

УДК 581.13

## **ДИНАМИКА НЕСТРУКТУРНЫХ УГЛЕВОДОВ В ОРГАНАХ И ТКАНЯХ ДВУХЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ *BETULA PENDULA* И *BETULA PUBESCENCE* В ПЕРИОД ВЕГЕТАЦИИ**

**Н. А. Галибина<sup>1</sup>, Е. Н. Теребова<sup>2</sup>, Л. Л. Новицкая<sup>1</sup>, И. Н. Софронова<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Институт леса Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup> Петрозаводский государственный университет

На двухлетних сеянцах *Betula pendula* Roth и *B. pubescence* Ehrh показано, что береза повислая и береза пушистая уже на ранних этапах онтогенеза различаются между собой по стратегии распределения метаболитов. У *B. pubescence* в период активного камбиального роста больше метаболитов задерживается в кроне. У березы повислой обеих форм мощным аттрагирующим центром фотоассимилятов являются ткани ствола. Формирование проводящей системы идет на фоне высокого метаболического статуса. У *B. pendula* var. *pendula* повышение сахаров в ксилеме сопровождается формированием толстостенных сосудов с сильно лигнифицированными клеточными стенками. У *B. pendula* var. *carelica* интенсивное накопление сахарозы происходит в тканях флоэмы. Предполагается, что повышение у карельской березы сахаров во флоэме в период активного камбиального роста может нарушать камбиальную деятельность, приводя в будущем к формированию структурных аномалий древесины.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** *Betula pendula* Roth var. *carelica*, *B. pendula* var. *pendula*, *B. pubescence* Ehrh, сеянцы, сахароза, моносахара, крахмал.

**N. A. Galibina, E. N. Terebova, L. L. Novitskaya, I. N. Sofronova.  
NONSTRUCTURAL CARBOHYDRATES DYNAMICS IN THE ORGANS AND  
TISSUES OF TWO-YEAR-OLD SEEDLINGS OF *BETULA PENDULA* AND  
*BETULA PUBESCENCE* DURING THE GROWING SEASON**

It was shown through the example of two-year-old seedlings of *Betula pendula* Roth and *B. pubescence* Ehrh that silver birch and downy birch differ from one another in the strategy of metabolites distribution already at early ontogenetic stages. In *B. pubescence*, more metabolites are retained in the crown during active cambial growth. Trunk tissues are powerful attracting centers for photoassimilates in both silver birch forms. A high metabolic status is the background for the formation of the conducting system. An accumulation of carbohydrates in *B. pendula* var. *pendula* results in the formation of thick-walled xylem vessels with strong lignified cellular walls. An intensive accumulation of sucrose in *B. pendula* var. *carelica* takes place in the phloem. Supposedly, an increase in sugar content in the phloem of Karelian birch in the period of active cambial growth can disrupt the cambial activity, resulting in the formation of structural anomalies of wood.

**К e y w o r d s:** *Betula pendula* Roth var. *carelica*, *B. pendula* var. *pendula*, *B. pubescence* Ehrh, seedlings, sucrose, monosaccharide, starch.

## Введение

Карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin)) является особой формой березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и ценится из-за своей древесины, отличающейся богатой палитрой оттенков и причудливыми узорами. По сравнению с другими древесными породами структурные аномалии тканей ствола у карельской березы выражены наиболее ярко, характеризуются большим разнообразием проявления в онтогенезе и высоким уровнем эндогенной изменчивости [Новицкая, 2008], в связи с чем она представляет собой интересный объект для исследований. Оригинальная текстура древесины карельской березы формируется в результате отклонений в деятельности камбия, которые связаны с понижением его активности и даже локальным отмиранием. При этом происходит интенсивное нарастание коры как за счет активизации камбиальных делений в сторону флоэмы, так и за счет повторных делений паренхимных клеток флоэмы первого-второго года жизни [Барильская, 1978; Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008]. Поскольку карельская береза является формой березы повислой, представляет интерес сопоставить данные с другим представителем рода *Betula* березой пушистой (*B. pubescence* Ehrh), которая также широко распространена на территории Карелии.

