

На правах рукописи



НИКОЛАЕВА Надежда Николаевна

**Формирование листового аппарата
у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth.)
с разной текстурой древесины**

03.00.05 - «Ботаника»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург 2004

Работа выполнена в лаборатории физиологии и цитологии
древесных растений Института леса Карельского научного
центра РАН

Научный руководитель доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Новицкая Людмила Людвиговна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН
Гамалей Юрий Владимирович

доктор биологических наук,
профессор
Марковская Евгения Федоровна

Ведущая организация **Московский государственный
университет леса**

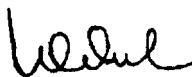
Защита состоится "24" ноября 2004 г. в 14:00 часов на заседании
диссертационного совета К 002.211.01 при Ботаническом институте
им. В.Л. Комарова РАН по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург,
ул. Проф. Попова, 2., тел.: (812)2341237, факс: (812)2344512.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института
им. В.Л. Комарова РАН

Автореферат разослан " _

2004 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Юдина О.С.

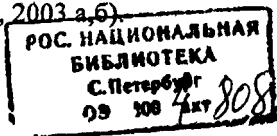
ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Исследование механизмов регуляции роста и развития древесных растений является одной из приоритетных задач биологии. Основную ценность лесных древесных пород составляет их древесина. Формирование древесины происходит в результате деятельности камбия, гетеротрофность которого ставит его в полную зависимость от притока фотоассимилятов, образующихся в листьях древесного растения.

Конечным продуктом фотосинтеза является сахароза. Она же является основной транспортной формой углерода у растений. У большинства древесных растений, в том числе у березы, фотоассимиляты поступают из листьев в камбиальную зону, в основном, в виде сахарозы.

В последнее десятилетие появилось много работ, в которых авторы демонстрируют, что транспортные сахара - в первую очередь сахароза и глюкоза, влияют на регуляцию генов, отвечающих за фотосинтез, акцепторный метаболизм и защитные реакции растений (Graham, 1996; Koch, 1996; Smeekens, 1998, 2000; Roitsch, 1999, 2003; Sheen et al., 1999; Wobus, Weber, 1999; Yu, 1999; Pego et al., 2000; Rolland et al., 2002; Sinha et al., 2002; Rook, Bevan, 2003; Gibson, 2004; и др.). На травянистых видах продемонстрирован высокий потенциал к изменению программы развития растений в ответ на снабжение сахарами. Установлена роль глюкозы в индукции и поддержании клеточных делений (Borisjuk et al., 1998; Meijer, Murrant, 2000; Riou-Khamlichi et al., 2000; Halford, Dickinson, 2001; Newcomb et al., 2003). Выявлены сахарозо-специфичные регуляторные пути (Chiou, Bush, 1998; Rook et al., 1998; Wobus, Weber, 1999; Borisjuk et al., 2002, 2003). Так, показано влияние повышающихся концентраций сахарозы на регуляцию перехода от роста делением клеток к росту клеточным растяжением и формированию запасующих тканей (Perl et al., 1991; Simko, 1994; Weber et al., 1997a,b, 1998; Xu et al., 1998; Wobus, Weber, 1999; Borisjuk et al., 2002, 2003; Viola et al., 2001).

Береза повислая (*Betula pendula* Roth) является интересным объектом исследования для познания механизмов формирования тканей ствола благодаря наличию у нее форм, сильно различающихся по текстуре древесины - обычной березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) с прямостойной древесиной и березы карельской (*B. pendula* var. *carelicid*) с узорчатой свилеватой древесиной. Рисунок древесины березы карельской формируется за счет обильных включений клеток запасующей паренхимы. Исследования механизма формирования аномальных тканей ствола березы карельской показали, что отклонения от нормального роста и развития клеток и тканей, ведущие к формированию структурных аномалий древесины и коры, индуцируются повышением содержания сахарозы в проводящей флоэме (Новицкая, 1997, 1999, 2000; Коровин, Новицкая, Курносов, 2003; Новицкая, Кушнир, 2003 а, б).



Поскольку источником поступающих в ствол фотоассимилятов является листовая аппарат дерева, представляет интерес сопоставление структурно-функциональных характеристик листового аппарата у форм березы повислой, различающихся по степени проявления аномальности тканей ствола.

Цель исследования: Цель работы заключалась в изучении сезонного развития листового аппарата у форм березы повислой с разной текстурой древесины.

Задачи исследования: у трех групп берез, представленных *B. pendula* var. *pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (узорчатая форма и безузорчатая форма с волнистой древесиной)

- 1) изучить структуру листового аппарата в целом по дереву и по профилю кроны;
- 2) исследовать динамику формирования листьев на разных типах побегов;
- 3) изучить структуру почек и динамику внутривершинного развития листьев;
- 4) дать характеристику весенних фаз развития, предшествующих распусканию листьев;
- 5) определить некоторые физиолого-биохимические (оводненность, количественное содержание пигментов) и морфометрические (удельная поверхностная плотность, ассимилирующая площадь) характеристики листа, связанные с его фотосинтетической функцией;
- 6) оценить процентное соотношение массы листьев и массы скелетных частей (ветви, ствол) дерева;
- 7) сопоставить полученные данные с содержанием и динамикой накопления в стволе ассимилятов.

Научная новизна: Впервые проведены сравнительные исследования формирования листового аппарата у форм березы повислой с разной степенью отклонений от нормы в развитии тканей ствола. Установлена корреляция между степенью аномальности в строении проводящих тканей и структурно-функциональными особенностями листового аппарата. Высказано предположение о сезонной специфике донорно-акцепторных отношений между ними. Показано, что листовая аппарат узорчатых растений березы карельской лучше адаптирован к улавливанию максимально возможного количества света. Продемонстрирована принципиальная возможность того, что у березы карельской из листьев в единицу массы ствола направляется большее количество фотоассимилятов, чем у обычной березы повислой.

Практическая значимость: Выявленная взаимосвязь между структурно-функциональными особенностями листового аппарата и формированием аномальных тканей ствола березы карельской открывает

перспективу усиления декоративных качеств древесины через стимуляцию развития ассимилирующей поверхности листьев и усиление акцепторных свойств камбиальной зоны.

Организация, объем исследований и личный вклад автора: Работа выполнена в рамках бюджетных тем Института леса КарНЦ РАН «Исследование способности различных клеток и тканей березы к дифференциации, росту и развитию в природе и культуре *in vitro*» (№ гос. регистрации 01.9.50 004010), «Роль транспортной системы в нормальном и аномальном развитии древесных растений» (№ гос. регистрации 01.200.1 15157), гранта РФФИ № 02-04-49866 «Роль систем ближнего и дальнего транспорта веществ в отклонениях от нормального роста и развития древесных растений». Получен грант РФФИ № 04-04-58651 для представления результатов исследований на 14-м "Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology" (Cracow, 2004). Автором лично собран и обработан полевой материал за 1997-2003 гг.

