

около 5 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. В малооблачные дни 19.08.2002 г и 20.08.2002 г при средней за день солнечной радиации около 550 Вт м<sup>-2</sup> и в таких же условиях водообеспеченности интенсивность фотосинтеза стала около 14 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>, дыхание ствола же осталось практически на таком же уровне, около 5 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Таким образом, непосредственной взаимосвязи дыхания ствола с интенсивностью фотосинтеза не наблюдается, а недостаток влаги действует на эти процессы по-разному.

Таким образом, соотношение NPP/GPP в разных условиях окружающей среды не остается постоянным, а изменяется в значительных пределах.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 06-04-48888).*

#### Литература

Головкин Т. К. Система показателей в исследованиях роли дыхания в продукционном процессе // Физиология растений. 1985. Т. 32. Вып. 5. С. 1004—1013.

Молчанов А.Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 136 с.

Молчанов А.Г. Фотосинтетическая продуктивность дубового древостоя в различных условиях водообеспеченности // Физиология растений, 2005. Т. 52. № 4. С. 522—531.

Молчанов А.Г. Баланс CO<sub>2</sub> в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. – Тула: Гриф и К, 2007. – 284 с.

Waring R.H., Landsberg J.J. Williams M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production // Tree physiology. 1998. V.18. P.129–134.

Gifford R.M. Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon cycle research // Functional plant biology. 2003. V. 30. P. 171–186.

## ОГРАНИЧЕНИЕ АРЕАЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Новицкая Л. Л.

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Изучение механизма формирования структурных аномалий проводящих тканей древесных растений показало, что формирование узорчатой древесины по типу карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) происходит при условии притока в камбиальную зону избытка ассимилятов (Новицкая, 1997, 2000; Коровин и др., 2003; Novitskaya, Kushnir, 2006).

Индукция аномального роста и развития карельской березы происходит на фоне активизации функций роста и запасаения. Масштабы ростовых процессов указывают на то, что в данном случае активно задействован симпластный транспортный канал, т.е. экспорт сахаров из листьев происходит с участием плазмодесм. Известно влияние температуры на функциональное состояние плазмодесм, а также тесная взаимосвязь между экспортом сахаров, уровнем фотосинтеза и водным статусом клеток мезофилла (Гамалей, 1990, 2004). Исходя из этого можно ожидать, что формирование узорчатой древесины у березы происходит в определенном диапазоне факторов среды, включая: 1) хорошее освещение (благоприятствует синтезу сахаров), 2) температуру не ниже 15°C (благоприятствует интенсивному оттоку сахаров из листьев), 3) умеренную влажность почвы (благоприятствует синтезу и оттоку сахаров), 4) относительно невысокий уровень почвенного плодородия.

Несоблюдение первых трех условий, например, затенение, низкие температуры, недостаток влаги или заболачивание почвы, ограничивают синтез и приток сахаров в зону деятельности камбия. Что касается плодородия почвы, то здесь необходимо отметить следующее. Очень бедные почвы отрицательно сказываются как на синтезе сахаров (при дефиците N ослабляется синтез хлорофилла), так и камбиальном росте, поскольку при недостатке азота он в основном перехватывается листьями, и обеспечение камбиальной зоны происходит по остаточному принципу. В этой ситуации рост тканей ствола сильно тормозится, древесина представлена в виде узких годичных колец обычного строения.

Рассмотрим, каким образом сказывается на развитии структурных аномалий повышение уровня плодородия почвы. Клетки камбия, как клетки типичной меристемы, имеют специфические черты строения. Среди них наиболее важные – большой объем гиалоплазмы (белковый матрикс цитоплазмы) и ее высокая электронная плотность (показатель высокой насыщенности белковыми соединениями), а также обилие свободных рибосом, заполняющих все пространство между органеллами (Данилова, Кашина, 1980). Следовательно, активное деление клеток камбия возможно только при достаточной обеспеченности азотистыми соединениями.