В результате многолетних исследований был выявлен ряд физиолого-биохимических признаков, предшествующих и сопровождающих появление узорчатой древесины, на основании которых высказано предположение, что к нарушению деятельности камбия и формированию аномальных по строению проводящих тканей приводит повышенный уровень сахарозы в проводящей флоэме [Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008; Novitskaya, 2009; Галибина и др., 2012]. Камбий – гетеротрофная ткань; расходуя на дыхание и обновление своих структур органические вещества, она нуждается в систематическом их пополнении за счет притока ассимилятов. В период активного роста, когда ткани ствола становятся мощным аттрагирующим центром, основным донором метаболитов выступают фотосинтезирующие листья. В связи с этим особый интерес представляет изучение особенностей донорно-акцепторных отношений органов и тканей растений в течение вегетационного сезона.

Формирование узорчатости у березы повислой проявляется в возрасте от 5–6 до 14–15 лет [Новицкая, 2008], однако любому морфологическому проявлению должны предшествовать фи-

зиолого-биохимические перестройки метаболизма, которые, как правило, не проявляются визуально. Известно, что общие изменения возникают на основе свойственного данному виду растения генетически обусловленного хода жизненных процессов в онтогенезе, но они могут существенно преобразоваться под влиянием внешних условий. Именно на ранних этапах онтогенеза ярко проявляется готовность организма специфически реагировать на то или иное индуцирующее воздействие как внутренней, так и внешней среды. Исходя из этого, исследование проводили на растениях второго года жизни.

Целью исследования было изучить содержание метаболитов углеводной природы в органах и тканях сеянцев двух форм березы повислой (обычной и карельской березы) и березы пушистой в периоды активного камбиального роста и подготовки растения к состоянию покоя.

## Объекты и методы исследования

Объектами исследования являлись две формы березы повислой (*Betula pendula* Roth): обычная береза повислая (*B. pendula* var. *pendula*) и карельская береза (*B. pendula* var. *carelica*). Для получения межвидовой сравнительной характеристики использовались растения березы пушистой (*B. pubescence* Ehrh). Растения были выращены из семян, полученных в результате контролируемого опыления деревьев (Финляндия), в одинаковых почвенно-климатических условиях на Агробиологической станции Карельского научного центра РАН в 2 км от Петрозаводска (61°45' с. ш., 34°20' в. д.). Возраст исследуемых растений – 2 года. На этом этапе онтогенеза у растений карельской березы еще не выражены признаки узорчатой древесины. Во все даты отбора на биохимический анализ брали по 10–15 растений каждой формы березы повислой и березы пушистой.

Отбор образцов проводили в течение вегетационного сезона 2008 года:

– середина мая – раскрытие почек (активный ксилемный транспорт метаболитов из паренхимных клеток тканей ствола);

– конец июня – период камбиального роста на фоне интенсивного роста ауксибластов и формирования листьев второго поколения;

– середина июля – период активного камбиального роста, формирование вторичной клеточной стенки, клетки ксилемы становятся основной аттрагирующей зоной дерева, ориентирующей на себя отток фотоассимилятов;

– середина ноября – период затухания всех ростовых процессов, идет подготовка растений к состоянию покоя, замедление транспортных потоков.

Характеристика погодных условий (среднесуточная температура и количество осадков) приведена на рисунке 1.

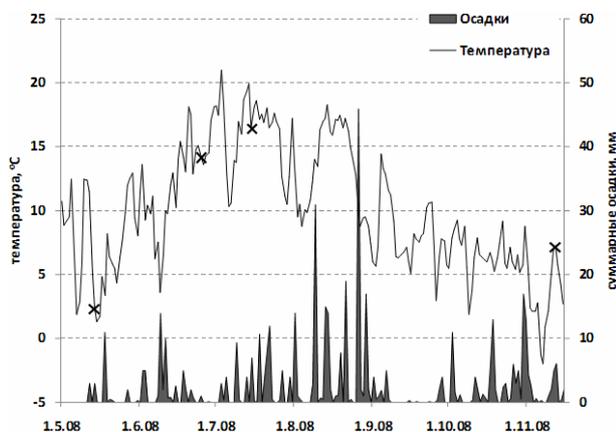


Рис. 1. Динамика среднесуточной температуры и суммарного количества осадков в течение мая–ноября 2008 года в г. Петрозаводске. Данные с сервера «Погода России» (<http://meteo.infospace.ru>). Метками обозначены даты отбора образцов

Для биохимического анализа отбирали листья (июнь, июль) и почки (май, ноябрь), из стволовой части препарировали ткани флоэмы (проводящая + непроводящая флоэма) и ткани ксилемы текущего года. Препарирование тканей контролировалось под световым микроскопом (10x18x10) фирмы «ЛОМО», Россия. Фиксацию растительного материала проводили жидким азотом с последующим лиофильным высушиванием.