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены на международной конференции по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 1997), V молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии» (Сыктывкар, 1998), II (X) Делегатском Съезде Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998), международной научной конференции молодых ученых «Лес, наука, молодежь» (Гомель, 1999), XIV Коми республиканской молодежной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2000), VII Молодежной конференции ботаников (Санкт-Петербург, 2000), международной конференции «Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера» (Апатиты, 2001), международной конференции молодых ученых «Леса Евразии в III тысячелетии» (Мытищи, 2001), международной конференции «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке» (Сыктывкар, 2001), II международной конференции по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 2002), V съезде Общества физиологов растений и международной конференции «Физиология растений - основа фитобиотехнологии» (Пенза, 2003), международной конференции «Проблемы физиологии растений Севера» (Петрозаводск, 2004), 14-ом международном «Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology» (Cracow, 2004), 4-ОМ международном симпозиуме РКСД «Строение, свойства и качество древесины' 04» (Санкт-Петербург, 2004).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 научных работ (8-в соавторстве), из них 3 статьи, 2 статьи приняты в печать (журнал «Лесоведение»),

Объём и структура диссертации. Диссертация изложена на 169 страницах, содержит 51 иллюстрацию в виде графиков и рисунков. Работа состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 403 источника, в том числе 273 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю и глубокую благодарность своему научному руководителю Л.Л. Новицкой за всестороннюю помощь в работе, ценные советы и консультации. Автор от всей души благодарен З.Д. Бумагиной, Л.Л. Веселковой, Е.А. Житковой и всем сотрудникам лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса КарНЦ РАН. Самые теплые слова благодарности автор приносит своему мужу, родителям за понимание, терпение и всестороннюю помощь на всех этапах работы над диссертацией.

Глава 1. Обзор литературы

В главе приводится анализ литературных источников, посвященных общим закономерностям формирования анатомической и морфологической структуры листа, побегов и кроны дерева, изменениям их в онтогенезе и под влиянием различных факторов. Наиболее часто авторы рассматривают в качестве общепринятых рассматривают физиолого-биохимические (оводненность тканей, содержание пигментов) и морфометрические (ассимилирующая площадь, удельная поверхностная плотность) характеристики листа (Тамм, Росс, 1980; Jurik, 1986b; Корона, 1987; Gratani et al., 1987; Cermak, 1989; King, 1991; Уткина, 1997; Cornelissen, 1999; Gond, 1999; Gamier, 2001; Cornelissen et al., 2003). За последнее десятилетие появились работы, в которых на примере березы карельской указывается на влияние притекающих из листьев фотоассимилятов на отклонения от нормального роста и развития тканей ствола древесных растений (Новицкая, 1996, 1997, 1999, 2000; Новицкая, Кушнир, 2003 а, б). Количество поступающих в ствол фотоассимилятов во многом связано со структурно-функциональными характеристиками листового аппарата дерева (Краммер, Козловский, 1983). Анализ литературы показал, что сравнительное изучение развития листового аппарата у древесных растений с разной степенью отклонений от нормы в строении тканей ствола до сих пор не проводилось.

Глава 2. Объекты и методы исследований

2.1. Объекты исследования. Исследования проводили на растениях березы повислой (б.п.) (*JBetula pendula* Roth var. *pendula*) и березы карельской (*B. pendula* var. *carelica* (Mercl.) Hamet-Ahti) с узорчатой (б.к.уз.) и безузорчатой (б.к.б/у) (волнистой) текстурой древесины ствола. Возраст деревьев 27-30 лет. Все деревья выращены из семян от контролируемого

опыления и произрастают в одинаковых почвенно-климатических условиях на экспериментальных участках Института леса на территории Агро-биологической станции КарНЦ РАН (6Г45' с. ш., 34°20' в. д.), расположенной в 2 км к югу от г. Петрозаводска.

2.2. Методы исследования.

2.2.1. Фенологические наблюдения. Для фенологических наблюдений 1997-2001 гг. использовали методику И.Н. Елагина (1975).

2.2.2. Определение морфометрических параметров побегов. Изучение формирования листовой пластинки и роста побегов в 1997-2001 гг. проводили в недельной динамике в первой половине (май-июнь) и с интервалом 2 недели во второй половине (июль-сентябрь) вегетации. Срезали побеги в трех частях кроны, содержащие прирост двух последних лет. Выборка с дерева составляла 100-120 листьев. Измеряли длину каждого междоузлия с точностью 1 мм на побегах текущего и предыдущего годов. С помощью сканера изображение листьев вводили в компьютер и, используя программу SigmaScanPro5, получали следующие параметры, отдельно для листьев ауксисблестов (первого-1_{пкл} и второго-Н_{пкл} поколений) и брахисблестов: площадь, длина, ширина, расстояние до самого широкого места от основания листовой пластинки, угол основания и вершины листа, длина черешка.

В течении вегетации 1997 г. сбор материала проводили с каждого дерева (было отобрано 37 деревьев б.к.уз., 21 дерево б.к.б/у и 13 деревьев б.п.) с четырех сторон света и в трех частях кроны (нижняя-НЧК, средняя-СЧК, верхняя-ВЧК). В дальнейшем для исследования было отобрано по три дерева в каждой группе (б.п., б.к.б/у и б.к.уз.), на которых при проведении морфометрического анализа листьев учитывались и части кроны, и типы побегов, и последовательность развития листьев на побегах. Каждый год осуществляли массовый (б.п. - 11 дер., б.к.б/у - 17 дер., б.к.уз. - 28 дер.) отбор образцов в третьей декаде июля.

Интактные ветви. В сезон вегетации 2000-2001 гг. на 9 деревьях (по три в каждой группе - б.п., б.к.уз. и б.к.б/у) были проведены наблюдения за формированием листьев и побегов текущего года на интактных ветвях в нижней части кроны юго-восточной экспозиции, на высоте 2.00 - 2.20 м от поверхности земли. Листья были пронумерованы в порядке появления, междоузлия, согласно ограничивающему листу. Фиксировали следующие параметры: общее количество листьев, длина листовой пластинки от вершины до точки соединения с черешком, длина черешка и каждого междоузлия на побеге текущего года. Измерения проводили с интервалом 4 дня в начале вегетации (апрель-май) и два раза в месяц в период с июня по сентябрь.

Строение и состав почек. В 2002-2003 гг. было проанализировано строение почек деревьев рассматриваемых групп берез. В каждой группе почки отбирали в трех частях кроны с трех деревьев дважды - в ноябре (12.11.02 г.), после листопада, когда деревья находились в состоянии глубокого покоя, и весной (19.04.03 г.) до начала распускания почек. Отобранные почки фиксировали в растворе Карнуа (ледянная уксусная кислота:хлороформабсолютный спирт 1:3:6) и хранили в 70%-ном растворе спирта. Исследование структуры почек (кроющие чешуи, эмбриональные листья и листовые зачатки, примордий) проводили с помощью окулярного микроскопа (МБС-10) и микролинейки.

