

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.

В связи с этим мы рассортировали все имеющиеся растения по следующей шкале: растения высотой до 30 см, 30–50 см, 50–70 см и более 90 см (табл.). Хорошо прослеживается закономерность – чем выше растение, тем больше диаметр основания стебля (рис. 1Б). Можно сказать, что и для характеристик «количество побегов» и «длина побегов» сохраняется указанная закономерность – с увеличением высоты растения значения данных характеристик возрастают.

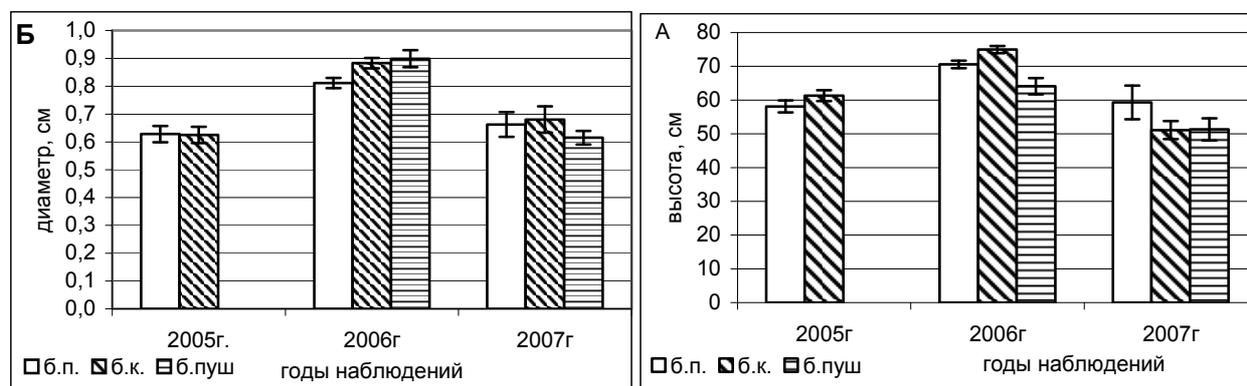


Рисунок 1. Высота и диаметр 1-летних сеянцев берез по годам.

Таблица. Распределение растений в зависимости от высоты стволика, %

Группы берез	Высота растений				
	до 30 см	30–50 см	50–70 см	70–90 см	более 90 см
Б.п. 2005 г.	37	29	15	11	9
Б.к. 2005 г.	32	25	19	15	9
Б.п. 2006 г.	27	32	23	15	3
Б.к. 2006 г.	31	29	21	18	1
Б.пуш. 2006 г.	21	47	23	8	1

Примечание: Б.п. – береза повислая, Б.к. – карельская береза, Б.пуш. – береза пушистая.

Согласно полученным данным (табл.), около половины сеянцев березы пушистой попадает в группу с высотой «30–50 см» и лишь незначительное количество вырастает до высоты более 70 см. Почти синхронное распределение сеянцев по группам роста мы отметили для березы повислой и карельской березы.