В листьях, почках и тканях ствола определяли содержание моно-, ди- и олигосахаров. Выделение и экстракцию сахаров проводили по методике, которая подробно описана ранее [Галибина и др., 2012]. Содержание растворимых углеводов в экстракте анализировали на ВЭЖХ (высокоэффективной жидкостной хроматографической) системе серии «Стайер» («Аквилон», Россия) при следующих условиях: колонка Rezex RCM-Monosaccharide («Phenomenex», США), элюент бидистиллированная вода, скорость потока элюента – 0,6 мл/мин, детектор – рефрактометр. Критерием идентификации пиков служило время удерживания стандартных веществ: сахарозы, арабинозы, ксилозы, рамнозы, глюкозы, фруктозы, галактозы («Panгеас», Испания). Содержание углеводов выражали в мг на г сухой ткани. В работе приведены данные по суммарному содержанию сахаров в исследуемых тканях, а также по содержанию сахарозы – основной транспортной

формы углеводов у березы [Новицкая, Галибина, 2011]. Химические анализы проводили при использовании оборудования Центра коллективного пользования ИЛ КарНЦ РАН «Аналитическая лаборатория».

В листьях, почках и в тканях флоэмы определяли содержание крахмала – полисахарида, выполняющего запасную функцию [Piispanen, Saranpää, 2001; Kaelke, Dawson, 2005; Regieer et al., 2010]. Крахмал из органов и тканей извлекали хлорной кислотой по методу Пьючера, его содержание определяли по количеству образованной в результате кислотного гидролиза глюкозы глюкозооксидазным методом.

На поперечных срезах побегов растений березы в конце вегетационного периода гистохимически определяли состояние развития годичных приростов флоэмы и ксилемы с использованием красителя крезилового прочного фиолетового (0,05%-й водный раствор) [Антонова и др., 1981].

Результаты экспериментов представлены на диаграммах в виде средней арифметической величины и стандартного отклонения.

## Результаты

### Содержание сахаров в листе

В середине мая в раскрывающихся почках, основном акцепторе метаболитов в этот период, у двух форм березы повислой общее содержание сахаров было значительно выше по сравнению с березой пушистой (рис. 2) и достигало ~11 мг/г сухой ткани. Содержание сахаров было высоким за счет сахарозы, количество которой в этот период в почках березы повислой достигало 6–8 мг/г. У березы пушистой общее количество сахаров составило ~1 мг/г, а сахароза практически не определялась.

В июне–июле погодные условия (среднесуточная температура ~15 °С и выше; умеренное количество осадков 5–10 мм) (см. рис. 1), вероятно, способствовали интенсивному росту и дифференциации тканей ствола у исследуемых растений. В листьях в июне суммарное содержание сахаров у обычной и карельской березы повислой было одинаковым (~6,5 мг/г), а у березы пушистой составило 4 мг/г (см. рис. 2). К середине июля общее количество сахаров у растений *B. pendula* var. *pendula*, *B. pendula* var. *carelica* и *B. pubescence* увеличивалось до 13,3; 16 и 17,7 мг/г соответственно. При этом если у березы повислой увеличение общего количества сахаров происходило за счет гексоз до 11–13 мг/г, то у березы пушистой наряду с увеличением гексоз (до 7,1 мг/г) существенно возрастало количество сахарозы (до 10,6 мг/г).

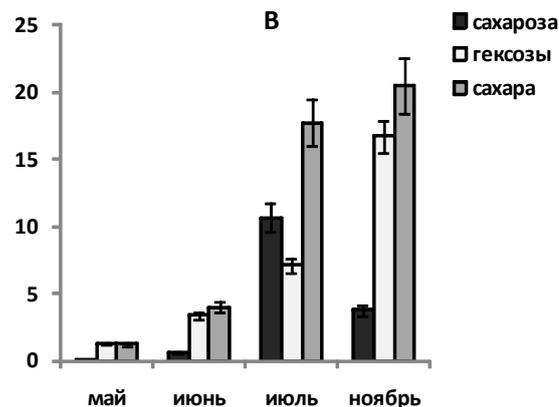
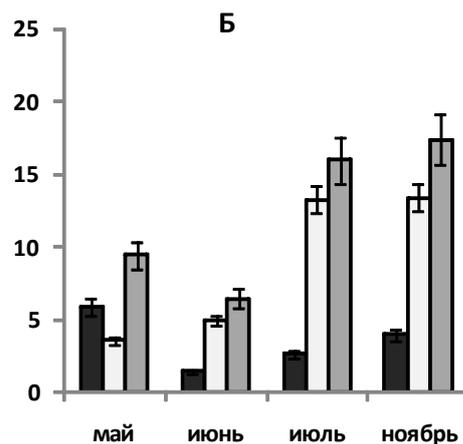
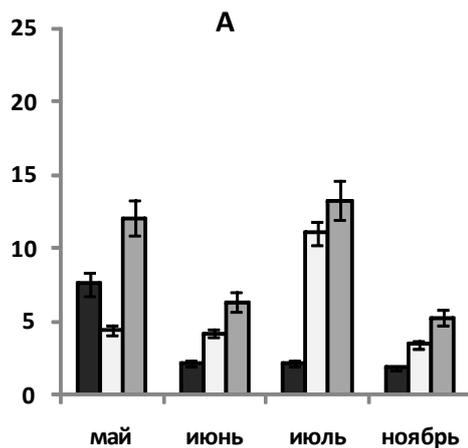