2.2.3. Определение содержания пигментов, влажности и удельной поверхностной плотности тканей. Анализ содержания пигментов в листовой пластинке проводили по общепринятой методике (Царегородцева, 1970). Материал для анализа брали ежемесячно с мая (формирование листовой пластинки) по сентябрь (пожелтение листьев) в одни и те же часы суток - 9 часов утра, отдельно по каждому дереву по частям кроны (ВЧК, СЧК, НЧК). Одновременно проводили определение сырой и абсолютно сухой массы с последующим расчетом влажности тканей.

Исходя из полученных данных, делали расчет *влажности*, по следующей формуле: $ВЛ = ((M_1 - M_2)/M_2) \cdot 100\%$, где ВЛ - влажность тканей органа, %; M_1 - сырой вес, г; M_2 - абсолютно сухой вес, г (Gond et al., 1999).

Удельную поверхностную плотность тканей листовой пластинки ($мг/см^2$) определяли по следующей: $УППЛ = M/S$, где М - масса сухого вещества листовой пластинки, мг; S - площадь листовой пластинки, $см^2$ формуле (Gamier et al., 2001; Cornelissen et al., 2003).

2.2.4. Количественное определение сахарозы осуществляли по методике Н.И. Ястрембовича и Ф.Л. Калинина, модифицированной Г.И. Софрониной и др. (1978).

2.2.5. Приготовление препаратов для световой микроскопии. Анатомическую структуру листовой пластинки изучали на постоянных препаратах для световой микроскопии. Для подсчета количества устьиц на абаксиальной стороне листа использовали методику Л.Г. Ганюшкиной и Л.Д.Музалевой(1973).

2.2.6. Модельные деревья. Согласно методическим указаниям (Данилов, 1953; Ильюшенко, 1968 а) были проведены измерения и сбор образцов для всех модельных деревьев.

Статистическая обработка результатов выполнена с использованием корреляционного, иерархического факторного анализ, а также Г критерии Стьюдента.

Глава 3. Формирование побегов и сезонные изменения площади листовой пластинки

3.1. Рост побегов. Характерным для берез являются два основных типа побегов: ростовые — ауксибласты и укороченные — брахибласты. *Луксисбласты* относятся к типу гетерофильных побегов, поскольку часть структур, их составляющих, преформирована в почке, а часть закладывается и развивается в ходе вегетативного роста. В отличие от брахибластов, рост ауксибластов продолжается в течение всего вегетационного периода. Весной на ауксибластах развиваются так называемые листья первого поколения ($1_{\text{пкл}}$) - У березы это первые два листа, после чего по мере удлинения побега на нем появляются листья второго поколения ($П_{\text{пкл}}$). Уже сформированные листья служат источником ассимилятов для позднее раскрывающихся листьев и растущих побегов (Kozłowski, Clausen, 1966; Kozłowsky, Keller, 1966; Koike, Sakagami, 1985; Baldini et al., 1997).

Как следует из полученных результатов, по годам средняя длина побегов внутри и между группами берез различалась. В верхней части кроны (ВЧК) береза карельская узорчатая в 1996 г. и 1998 г. имела больший прирост ауксибластов по сравнению с обычной ($P > 0.99$), в 1997 г. и 2001 г. различия по длине побегов у данных групп были не достоверны ($P < 0.90$). В средней части кроны (СЧК) по данным за все четыре года исследований береза карельская узорчатая имела ауксибласты большей длины, чем у обычной березы ($P > 0.99$). Нижняя часть кроны (НЧК) характеризовалась наименьшей длиной побегов на протяжении всех лет наблюдений.

Рост ауксибластов в длину в первой половине сезона идет интенсивнее у обычной березы, у березы карельской продолжительность периода роста ауксибластов в длину примерно на 2 недели больше. Судя по динамике формирования листьев, это связано с тем, что в начале вегетации береза карельская узорчатая направляет резервы на скорейшее формирование и разворачивание листьев $H_{\text{пкл}}$ (L_3-L_4). В дальнейшем, имея достаточное количество листьев-доноров (L_1-L_4), узорчатая береза формирует побег большей длины, несущий на себе большее количество листьев. Как следствие, во всех частях кроны междоузлие l_3 обычной березы было в среднем длиннее, чем у березы карельской узорчатой и безузорчатой ($P > 0.99$), по длине последующих междоузлий (Б-10 НЧК и 19-12 СЧК) лидировала береза карельская. Замедление роста ауксибластов в длину к концу июня, очевидно, связано с тем, что образующиеся ассимиляты направляются на формирование вторичных тканей побега, т.е. на рост побега утолщением, и на формирование и рост структур почек.

Проведенные для НЧК исследования динамики роста ауксибластов на интактных побегах показали, что с начала вегетации и до середины июля березы имели очень близкие значения прироста интактных побегов, но затем, вплоть до конца сезона, по величине прироста доминировала береза карельская по сравнению с обычной ($P > 0.97$).

Брахибласты. Брахибласт представляет собой укороченный побег, междоузлия которого максимально сближены и их общая длина не превышает, как правило, 4-6 мм. Из этого следует, что ежегодный прирост брахибласта в длину составляет доли миллиметра.

3.2. Соотношение количества ауксибластов и брахибластов. Установлено, что по количеству побегов на одном погонном метре ветви исследуемые формы березы практически не различаются между собой (табл. 1). У березы карельской узорчатой по сравнению с обычной березой величина отношения брахибласты/ауксибласты оказалась больше по всем частям кроны, и, следовательно, по дереву в целом.

Распределение наземной массы по фракциям у модельных деревьев. Проведенный анализ результатов вклада каждой фракции в общую наземную массу модельных деревьев, показал, что наибольший вклад (более 50% массы) для каждого растения составляет «масса ствола», особенно это выражено у б.п. - 70% и б.к.б/у - 64% (рис. 1).

Характерным для березы карельской было то, что почти четверть массы растения приходилась на массу «ветвей без листьев», тогда как у обычной березы эта фракция составила 17%; доля «коры» у узорчатой березы - 13%, что почти в два раза больше, чем у двух других групп. По вкладу фракции «листья» деревья различались не сильно, но соотношение массы осевых органов ($M_{о.о.}$) и листьев ($M_{л.}$) по абсолютному весу (кг/кг) выявило заметные различия.

Таблица 1

Количество ростовых и укороченных побегов и их соотношение в кроне исследуемых форм *Betula pendula*

Березы	Часть кроны		
	верхняя	средняя	нижняя
Количество побегов на одном погонном метре ветви			
Б.п.	21±1.5	25±1.0	20±1.5
Б.к.уз.	23±0.7	23±0.7	21±1.3
Соотношение количества брахибластов и ауксибластов (брахибласты/ауксибласты)			
Б.п.	1.3±0.1	1.9±0.3	4.1±0.1
Б.к.б/у	-	1.9±0.2	2.2±0.4
Б.к.уз.	1.6±0.1	2.8±0.3	4.4±0.1

Примечание: «-» – не определяли.