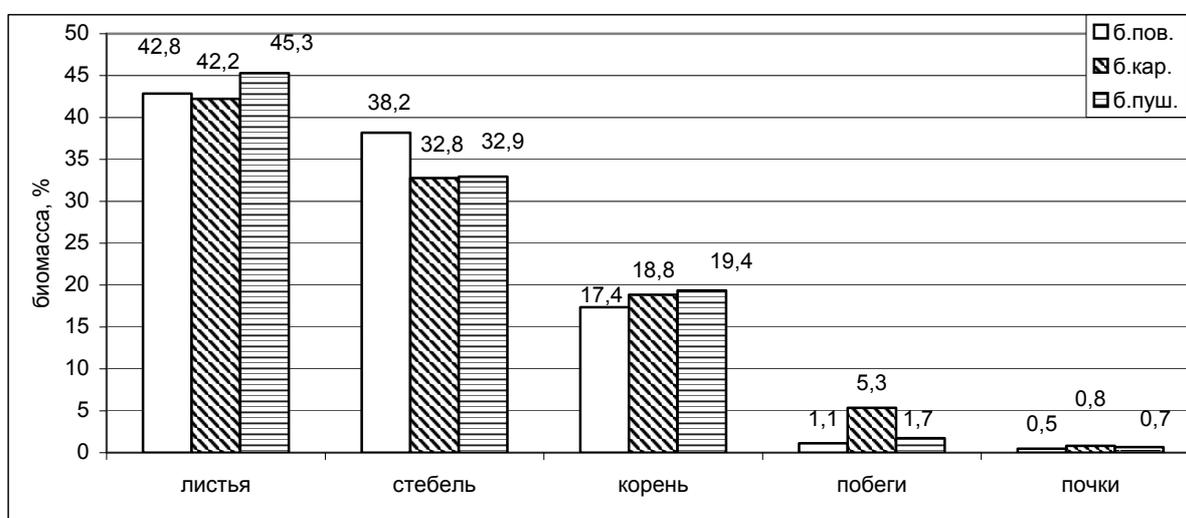


Рисунок 2. Распределение биомассы органов и их частей в пределах целого растения.

Обозначения как на рис. 1.

Израсходовав резервы семени на первоначальном этапе, проростки нуждаются в построении ассимиляционного аппарата, способного удовлетворять запросы развивающегося организма. Отметим, что листья представляют 42–45 % **биомассы** однолетнего сеянца (рис. 2). У изучаемых берез вклад стебля и корня в общую биомассу растения (рис. 2) составляет более 50 %.

В кроне березы наблюдается четыре основных типа побегов: укороченные вегетативные (брахибласты), укороченные генеративные с женскими соцветиями, удлиненные вегетативные (ауксибласты) и удлиненные генеративные с мужскими соцветиями [1, 6]. В кроне сеянцев со второго года развития и до определенного возраста мы можем обнаружить лишь два из указанных выше типов побегов – брахибласты и ауксибласты, и лишь после достижения растением репродуктивной фазы – генеративные побеги. В первый год вегетации у древесных идет формирование стебля, и только у некоторой части сеянцев отмечается образование боковых побегов. В данном случае мы определяем эти боковые побеги как **силлептические**: зачатки почек в пазухах самых верхних, еще разворачивающихся листьев начинают сразу прорастать, не проходя стадии внутрипочечного развития, это боковые побеги, растущие одновременно с главным побегом. Поверхность листа из почки, в пазухе которого идет формирование силлептического побега, достигает значительной площади, первое междоузлие бывает очень коротким и заканчивается слабо развитым листочком, второе междоузлие – самое длинное на побеге, в основании силлептического побега отсутствует «почечный след».

У карельской березы активное формирование кроны начинается с формирования силлептических побегов уже в однолетнем возрасте. У 63 % растений б.к. были отмечены силлептические побеги, и их количество доходило до 5 штук на растение, что было максимальным для исследуемых берез. Масса, приходящаяся на побеги, у карельской березы оказалась выше, чем у берез повислой и пушистой более чем в 3 и 4 раза, соответственно, еще и в связи с тем, что развитие в длину силлептических побегов у растений карельской березы было также максимальным.

Необходимо отметить, что формирование силлептических побегов (от одного до трех) отмечено у 70 % однолетних растений березы пушистой и лишь у 31 % растений березы повислой. Уже на начальном этапе онтогенеза просматривается тенденция интенсивного роста в высоту для березы повислой и приоритет увеличения диаметра ствола и формирования побегов для березы пушистой.

Морфометрическая характеристика **листьев**. Значения квадратов расстояний Махаланобиса между рассматриваемыми группами показывают, что наиболее значимые различия обнаруживаются, как и предполагалось, между группами берез повислая-пушистая, и карельская-пушистая (рис. 3). С помощью построенных дискриминантных функций была проведена классификация наблюдений в рассматриваемые группы. Наиболее высокий процент – у растений березы пушистой.