Рис. 2. Содержание сахарозы, гексоз, сахаров (мг/г сухой ткани) в почках (май, ноябрь) и листьях (июнь, июль) 2-летних сеянцев березы в течение вегетационного сезона. Здесь и на рис. 3, 4: А – *B. pendula* var. *pendula*, Б – *B. pendula* var. *carelica*, В – *B. pubescence*. На диаграммах показаны средние значения из 10–15 биологических повторностей. Бары – стандартное отклонение

В период подготовки растения к состоянию покоя среднесуточная температура колебалась в пределах 0–5 °С (см. рис. 1). В почках у березы пушистой и у карельской березы происходило накопление сахаров (до 20,5 и 17,4 мг/г у *B. pubescence* и у var. *carelica* соответственно). Увеличение содержания сахаров было в основном за счет возрастания количества гексоз до 16,7 мг/г у березы пушистой и 13,4 мг/г у карельской березы (см. рис. 2, Б, В). У обычной березы повислой общее количество сахаров, напротив, снижалось и составило всего 5,3 мг/г (см. рис. 2, А).

#### Содержание сахаров в стволе

В мае у *B. pendula* var. *pendula* количество сахаров во флоэме было примерно в 2 раза выше, чем у *B. pubescence* и у var. *carelica*, за счет высокого содержания как гексоз, так и сахарозы (рис. 3). В ксилеме в этот период сумма сахаров не превышала 1 мг/г у всех исследуемых растений (рис. 4).

Во флоэме дальнейшие изменения в количестве сахаров у обычной березы повислой и березы пушистой были схожи (см. рис. 3, А, В), общее их содержание постепенно увеличивалось с июня по ноябрь с 3–3,5 мг/г до 10–11 мг/г в основном за счет увеличения содержания гексоз. У карельской березы так-

же происходило возрастание сахаров, и их количество было больше (см. рис. 3, Б). Так, уже в июле суммарное содержание достигало 10,4 мг/г (причем увеличивалось оно как за счет гексоз, так и за счет сахарозы), а к ноябрю – 13,7 мг/г.

В тканях ксилемы, основном акцепторе фотоассимилятов в период активного роста, динамика была другая. Накопление сахаров, в основном за счет увеличения количества гексоз, у обеих форм березы повислой приходилось на июль. У var. *pendula* в тканях ксилемы метаболитов накапливалось больше – до 9 мг/г, в то время как у var. *carelica* – 4,5–5 мг/г. В период подготовки растений к покою в ксилеме березы повислой содержание сахаров было низким – 1,5–2 мг/г (см. рис. 4, А, Б). У березы пушистой в период активного роста суммарное содержание сахаров не превышало 2,6 мг/г. Некоторое увеличение сахаров происходило только в ноябре (4,4 мг/г), при этом существенно повышалось количество сахарозы (2,8 мг/г) (см. рис. 4, В).