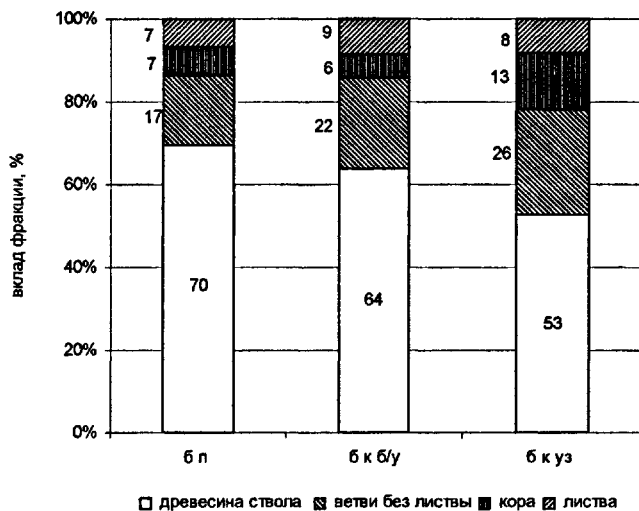


Рис. 1. Вклад каждой фракции в общую наземную массу модельных деревьев.

Полученные результаты подчеркивают характерные для березы карельской узорчатой структурные особенности: 1) в зонах формирования структурных аномалий толщина коры превышает обычный для березы показатель в 4–6 раз, что способствует значительному увеличению вклада этой фракции в общую массу растения, по сравнению с б.п. 2) увеличение доли «массы побегов» в общей массе растения приводит к формированию раскидистой кроны и, как следствие, снижение индекса листовой поверхности (LAI: б.п.-5.1, б.к.б/у-4.4, б.к.уз.-2.9). Из полученных данных можно сделать вывод, что ассимиляты у карельской березы узорчатой расходуются на поддержание и рост массы осевых органов почти на треть меньшей ($M_{00}/M_{\text{л}}=11$), чем у обычной березы ($M_{00}/M_{\text{л}}=15$). У березы карельской безузорчатой это отношение $M_{00}/M_{\text{л}}=12$.

3.3. Динамика площади листа

3.3.1. Динамика площади листовой пластинки без учета тина побега

На протяжении вегетации березы продемонстрировали сходную динамику роста ассимиляционной поверхности. В 1997 г. отдельно по разным сторонам света и в целом по СЧК, и в 1998 г. с начала июня и до конца сезона по величине средней площади листа во всех частях кроны доминировала береза карельская узорчатая, обычная береза повислая имела минимальные значения, а безузорчатая занимала среднюю позицию.

Многомерный анализ сезонной динамики линейных параметров листа березы. Предполагая, что существует взаимосвязь между развитием трех морфологических показателей (длина, ширина листовой пластинки и длина черешка листа) во времени был привлечен иерархический факторный анализ. Из матрицы корреляции для б.к.уз. и б.к.б/у были выделены по 4 фактора, для б.п. – 2 фактора. Каждый из факторов отражает одну из сторон развития морфологических признаков во времени, указывая на синхронность и асинхронность развития параметров, исходя из знаков и величин факторных нагрузок. Была оценена динамика развития структуры их взаимосвязи. Для каждой группы берез был получен один фактор второго порядка. Сложная структура взаимосвязей в развитии исследуемых показателей листа была отмечена для березы карельской узорчатой, у обычной березы повислой развитие листовой пластинки в ширину и длину и рост черешка синхронизированы на протяжении вегетации.

3.3.2. Динамика площади листовой пластинки ауксибласта. На первом этапе изучения данного вопроса (сезон 1998 г.) выборка включала все листья, образующиеся на ауксибласте, независимо от времени их появления, т.е. листья I и II поколений.

Несмотря на отмеченные колебания величины средней площади листа ауксибласта, почти на протяжении всего сезона по этому показателю лидировала береза карельская узорчатая.

Динамика площади последовательно развивающихся листьев ауксибластов по частям кроны. Средняя ассимилирующую поверхность ауксибласта, рассчитанная исходя из средней площади листьев и их количества, показала, что береза карельская в начале сезона во всех частях кроны на все даты взятия образцов имеет большую ассимилирующую поверхность ауксибласта ($P > 0.99$), по сравнению с обычной березой повислой.

На рис. 2 в виде гистограммы даны значения средней площади отдельных листьев у трех групп берез в разных частях кроны в конце сезона вегетации. Здесь хорошо видно, что самые крупные листья сосредоточены в нижней части кроны, а меньшие по площади в верхней части кроны, и большее количество листьев на ауксибласте характерно для средней и нижней частей кроны. Таким образом, сравнительное изучение развития листьев на ауксибластах у трех групп берез позволило установить, что 1) по площади листьев $1_{\text{пкл}}$ достоверных различий между березами нет; 2) по площади листьев $\Pi_{\text{пкя}}$ во всех частях кроны лидирует береза карельская узорчатая; 3) в кроне обычной березы повислой более 50% ауксибластов имеют 5-6-листьев, в кроне березы карельской узорчатой это, в основном, 7-8-лиственные побеги; 4) общая ассимилирующая поверхность одного ауксибласта на протяжении всего сезона вегетации больше у березы карельской.

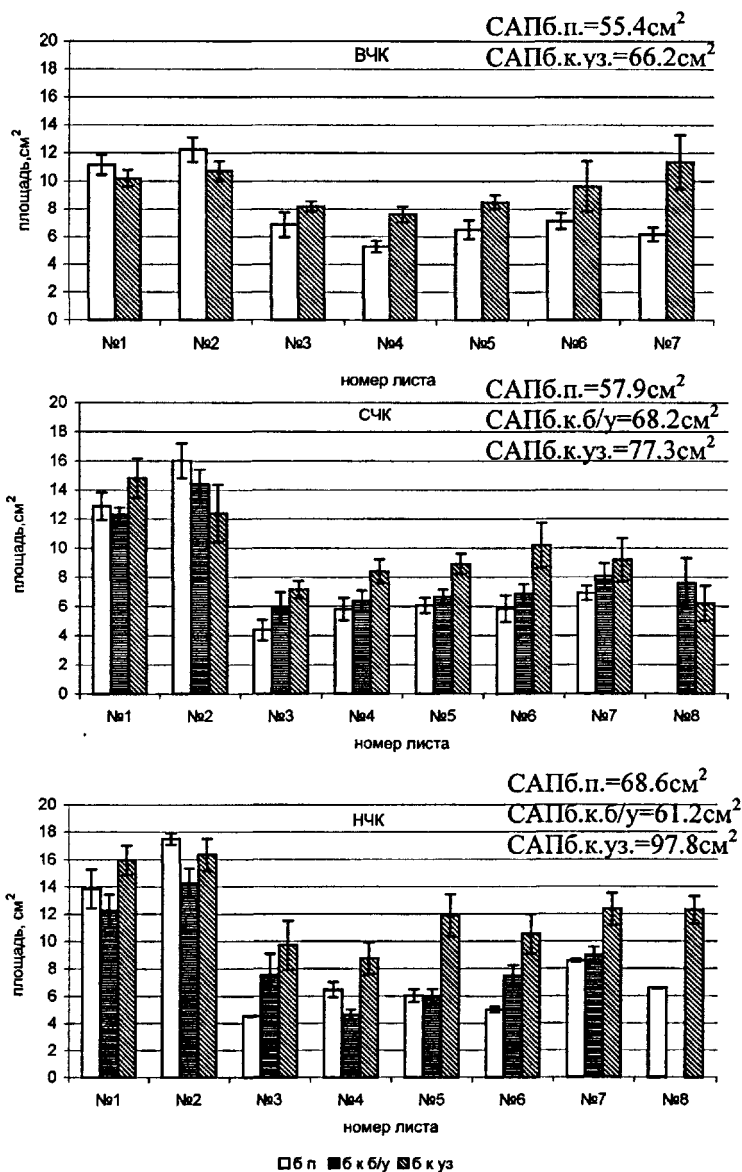


Рис. 2. Средняя площадь листьев ауксибласта, 28.08.01г. САП - суммарная ассимилирующая поверхность листьев ауксибласта

