные аномалии стебля древесных растений, М. 2003. 279 с.
13. *Любавская А.Я.* Карельская береза. М., Изд-во Лесная пр-ть., 1978, 157 с.
14. *Николаева Н.Н., Лери М.М., Веселкова Л.Л.* Морфометрия вегетативных почек березы: брахибласты // *Мат. Междун. конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растения под воздействием факторов среды»* Петрозаводск. 2011.

15. Николаева Н.Н., Новицкая Л.Л. Структурные особенности ассимиляционного аппарата и формирование аномальной древесины карельской березы / Лесоведение. 2007. № 1. С.70–73.
16. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008, 143 с.
17. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. «Советская наука». 1952. 391 с.
18. Соколов Н.О. Карельская береза. Л., 1959. 116 с.

STRUCTURAL ORGANIZATION OF 1-YEAR-OLD SEEDLINGS OF BIRCH

Nikolaeva N.N.¹, Leri M.M.²

¹ Forest Research Institute Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St.11, Petrozavodsk, Karelia, Russia, E-mail: nnnikol@krc.karelia.ru

² IAMR Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St.11, Petrozavodsk, Karelia, Russia,

Abstract. A plant is a unified entity the organs of which carry out different functions and are joined by a vascular system which is able to integrate metabolism of a particular organ for the benefit of the whole plant. Thus by the end of the first vegetation season all birch groups form the same structural elements. However their quantity and the level of development differ. Namely, the following: 1) *Betula pubescence* show a tendency to the formation of higher stem and it's active radial growth provided by the development of a powerful assimilation apparatus and actively growing root system. 2) Typical features of curly birch (*Betula pendula* var. *carelica* Roth) are: high differentiation of plants in height, intensive formation of sylleptic shoots (in number and length) and specific weight of buds being higher than in two other groups of birches. Root system is notable for it's good developed net of thin rootlets. 3) Silver birch (*Betula pendula*) has a minimum contribution of the amount of shoots and buds to the total plant mass and along with this has a maximum biomass of stem in comparison to *B. pubescence* and curly birch.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ БЕРЕЗЫ

Николаева Н.Н.¹, Лери М.М.²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, E-mail: nnnikol@krc.karelia.ru

² Учреждение Российской академии наук ИПМИ Карельского научного центра РАН, E-mail: leri@krc.karelia.ru

Введение. Структурная организация однолетних сеянцев березы кажется нам очевидной. Однако, здесь возможно проявление особенностей роста, которые в дальнейшем будут способствовать более успешной конкуренции за выживание по сравнению с другими растениями. В качестве объектов исследования нами были определены три группы берез, которые во взрослом состоянии различаются габитусом, относительной скоростью роста, текстурой древесины (береза пушистая и береза повислая – прямослойной, карельская береза – узорчатой) и т. д.

Материалы и методы. Семена березы созревают в середине или конце лета. В природе проростки березы можно встретить осенью и весной. На протяжении всего исследования мы использовали весенний посев семян березы повислой (б.п.), березы пушистой (б.пуш.) и карельской березы (б.к.) в условия теплицы. Материал для измерений отбирали в конце августа – начале сентября на протяжении трех лет. Для анализа морфометрических характеристик листьев были привлечены дискриминантный и дисперсионный анализы.

Результаты и обсуждение. У однолетних сеянцев изучаемых берез наблюдался довольно большой разброс значений по **высоте** и **диаметру** сеянцев (рис. 1А). Общеизвестно и широко принято деление растений карельской березы на растения с узорчатой и безузорчатой текстурой древесины и подразделение первой группы растений по формам роста [2, 6]. Мы придерживаемся классификации, предложенной Н.О.Соколовым [6]: высокоствольные, короткоствольные и кустовидные растения. Было замечено, что растения узорчатых форм резко отличаются друг от друга по высоте и диаметру. Можно предположить, что высокоствольные и безузорчатые в дальнейшем особи, обладающие максимальной энергией роста, уже в первый год развития скорее всего будут составлять группу самых высоких растений.