#### Содержание крахмала

В мае у всех исследуемых растений содержание крахмала в распускающихся почках было минимальным и составило 1,4; 1,2 и 3 мг/г для березы пушистой, карельской и обычной березы повислой соответственно (рис. 5). Во флоэме,

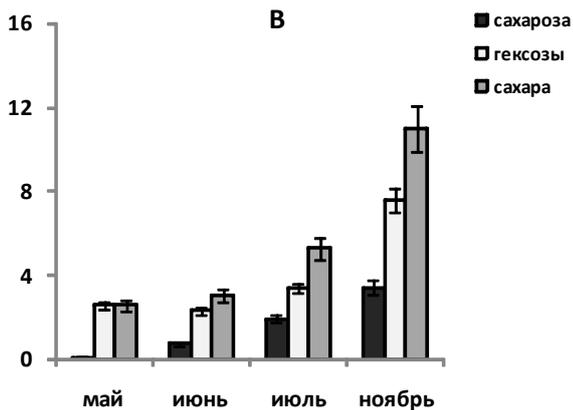
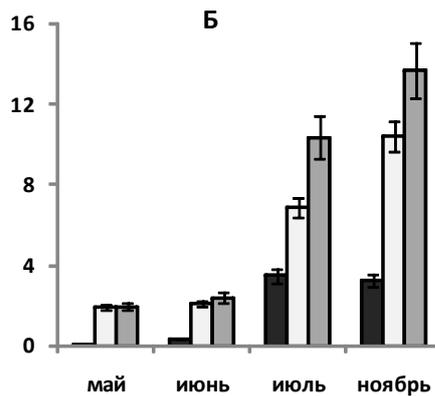
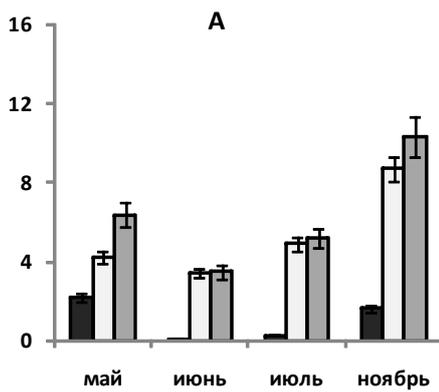


Рис. 3. Содержание сахарозы, гексоз, сахаров (мг/г сухой ткани) в тканях флоэмы 2-летних сеянцев березы в течение вегетационного сезона

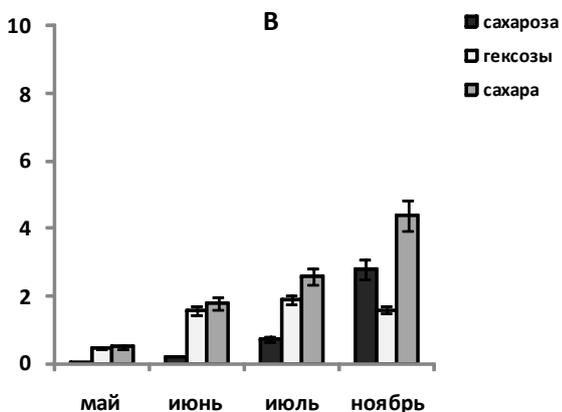
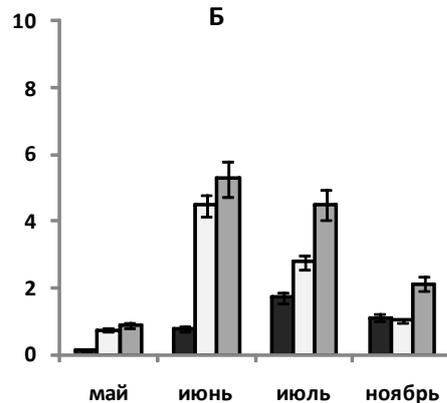
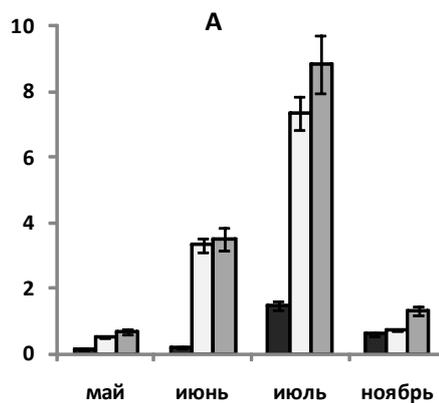


Рис. 4. Содержание сахарозы, гексоз, сахаров (мг/г сухой ткани) в тканях ксилемы 2-летних сеянцев березы в течение вегетационного сезона

напротив, количество крахмала в мае было самым высоким за весь период отбора: ~28 мг/г у березы повислой и 17 мг/г у березы пушистой.