3.3.3. Динамика площади листовой пластинки брахибласта

Типичным для березы является брахибласт, состоящий из 2-х листьев. Тем не менее у березы карельской мы достаточно часто отмечали 3- и 4-листные брахибласты. Однолистные брахибласты в каждой из групп не превышают 10%. У березы карельской более 30% - это трехлистные брахибласты, 17% составляют четырехлистные укороченные побеги у березы карельской узорчатой.

Так как брахибласты содержат только листья, то к началу июня они практически достигли окончательного размера, и в целом, у березы карельской отмечены большие значения площади одного листа 2- и 3-листного брахибласта. У обычной березы повислой трехлистные брахибласты были обнаружены только в нижней части кроны, и они существенно уступали по размерам листьям брахибластам березы карельской.

Таким образом, за весь период наблюдений (1997-2001 гг.): 1). у обычной березы повислой брахибласты в подавляющем большинстве были 2-листными; 2). в кроне березы карельской до 46% брахибластов были 3-й 4-листные; 3). береза карельская узорчатая отличалась большей площадью листовой пластинки брахибластов на протяжении сезона, практически с начала вегетации.

3.3.4. Содержание растворимых Сахаров в коре ветвей и ствола исследуемых берез. Исходя из представленных данных по динамике развития двух типов побегов у обычной березы повислой и березы карельской, мы предположили, что у березы карельской в конце вегетационного периода общий пул притекающих в запасующие ткани Сахаров будет значительно выше. Это подтвердили результаты анализа содержания растворимых Сахаров в тканях коры ветвей и ствола (рис. 3). Более высокое содержание Сахаров в тканях березы карельской было обнаружено не только в конце, но и в начале вегетационного периода. По нашему мнению, этим во многом можно объяснить отмеченные ранее особенности весеннего развития ее листового аппарата.

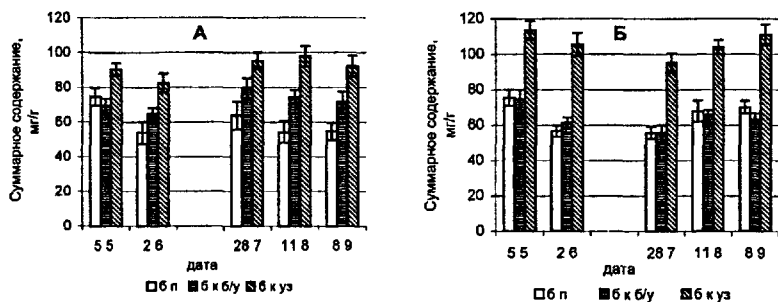


Рис. 3. Суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в коре ветвей (А) и ствола (Б) (мг/(г абсолютно сухой массы)).

Глава 4. Некоторые характеристики листа, влияющие на интенсивность фотосинтеза

4.1. Удельная поверхностная плотность тканей листа (УППЛ)

В течение всего периода исследования березы демонстрировали наличие одинаковых тенденций в колебаниях этого показателя, а именно, некоторое снижение в начале вегетации, затем рост и последующие колебания в пределах достаточно высоких показателей. Обращает на себя внимание увеличение УППЛ листьев на протяжении сезона и с продвижением по кроне снизу вверх. Причем для березы карельской узорчатой, как правило, была характерна минимальная удельная поверхностная плотность листьев, без-узорчатая лидировала по данному показателю, а обычная береза повислая занимала промежуточное положение.

Некоторые параметры анатомического строения листа. Анатомические исследования листовой пластинки выявили различия в толщине листа изучаемых берез, в основном, за счет большей толщины слоя губчатого мезофилла в листьях березы карельской ($P > 0.95$).

Количество устьиц у берез практически не различается. Отмечена общая тенденция увеличения количества устьиц с продвижением по кроне снизу вверх, более выраженная у обычной березы повислой.

4.2. Влажность листьев и побегов. Для березы карельской узорчатой характерна наибольшая влажность листовой пластинки и черешка в верхней и средней частях кроны. В нижней части кроны четких различий между группами берез не наблюдалось. Влажность тканей побегов предыдущего года формирования, практически не различается между группами берез и подвержена самым незначительным колебаниям по сравнению с влажностью других органов. Для побегов текущего года формирования характерна повышенная влажность тканей в начале вегетации с последующим, практически синхронным для исследуемых групп берез, снижением значений к концу сезона вегетации. Достаточное обеспечение водой в начале вегетации необходимо для нормального формирования тканей органов.

При сопоставлении данных по динамике удельной поверхностной плотности и оводненности листьев, хорошо видно, что они находятся в обратной зависимости - с ростом удельной поверхностной плотности листьев влажность падает и наоборот. Наши данные подтверждают наличие высокой обратной линейной корреляции ($r = -0.99$) между УППЛ и влажностью по профилю кроны.

4.3. Содержание пигментов в листовой пластинке На примере данных за 1999 г., когда взятие проб проводилось в 5-дневной динамике, показало, что в начале вегетации имеет место минимальное содержание суммы *хл. а* и *хл. б* с последующим их накоплением (накопление пигментов продолжалось 3-4 недели от

начала разворачивания листьев) и, в дальнейшем, уменьшение количества зеленых пигментов в конце вегетации. По годам наблюдались количественные колебания в содержании пигментов, но в общем, у исследуемых берез отмечена схожая динамика содержания пигментов. Коэффициент вариации (CV) по сумме зеленых пигментов у березы карельской был ниже, чем у обычной березы в 1997 г. - 15 и 19% и в 1999 г. - 9 и 12%, соответственно.

Береза карельская узорчатая доминировала по содержанию суммы зеленых пигментов в листьях $I_{\text{пкл}}$ на грамм сухой массы в ВЧК и СЧК в большей части сезона. Для листьев $I_{\text{пкл}}$ характерны близкие значения суммы зеленых пигментов. По содержанию каротиноидов в листьях $I_{\text{пкл}}$, как и в листьях, рассматриваемые группы берез практически не различались. При расчете содержания суммы зеленых пигментов на единицу площади (мг/см^2) превосходство одной группы над другой не было столь очевидным. Однако, принимая во внимание, что площадь листовой пластинки у березы карельской узорчатой больше, чем у обычной березы повислой, при равном содержании пигментов в единице площади, отдача листа березы карельской узорчатой будет так же больше.