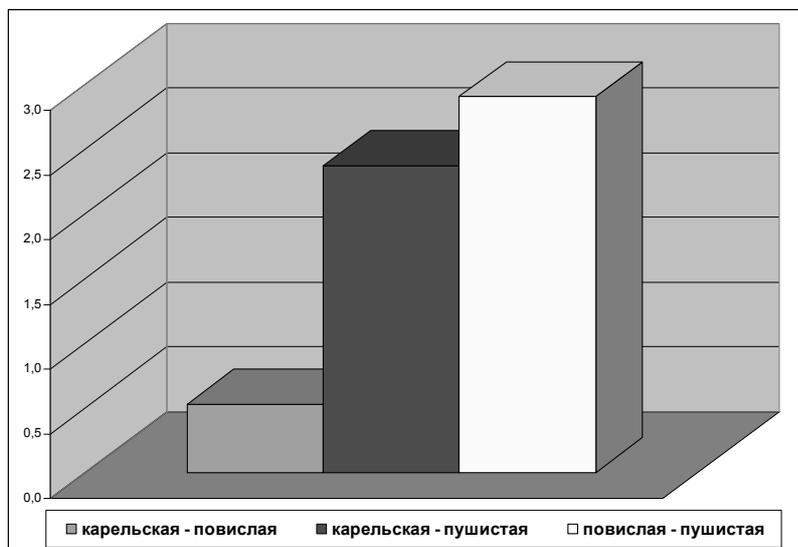


Рисунок 3. Квадраты расстояний Махаланобиса.

Результаты проведенного статистического анализа (методами дисперсионного анализа, по критериям Левена и Брауна-Форсайта, расчет значения квадратов расстояний Махаланобиса)

са) показали, что по большинству морфометрических характеристик листовой поверхности растения березы пушистой достоверно отличались от березы повислой и карельской березы уже в первый год развития. Структурная организация и увеличенная, по сравнению с двумя другими группами, площадь ассимилирующей поверхности у сеянцев карельской березы, дают возможность предположить, что различия в морфометрических характеристиках, при сравнении с березой повислой на уровне тенденций в самом начале развития, в дальнейшем способствуют возможности реализации программы аномального развития проводящих тканей у карельской березы.

По вкладу **почек** в общую биомассу растения береза пушистая и карельская береза опережали березу повислую (рис. 2). Следует отметить, что при большом разбросе значений высоты сеянцев различия по количеству почек на стволе оказались не столь значительными. В группе берез высотой до 30 см количество почек находилось в пределах 12 штук на растение, тогда как при высоте 50–70 см – 15–19 штук. Это свидетельствует о том, что возможности растения не безграничны, даже в благоприятных условиях теплицы. Расходование текущих ассимилятов на построение стебля и формирование пресформированных структур в почках сбалансированы.

Максимальные размеры почек зафиксированы у карельской березы (рис. 4), несколько меньшие у березы пушистой и самые мелкие – у березы повислой. Интересно, что с увеличением количества пресформированных структур большим изменениям была подвержена «длина почки», которая последовательно уменьшалась, тогда как «ширина почки» у б.п. и б.пуш. практически не изменялась, а у карельской березы – увеличивалась. Заметим, что максимальное число эмбриональных листочков (10 шт.) содержали только почки карельской березы. В отличие от данных, полученных нами для взрослых растений березы [3], достигших генеративной фазы, наполненность почек 1-летних сеянцев оказалась значительно выше. У взрослых растений максимальное количество эмбриональных листочков в почках в верхней части кроны (наиболее активно растущей) достигало 7 листочков [4].

Оказалось, что у б.п. максимальную длину имели почки, содержащие 7 эмбриональных листочков; у б.к. – также 7-листные почки, но 8-листные почки имели большую ширину; у березы пушистой – размеры 7- и 8-листных почек практически совпали и были максимальными. В связи с этим интересно оценить процентное соотношение почек с разным количеством пресформированных структур (рис. 5).

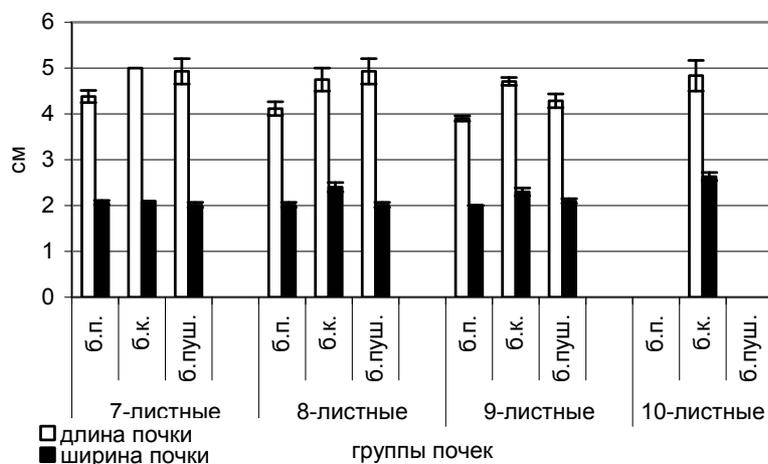


Рисунок 4. Размеры почек, содержащих разное количество пресформированных структур у 1-летних сеянцев березы.