Углерод поставляется в камбиальную зону в виде транспортных сахаров. Сахара служат субстратом дыхания многочисленных митохондрий и исходным материалом для синтетических процессов, в частности, синтеза полисахаридов клеточных стенок делящихся клеток. Таким образом, деятельность камбия зависит от притока азот- и углерод-содержащих соединений. Более того, особенности камбиального роста, очевидно, определяются C/N отношением в камбиальной зоне. Примем за условную «норму» диапазон величин C/N отношения, при которых наблюдается значительное преобладание приростов ксилемы над приростами флоэмы с сохранением типичных для вида их структурных характеристик. Следует ожидать, что существенные отклонения этого отношения в ту или другую сторону будут иметь определенные морфогенетические последствия, вызванные необходимостью утилизировать «избыток» сахаров или «избыток» азотистых соединений.

Метаболизация сахаров связана с синтезом запасных соединений (крахмал, липиды, фенолы) и полисахаридов клеточной стенки (пектиновые вещества, гемицеллюлозы, целлюлоза), а также ее лигнификацией. Поэтому утилизация «избытка» сахаров может происходить через увеличение количества клеток запасающей паренхимы и в коре, и в древесине. Разрастание паренхимы коры приводит к увеличению ее толщины. Кроме того, избыток сахаров индуцирует образование в коре скоплений склерид с толстыми лигнифицированными оболочками. Со стороны древесины избыток сахаров утилизируется через увеличение доли лучевой и аксиальной (вертикальной) паренхимы вплоть до образования сплошных прослоек паренхимной ткани с толстыми лигнифицированными оболочками. Такие структурные изменения коры и древесины наблюдаются при развитии аномалий ствола карельской березы.

Главный путь использования азота в клетке – синтез белковых соединений протопласта, следовательно, утилизация «избытка» азота возможна только через увеличение количества содержащих протопласт клеток. В тканях ствола это клетки паренхимы. На фоне относительного «дефицита» сахаров преимущественное развитие в данном случае получает паренхима коры, для клеток которой характерны тонкие неодревесневшие оболочки. Отличительной особенностью внешней морфологии ствола таких растений становится очень толстая кора. Включения паренхимы в древесине, напротив, развиты в меньшей степени. Наружные слои коры в процессе ее интенсивного роста растрескиваются, в толще коровой паренхимы закладываются новые дуги периферической латеральной меристемы – феллогена. Это приводит к изоляции наружных слоев коры и образованию мертвой корки. По мере увеличения плодородия почвы абсолютная величина «избытка» азота возрастает, толщина коры, и, особенно корки, увеличивается. У березы максимальным выражением этих тенденций становится появление грубокорых форм. По анатомо-морфологическим особенностям строения древесина грубокорой формы березы повислой (*Betula pendula*) имеет сходство с карельской березой. В то же время паренхимная ткань в древесине грубокорой березы развита намного слабее. Рисунок здесь не имеет четкой выраженности. Он образуется за счет разбросанных на большом расстоянии друг от друга окруженных свилью темных пятен включений паренхимы, располагающихся одиночно или группами.

Исследования показали, что условия произрастания карельской березы в пределах ее первичного (естественного) ареала соответствуют теоретически рассчитанным требованиям, представленным в пунктах 1–4.

1. Свет. Начиная с первых авторов, все исследователи карельской березы отмечали, что она встречается только на хорошо освещенных участках. Это могут быть одиночно стоящие деревья, или их небольшие группы, окраины древостоев или древостои с низкой полнотой. При затенении карельская береза значительно теряет в качестве рисунка древесины вплоть до его полного исчезновения, и наоборот, осветление может привести к резкому проявлению узорчатости там, где ее раньше не наблюдалось. Таким образом, для развития узорчатой древесины березы хорошая освещенность мест произрастания является главным и неотъемлемым требованием.

2. Температура. Северная граница ареала карельской березы находится ниже или практически совпадает с линией изотермы 16°C. Как было отмечено ранее, понижение температуры, начиная с 15°C, тормозит отток сахаров из клеток мезофилла.

3. Влажность почвы. По данным А.П. Евдокимова (1989), наиболее подробно изучившего этот вопрос, карельская береза обычно приурочена к свежим (85%) и реже влажным (15%) гигротопам с увлажнением, оптимальным для многих лесообразователей; если это супесчаные почвы, то вблизи обычно залегают грунтовые воды. На болотных почвах она встречается крайне редко, обычно это одиночные сильно угнетенные растения.