Глава 5. Особенности весенних фаз развития

5.1. Фаза весеннего сокодвижения. Наибольшая продолжительность соковыделения была отмечена у березы повислой (35) дней, у безузорчатой на 6 дней меньше (29) дней, у узорчатой - почти в два раза меньше (18) дней (рис. 4).

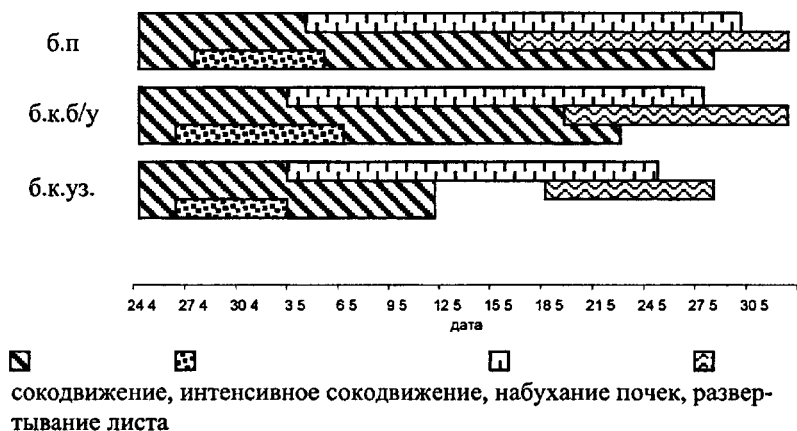


Рис. 4. Весенние фазы фенологического развития берез. 1997г.

В целом за сезон подсочки средняя сокопродуктивность была наибольшей у б.к.б/у, несколько меньше у б.п., у б.к.уз.- самой низкой. Подобная зависимость наблюдалась и в суточной динамике.

При расчете соковыделения по количеству выделившегося сока на площадь поперечного сечения ствола было установлено, что по относительным показателям соковыделения береза карельская превосходит березу повислую: средние максимальные значения у обычной, безузорчатой и узорчатой берез были $2.9\text{Ш.}10, 4.75 \pm 1.11$ и 5.12 ± 0.83 мл/ (см²сутки¹) соответственно.

5.2. Фаза набухания почек. Наблюдения показали, что у деревьев березы карельской узорчатой фаза набухания почек проходила более синхронно и завершилась в относительно сжатые сроки (03.05-24.05.1997 г.), у безузорчатой этот период был более растянут (03.05-28.05.1997 г.), и у обычной березы повислой он самый продолжительный (04.05-30.05.1997 г.) (рис. 4).

5.3. Фаза развертывания листьев. Начиная со времени вступления б.к.уз. в фазу развертывания листьев между ней и б.п. имела место почти полная синхронизация этого процесса, б.к.б/у от них несколько отставала.

5.4. Начальные этапы фазы роста листьев. Из полученных данных следует, что деревья березы карельской вступали в фазу развертывания листьев несколько позже обычной березы повислой. Тем не менее, на первых этапах роста листьев ауксибластов во всех частях кроны у березы карельской на ауксибластах было сформировано на один лист больше, чем у обычной: в СЧК - 3 и 2 листа, в ВЧК и НЧК - 4 и 3 листа соответственно. По площади первых двух листьев ауксибластов четких различий между березами выявить не удалось, за исключением первого листа березы карельской узорчатой в нижней части кроны, который существенно превосходил по этому показателю другие березы. Там, где на побегах обычной березы повислой был третий лист (в верхней и нижней частях кроны), он по площади уступал третьему листу растений березы карельской узорчатой.

5.5. Структура, морфометрические характеристики почек. У берез на брахибластах преобладают весенние почки, содержащие 2-3 у б.п. и 3-4 у б.к.уз. пресформированных эмбриональных листочка .

Ауксибласты в средней трети кроны содержат в основном весенние почки с 2-3 у б.п. и 2-4 у б.к.уз. листочками, соответственно, в верхней части кроны у б.п. 3-4, а у б.к.уз. 4-5 пресформированных листочка.

Первые два эмбриональных листа, сформированные в почках, были самыми крупными и имели близкие размеры. У берез эмбриональные листья были более развиты в длину, чем в ширину по всей кроне, у б.к.уз. развитие листа в длину было более выраженным.

Из наших данных по размерам и внутреннему строению почек следует, что в весенних почках б.к.уз. пресформированные листочки больше по абсолютному размеру, более развиты в длину, процент

роста их линейных размеров выше, чем у б.п. Более высокий процент весенних почек б.к.уз. содержит большее число пресформированных листочков. Все это согласуется с более крупными размерами весенних почек б.к.уз.

Заключение

В результате сравнительного изучения сезонного развития листового аппарата у трех групп берез, различающихся по степени отклонений от нормального развития тканей ствола, было показано, что по многим параметрам обычная береза повислая и береза карельская узорчатая значительно различаются между собой, а береза карельская безузорчатая занимает промежуточное положение.

Установлено, что для березы карельской узорчатой характерны более сжатые сроки прохождения весенних фаз развития (от весеннего сокодвижения до роста и развития первых листьев). По нашему мнению это может иметь адаптивное значение: березы с аномальной древесиной (береза карельская узорчатая) обычно отстают по приростам в высоту, поэтому более быстрое развитие ассимиляционного аппарата в тот период, когда еще нет затенения со стороны соседних деревьев, имеет для их выживания большое значение. На ауксибластах березы карельской узорчатой в начале вегетации было отмечено больше развернутых листьев, чем у обычной березы повислой. Это находится в соответствии с результатами изучения степени развития внутрипочечных структур: размеры и число пресформированных листочков в весенних почках у березы карельской узорчатой были больше, чем у обычной березы повислой.

Таким образом, листовой аппарат березы карельской узорчатой уже на начальной стадии развития демонстрирует черты, направленные на оптимизацию его работы.

Для березы характерно образование листьев двух поколений. Листья первого поколения полностью пресформированы в почке, весной они разворачиваются первыми - это все листья на брахибластах (укороченных побегах) и первые 2 листа на ауксибластах. Листья второго поколения (L_3 - L_n) разворачиваются после того, как листья первого поколения почти полностью завершат рост. В целом за сезон площадь листьев на ауксибластах обычной березы повислой и березы карельской примерно одинаковая. Что касается количества на побеге и площади листьев второго поколения, то здесь лидировала береза карельская узорчатая. На протяжении всего сезона береза карельская узорчатая отличалась также и большей площадью листовой пластинки брахибластов.

Выявленные особенности развития листьев были тесно связаны с особенностями развития побегов. У березы карельской узорчатой в средней части кроны, где сосредоточена основная масса фотосинтезирующих

листьев, доля укороченных побегов была выше, чем у обычной березы повислой. Брахибласты у берез в подавляющем большинстве были 2-листными. Однако, у березы карельской достаточно часто отмечали 3-й 4-листные брахибласты. Соотношение брахибласты/ауксибласты по всей кроне было также самым высоким у березы карельской.