Обозначения как на рис. 1.

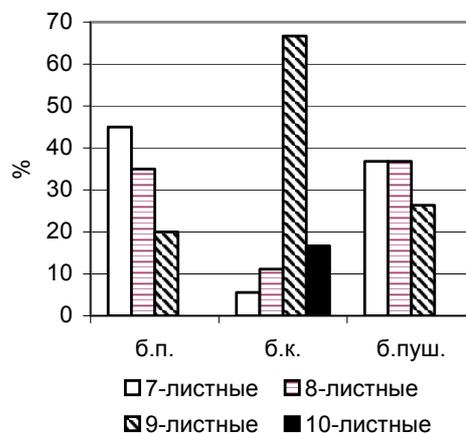


Рисунок 5. Соотношение почек у 1-летних сеянцев березы, содержащих разное количество пресформированных структур.

Обозначения как на рис. 1.

По нашим данным, основную массу почек у карельской березы составляют 9-листные, у б.п. – 7-листные и у б.пуш. равная доля приходится на 7- и 8-листные почки. Размеры эмбриональных листочков в почках имели тенденцию, отмеченную для почек взрослых растений [3] – первые два листочка самые крупные, размеры последующих убывают в акропетальном направлении. Отметим, что размеры эмбриональных листочков, с третьего по седьмой, последовательно увеличивались от 7- к 9-листным почкам, и были максимальными в 9-листных почках. Если у б.пуш. первые два эмбриональных листочка отставали по размерам от б.п. и б.к. практически во всех типах почек, то, начиная с третьего листочка в 8- и 9-листных и с четвертого в 7-, 8- и 9-листных, б.пуш. выравнивается, а иногда и опережает б.п. и б.к. (по размерам четвертого, пятого листа в 8-листных и третьего листа в 9-листных почках).

Таким образом, на начальном этапе онтогенеза для растений карельской березы отмечена тенденция, свойственная для растений, достигших генеративной фазы – формирование крупных почек, несущих большее количество пресформированных структур, по сравнению с березой повислой.

Последний рассмотренный показатель – **корневая система**. Мы установили, что до 20 % биомассы у сеянцев к концу первого года вегетации сосредоточено в корнях (рис. 2). Корневая система березы во взрослом состоянии представлена двумя частями – поверхностной и системой главного корня, уходящей вглубь. Роль главного корня сводится, в основном, к роли якоря, повышающего устойчивость дерева, а участие в процессе питания становится менее значительной. В течение первых нескольких лет развитие корневой системы идет по типу стержневой: активно растет главный корень. По нашим данным, в среднем длина корневой системы 1-летних растений изучаемых берез находится в пределах 20–30 см. Вместе с тем, идет активное формирование боковых корешков. У берез повислой и пушистой более выраженная стержневая корневая система, тогда как у карельской березы наблюдалась тенденция к развитию мочковатой корневой системы: менее выражен центральный корень, а близкие по размерам боковые корни и система тонких корешков образуют четко выраженную густую сеть. Интересно, что при несколько меньших значениях длины корневой системы береза пушистая имеет более высокий показатель биомассы, приходящийся на массу корней по сравнению с карельской березой и березой повислой.

Растение представляет собой целостный организм, органы которого выполняют различные функции и объединяются проводящей системой, способной интегрировать метаболизм отдельного органа на пользу всему растению. Таким образом, к концу первого сезона вегетации у всех групп берез формируются одинаковые структурные элементы. Однако их количество и степень развития различаются, а именно:

1. У березы **пушистой** прослеживается тенденция к формированию высокого стебля и его активному радиальному росту, обеспеченному развитием мощного ассимиляционного аппарата и активно растущей корневой системой.