4. Плодородие почвы. Сопоставление ареала карельской березы с картой почв Евразии показывает, что весь ареал находится в пределах подзолистых и дерново-подзолистых почв, причем большая часть ареала приходится на зону дерново-подзолистых почв. Очевидно, уровень плодородия дерново-подзолистых почв соответствует уровню, который мы обозначили как относительно невысокий.

Западнее дерново-подзолистых почв на территории Европы находятся бурые лесные и коричневые почвы, южнее – серые лесные почвы и черноземы. Это все более плодородные почвы, по сравнению с почвами ареала карельской березы.

В соответствии с почвенно-географическим районированием бывшего СССР (Почвы СССР, 1979) ареал карельской березы на этой территории находится в пределах Карельской провинции поверхностно-подзолистых почв карликовых и маломощных подзолов и Прибалтийской и Белорусской провинций дерново-подзолистых слабогумусированных почв. Восточнее ареала карельской березы располагаются Среднерусская провинция дерново-подзолистых среднегумусированных почв и Вятско-Камская провинция дерново-подзолистых высокогумусированных почв и дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом. Уровень их плодородия также выше, по сравнению с почвами в пределах ареала карельской березы.

Приведенные данные позволяют сделать вывод, что диапазон экологических условий, в которых у березы может формироваться узорчатая древесина, довольно узок. Этим, очевидно, можно объяснить, что ареал карельской березы прерывистый, т.е. в пределах области естественного распространения лесов она никогда не образует, а встречается в виде сильно разобщенных, разных по численности особей популяций, небольших биогрупп или отдельных деревьев.

#### Литература

- Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.  
 Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. С.-Пб., 2004. 422 с.  
 Данилова М.Ф., Кашина Т.К. Апикальные меристемы // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Ред. М.Ф. Данилова, Г.М. Козубов. Петрозаводск, 1980. С. 17–40.  
 Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 226 с.  
 Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносоев Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2003. 280 с.  
 Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.  
 Новицкая Л.Л. Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола древесных растений. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. С.-Пб., 2000. 41 с.  
 Почвы СССР. М., 1979. 380 с.  
 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. V. 25. № 1. P. 18–29.

## АКТИНОРИЗНЫЕ КЛУБЕНЬКИ У РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

Перк А.А., Петров К.А.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Среди азотфиксирующих растений особое внимание всегда привлекали бобовые (*Fabaceae*), образующие клубеньки на корнях с участием бактерий *Rhizobium* и других близких родов. Но помимо их, существует еще около 200 цветковых видов из 8 семейств, способных к симбиотической азотфиксации (Калауцкий, Парийская, 1982; Wall, 2000). Они относятся к группе актиноризных растений, которые формируют клубеньки с другими прокариотами – актиномицетами рода *Frankia*. Этот симбиоз в природных условиях способствуют обогащению почвы элементами питания (до 200 кг азота/га в год). К наиболее известным древесным растениям-азотфиксаторам умеренных широт относят ольховник – *Dusheckia* Oriz. (= *Alnaster* (Spach)) и ольху – *Alnus* Mill., единственных представителей *Betulaceae*, способных образовывать актиноризму.

В Азиатской части России, включая Якутию, род *Dusheckia* представлен только одним видом – ольховником кустарниковым (*D. fruticosa* (Rupr.) Pouzar), который является растением-эдификатором подлеска тайги и доходит до высоких широт (71° с.ш.). В средней и южной Якутии значительно менее распространена ольха пушистая – *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. (Коропачинский, Встовская, 2002). Однако ряд ученых продолжают включать ольховник в род ольхи на основании некоторых общих морфологических признаков (Банаев, Шемберг, 2000).

В научной литературе не имеется конкретных описаний клубеньков на корнях у ольховых пород в Якутии (территория 3,1 млн. км<sup>2</sup>) и ближайших регионов. Более того, в единственной монографии по корневым системам древесных растений криолитозоны при описании ольховника о встречаемости этих образований ничего не говорится (Дохунаев, 1988). Описание только наземных органов имеется по ольхе пушистой в Сибири и на Дальнем Востоке (Банаев, Шемберг, 2000). Лишь в зоне многолетней мерзлоты на Аляске и в северных регионах Канады отмечают наличие у ольхи клубеньков (Porfild, 1965). Но по суровости климата Якутия далеко превосходит эти области, являясь местом нахождения так называемых Полусов холода северного полушария (Верхожанск, Оймякон).