Как известно, ауксибласты обеспечивают увеличение линейных параметров кроны, брахибласты же, если они не связаны с развитием генеративных органов, в основном, обеспечивают текущими ассимилятами камбиальный рост дерева. В период проведения наших исследований цветение березы было слабым и у основной части брахибластов развитие завершалось формированием розетки листьев. Учитывая функции брахибластов, а также долю их ассимилирующей поверхности в кроне березы карельской, можно предположить, что пул текущих ассимилятов у березы карельской, направляемый на вторичный (камбиальный) рост ветвей и ствола, должен быть выше, чем у обычной березы повислой. Это находит подтверждение и в результатах определения содержания растворимых Сахаров в коре исследуемых групп берез в течение вегетации.

Береза карельская узорчатая в среднем имела ауксибласты большей длины и с большим количеством междоузлий, чем береза повислая, что, очевидно, способствует образованию у нее ширококораскидистой, густолиственной кроны.

Низкая удельная поверхностная плотность листьев на фоне высокой оводненности тканей у березы карельской узорчатой свидетельствует о меньших затратах органического вещества на построение единицы площади ее листа. По литературным данным такие листья отличаются более высокой интенсивностью фотосинтеза.

На протяжении большей части вегетации береза карельская узорчатая отличалась несколько повышенным содержанием зеленых пигментов, по сравнению с обычной березой повислой, и с продвижением по кроне снизу вверх, эта разница увеличивалась.

Таким образом, ассимиляционный аппарат березы карельской узорчатой, по сравнению с обычной березой повислой, имеет следующие характеристики - более раннее разворачивание на побегах большего количества листьев, большую их окончательную площадь, лучшую оводненность тканей листа, низкую удельную поверхностную плотность, повышенное содержание зеленых пигментов. В развитии листового аппарата березы карельской безузорчатой проявляются тенденции, схожие с березой карельской узорчатой - раннее разворачивание на ауксибластах большего числа листьев, наличие брахибластов с большим количеством листьев; по размерам окончательной площади листьев, их оводненности, удельной поверхностной плотности, содержанию пигментов береза карельская безузорчатая, в разных частях кроны, показывает тенденции

близкие или для березы карельской узорчатой или обычной березы повислой. Другими словами, береза карельская безузорчатая по структуре и функциональным характеристикам листового аппарата занимает промежуточное положение между растениями березы карельской узорчатой и обычной березы повислой.

Мы считаем, что на основании полученных данных можно говорить о том, что у изученных форм березы повислой между степенью аномальности в строении тканей ствола и структурно-функциональными характеристиками листового аппарата существует тесная взаимосвязь.

На единицу массы скелетных частей (ветвей и ствола) березы карельской узорчатой приходится большая масса листьев, чем у обычной березы повислой. Учитывая их более низкую удельную поверхностную плотность можно заключить, что на единицу массы осевых органов березы карельской узорчатой приходится существенно большая поверхность листьев. Сопоставление этих характеристик с соотношением в кроне ауксипластов и брахибластов позволяет предположить, что листовой аппарат березы карельской способен обеспечивать поступление относительно большего количества ассимилятов для роста и развития единицы массы осевых органов.

Как уже отмечалось ранее, отклонения от нормального роста и развития тканей ствола березы карельской узорчатой, и, в первую очередь, повышение степени паренхиматизации древесины и коры, исследователи (Новицкая, 1997, 1999, 2000) связывают с повышением содержания сахарозы в проводящей флоэме. Данные литературы (Барильская 1978, 1979; Новицкая, 1997, 1999, 2000) свидетельствуют, что паренхимные клетки ствола березы карельской, в отличие от березы повислой, на протяжении всего года содержат большое количество запасных веществ, т.е. не только в осенне-зимний период, что является обычным для древесных растений, но и в период активного роста, когда идет формирование побегов, листьев и тканей древесины и коры. В это время у березы карельской узорчатой не только паренхима непроводящей флоэмы, но даже клетки проводящей флоэмы буквально забиты крахмалом, липидами и таннинами. В крупных вакуолях содержится большое количество Сахаров. Полости многих проводящих элементов флоэмы березы карельской узорчатой в это время заполнены крахмальными включениями, что свидетельствует об избыточном количестве сахарозы в русле флоэмного транспорта.

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что в тканях ствола березы карельской уже в середине вегетационного периода может создаваться повышенное, по сравнению с обычной березой повислой, содержание транспортных Сахаров за счет их притока из обладающих большей

ассимиляционной поверхностью брахибластов. Во второй половине вегетационного периода, когда в ствол начинается активный отток ассимилятов и из ауксибластов, эта тенденция только усиливается.

Приток в ствол Сахаров, которые не успевают утилизироваться в процессе камбиальной деятельности, вызывает образование запасающих клеток паренхимы, которые являются вместилищами избытка ассимилятов, и появление которых является началом структурных нарушений во вторичном проводящем цилиндре березы карельской узорчатой.

У узорчатых растений березы карельской структурно-функциональные особенности листового аппарата предполагают приток большего количества Сахаров на единицу массы ствола и, соответственно, большую степень паренхиматизации тканей древесины и коры, по сравнению с двумя другими изученными формами. У березы карельской безузорчатой, исходя из структуры листового аппарата, можно ожидать несколько меньшего количества притекающих Сахаров, что находит отражение в меньшей степени отклонений от нормы. И, наконец, выявленные особенности листового аппарата обычной березы повислой свидетельствуют о том, что количество поступающих Сахаров, в данном случае, очевидно соответствует нормальному развитию тканей ствола.

ВЫВОДЫ

1. Изучение сезонного развития листового аппарата у трех форм березы повислой, различающихся по текстуре древесины, показало, что между степенью аномальности в строении тканей ствола и структурно-функциональными характеристиками листового аппарата существует тесная взаимосвязь. По многим изученным показателям обычная береза повислая и береза карельская узорчатая существенно различаются между собой, а береза карельская безузорчатая занимает промежуточное положение.

2. Отношение массы листьев к массе скелетных частей (ветви, ствол) дерева свидетельствует о том, что у березы карельской узорчатой на единицу массы ствола приходится большая масса листьев, чем у двух других форм березы повислой.

3. Листья первого и второго поколения березы карельской узорчатой отличаются более низким содержанием сухого вещества на единицу площади (показатель удельной поверхностной плотности листа - УППЛ), что свидетельствует о меньших затратах органического вещества на построение единицы площади листа.

4. Из результатов измерения массы листьев и скелетных частей дерева и УППЛ следует, что на единицу массы ствола березы карельской узорчатой приходится большая поверхность листьев.

5. Показатель УППЛ березы карельской узорчатой в сочетании с более высокой их оводненностью, судя по литературным данным, позволяет предположить, что они характеризуются более высокой интенсивностью фотосинтеза на единицу площади листа по сравнению с листьями обычной березы повислой и березы карельской безузорчатой. В пользу данного предположения свидетельствует и более высокое содержание хлорофилла на единицу поверхности листа у березы карельской узорчатой.