2. У **карельской** березы характерна высокая дифференциация растений по высоте, интенсивное формирование силлептических побегов (по количеству и в длину), удельная масса почек выше, чем у двух других групп берез. Корневая система отличалась наличием хорошо развитой сети тонких корешков.

3. Береза **повислая** обладала минимальным вкладом массы побегов и почек в общую массу растения и, вместе с тем, максимальной биомассой стебля по сравнению с березой пушистой и карельской березой.

Отметим наличие положительной корреляции между увеличением высоты стебля и рядом параметров (длина корней, диаметр корневой шейки, количество почек, количество и длина побегов) у всех берез.

Если принять, что в нашем исследовании все растения росли в идентичных условиях, то отмеченные нами различия структурной организации и распределения биомассы среди сеянцев можно отнести на счет различий стартовых условий у каждой из групп берез и наследуемых особенностей метаболизма. Проростки имеют единственный источник питательных веществ – семя. У исследуемых берез возможны различия, как по количеству, так и по формам запасных веществ семени. Данный вопрос будет предметом последующих исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. Артюшенко З.Т., Соколов С.Я. О росте пластинки листа у некоторых древесных пород // Бот. ж. 1952. № 37. С. 110–128.

2. Любавская А.Я. Карельская береза. М., Изд-во Лесная пр-ть., 1978, 157 с.
3. Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины // Автореф. дисс....канд. биол. Наук. 2004. С-Пб., 25 с.
4. 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 растений под воздействием факторов среды», Петрозаводск, 2011.
5. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. «Советская наука», 1952. 391 с.
6. Соколов Н.О. Карельская береза. Л., 1959. 116 с.

MECHANISMS OF INDUCTION OF WOODY PLANTS ABNORMAL CAMBIAL GROWTH ON AN EXAMPLE OF KARELIAN BIRCH

Novitskaya L.L.

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: novits@krc.karelia.ru

Abstract. Analysing the whole set of resultant data one arrives at a generalized concept of Karelian birch-type development abnormalities in woody plants, which appears as a chain of interrelated statements and comprises the mechanisms of patterned wood formation and inheritance, and problems of Karelian birch genesis. According to this concept, Karelian birch is an ecological form of silver birch that appears in areas with a favourable climate under a specific combination of environmental factors including temperature, light, soil moisture and fertility, which united action causes a rise in sucrose content in the phloem exudate, which, in turn, induces a change in the programme of cell development in the cambial zone and leads to formation of structural abnormalities known as «Karelian birch figured wood». These structural abnormalities are within the normal range of response of silver birch genotype. From the viewpoint of the organism functional condition, Karelian birch is an example of metabolic disorder. Inheritance of metabolic disorders is quite a widespread natural phenomenon. The process may involve epigenetic inheritance. Such inheritance is unsteady: the tendency for abnormal development in Karelian birch progeny may either show quite late in the ontogeny (if at all), or may grow stronger or weaker (up to normalization of the structure) depending on changes in environmental conditions.

МЕХАНИЗМЫ ИНДУКЦИИ АНОМАЛЬНОГО КАМБИАЛЬНОГО РОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Новицкая Л.Л.

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

Камбиальный рост древесного растения осуществляется за счет фотоассимилятов, поступающих из кроны. Основной транспортной формой фотоассимилятов является сахароза, которая доставляется в зоны потребления по ситовидным трубкам флоэмы. Таким образом, сахароза служит исходным субстратом для всех биохимических реакций, лежащих в основе камбиального роста. Однако значение сахарозы в тканях растений не ограничивается ее биохимической функцией, она играет важную роль в процессах осморегуляции и выполняет регуляторную функцию, поскольку задействована в экспрессии генома [14–18, 20, 22]. Совокупность транспортной, биохимической, регуляторной и осмотической составляющих придают сахарозе статус вещества, играющего особую роль в морфогенезе растительного организма.

Направление и скорость транспорта определяются разницей концентраций сахарозы в ситовидных трубках в донорной и акцепторной зонах проводящей системы. Нормальное осуществление флоэмного транспорта возможно только при условии поддержания относительно невысокого уровня сахарозы в зоне разгрузки. В стволе это происходит в результате оттока сахарозы из ситовидных трубок в центростремительном (к камбию и ксилеме) и центробежном (к периферии коры) направлениях, где она расходуется на формирование типичных для вида структурных элементов ксилемы