6. Большее процентное содержание брахибластов в кроне березы карельской узорчатой и большая средняя ассимиляционная поверхность одного брахибласта указывают на большую долю ассимилятов, которые у березы карельской узорчатой уже в середине вегетационного периода могут направляться в единицу массы ствола.

7. Сравнительное изучение динамики развития листьев на ауксибластах позволяет заключить, что у березы карельской узорчатой они создают большую ассимиляционную поверхность на побеге, по сравнению с ауксибластами березы повислой. После завершения роста побегов это, очевидно, способствует поступлению большего количества ассимилятов в ствол березы карельской при осеннем оттоке Сахаров из кроны.

8. Показанная на основе изучения структурно-функциональных особенностей листового аппарата возможность притока в осевые органы березы карельской большого количества фотоассимилятов коррелирует с данными по содержанию в них растворимых Сахаров в течение вегетационного периода. Так, суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в коре ветвей и ствола у березы карельской во все сроки определения было существенно выше, чем у обычной березы повислой.

9. У березы карельской узорчатой развитие почек происходит более интенсивно, сами почки и составляющие их элементы имеют более крупные размеры, количество пресформированных структур в почках выше, чем у обычной березы повислой. В целом это свидетельствует о том, что у березы карельской формирующиеся почки лучше снабжаются текущими фотоассимилятами по сравнению с обычной березой повислой.

10. Для березы карельской характерны более сжатые сроки прохождения весенних фаз развития - от фазы весеннего сокодвижения до роста и развития первых листьев. Этому, очевидно, способствуют большие запасы растворимых Сахаров в тканях ствола березы карельской и более активная мобилизация резервов на рост и развитие более многочисленных и лучше сформированных внутривушечных структур.

11. Взаимосвязь между структурно-функциональными особенностями листового аппарата и текстурой древесины у изученных форм березы повислой можно представить следующим образом. Особенности листового

аппарата побегов березы карельской, очевидно, способствуют образованию большого количества фотоассимилятов, приток которых в зоны формирования почек обеспечивает их лучшее развитие по сравнению с обычной березы повислой. Приток большого количества транспортной сахарозы в единицу массы ствола березы карельской индуцирует усиленную дифференциацию клеток запасающей паренхимы, появление которых является началом структурных нарушений во вторичных проводящих тканях. Увеличение доли запасающей паренхимы вызывает накопление в стволе большого запаса фотоассимилятов, мобилизация которых после весеннего пробуждения растения вызывает более интенсивное развитие листового аппарата. Исходя из характеристик листового аппарата узорчатой и безузорчатой березы карельской можно предположить, что в единицу массы ствола безузорчатой формы поступает меньшее количество Сахаров, что является причиной меньшей степени отклонения от нормы в строении ее тканей.

Список работ, опубликованных по материалам диссертации

1. Новицкая Л.Л., Николаева Н.Н. Формирование ассимиляционного аппарата и рост побегов у разных форм березы повислой, отличающихся по текстуре древесины // Тез. Межд. конф. по анатомии и морфологии растений. - С-Пб, 1997. - С.100-101.
2. Николаева Н.Н. Интенсивность весеннего сокодвижения и содержание сахарозы в ксилемном эксудате березы повислой и карельской березы // Актуальные проблемы биологии. - Сыктывкар, 1998. -С.129-130.
3. Николаева Н.Н. Динамика формирования ассимиляционного аппарата у разных форм березы повислой // Актуальные проблемы биологии. - Сыктывкар, 1998.-С.130-131.
4. Новицкая Л.Л., Веселкова Л.Л., Николаева Н.Н. Содержание пигментов пластид в листьях разных форм березы повислой // Научные основы селекции древесных Севера, - Петрозаводск, 1998.-С.99-105.
5. Николаева Н.Н., Новицкая Л.Л. Особенности прохождения фенофаз у разных форм березы повислой, отличающихся по текстуре древесины // Научные основы селекции древесных Севера. - Петрозаводск, 1998. - С.105-113.
6. Николаева Н.Н. Фенологическое развитие разных форм березы повислой // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. - С-Пб, 1998. - Т.1.-С.184.
7. Новицкая Л.Л., Веселкова Л.Л., Николаева Н.Н. Особенности пигментных систем березы повислой и карельской березы // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. - С-Пб, 1998. - Т.1. - С.185.

8. Николаева Н.Н. Динамика формирования листовой пластинки на ауксипластах и брахипластах разных форм березы повислой. // Лес, наука, молодежь. - Гомель, 1999. - С. 101-104.

9. Николаева Н.Н. Сезонная и пространственная динамика склерофильности тканей листа *Betula pendula* и *B. pendula var. carelica* // Актуальные проблемы биологии и экологии. - Сыктывкар, 2000. — С.130-131.

Ю.Николаева Н.Н. Сезонная динамика некоторых экофизиологических характеристик листа березы // VII Молодежная конференция ботаников. - С-Пб. 2000. - С. 140-141.

11. Николаева Н.Н. Взаимосвязь содержания зеленых пигментов и некоторых морфометрических параметров листа березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) // Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера. - Апатиты, 2001. - С.93-94.

12. Николаева Н.Н. Сезонная и пространственная динамика содержания зеленых пигментов и некоторых других морфометрических характеристик листа березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* Xdx.*carelica*) // Леса Евразии в III тысячелетии. - Мытищи, 2001. - С. 100-101

13. Николаева Н.Н., Харин В.Н. Многомерный анализ сезонной динамики линейных параметров листа березы // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке. - Сыктывкар, 2001. - С.291-292.

Н.Николаева Н.Н. Макроструктура ассимиляционного аппарата березы повислой (*Betula pendula* var.*pendula*) и березы карельской (*Betula pendula* var. *carelica*) в сезонной динамике // Сборник работ аспирантов и соискателей Института леса. — Петрозаводск, 2002. - С.48-55.

15. Николаева Н.Н. Формирование ассимиляционного аппарата на ростовых и укороченных побегах у *Betula pendula* Roth. // Труды II международной конференции по анатомии и морфологии растений. -С-Пб, 2002. С.75.

16. Николаева Н.Н., Новицкая Л.Л. Взаимосвязь между ассимиляционным аппаратом и формированием структурных аномалий ствола березы // Физиология растений - основа фитобиотехнологии. - Пенза, 2003. - С.105-106.

П.Николаева Н.Н. Текстура древесины и особенности ассимиляционного аппарата березы // Строение, свойства и качество древесины-2004. - СПб, 2004. С.95-96.

18. Николаева Н.Н. Особенности формирования листового аппарата карельской березы // Проблемы физиологии растений Севера. - Петрозаводск, 2004. - С. 134.

19. Novitskaya L., Kushnir F., Nikolaeva N. The role of sucrose in regulation of trunk tissues development of woody plants // *Acta Physiologia Plantarum*. - 2004. V.26. N.3.- P.41.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 20.10.04. Формат 60х84.
Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 1,5. Усл. печ. л. 1,4. Тираж 100 экз. Изд. № 64. Заказ № 445.

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел

20200

РНБ Русский фонд

2005-4

21639