На этапе активного роста содержание крахмала в листьях увеличивается. К июню его количество у всех исследуемых растений составляет ~4–

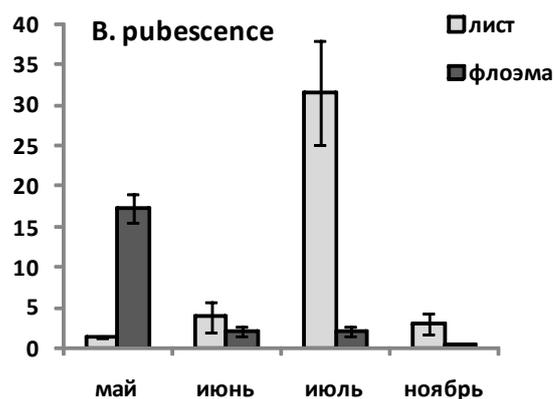
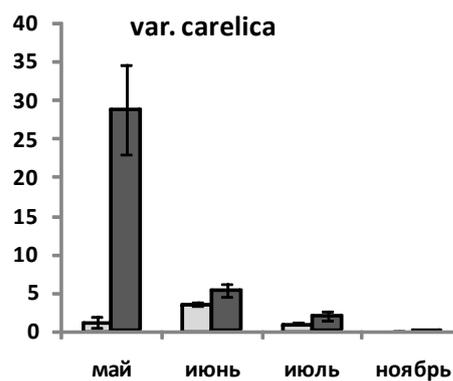
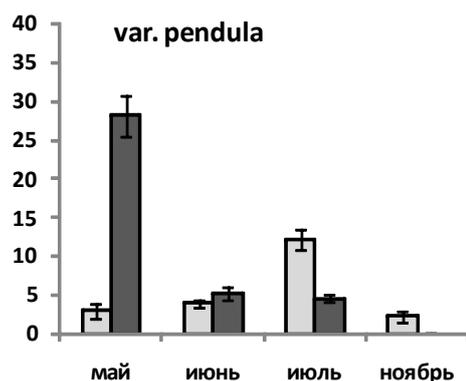


Рис. 5. Содержание крахмала (мг/г сухой ткани) в почках (май, ноябрь), листьях (июнь, июль) и во флоэме 2-летних сеянцев рода *Betula* в течение вегетационного сезона. На диаграммах показаны средние значения из 10–15 биологических повторностей. Бары – стандартное отклонение

5 мг/г; к середине июля у *B. pendula var. pendula* и у *B. pubescence* повышается до 12 и 32 мг/г соответственно, а у *B. pendula var. carelica* снижается почти до нуля. В тканях флоэмы в этот период количество крахмала было невысоким и колебалось в пределах 2–5 мг/г. Во время подготовки растений к состоянию покоя (ноябрь) накопления крахмала в почках и в тканях флоэмы исследуемых растений не происходило, его количество было близко к нулю (см. рис. 5).

### Состояние развития годичных приростов флоэмы и ксилемы

Анатомические исследования показали, что склереиды в средней части толщи коры образуют кольцо, толщина которого у исследуемых растений значительно различалась. Кора карельской березы характеризовалась множественными сильно лигнифицированными склереидами, а у обычной березы повислой количество склере-

ид было меньше. Кроме того, в одних случаях кольцо было непрерывным (*B. pendula var. carelica* и *var. pendula*), в других – прерывистым (*B. pubescence*). В стволе карельской березы больше сосудов, причем в древесине первого года жизни. Появление синей окраски у сосудов ксилемы карельской березы позволило нам судить о большей степени их лигнификации. У *B. pubescence* степень лигнификации клеточных оболочек сосудов ксилемы меньше по сравнению с тем же показателем у березы повислой (табл.).

### Обсуждение

Изучение динамики неструктурных сахаров в течение весны–осени 2008 года в тканях и органах у двухлетних растений березы показало, что данные изменения находятся в тесной связи с температурными годовыми циклами, и это неоднократно отмечалось в литературе

Некоторые анатомические показатели склереид коры и сосудов ксилемы 2-летних сеянцев березы

Вид и форма опытных растений	Склереиды коры				Сосуды ксилемы	
	Прерывистость склереидного кольца	Максимальная толщина слоя, мкм	Минимальная толщина слоя, мкм	Степень лигнификации оболочек	Количество на площадь 50x30 мкм	Степень лигнификации оболочек
<i>B. pendula var. carelica</i>	Слой непрерывный	10,3 ± 1,2	4,3 ± 0,6	+++	23	+++
<i>B. pendula var. pendula</i>	Слой непрерывный	6,8 ± 0,4	2,2 ± 0,2	++	17	+++
<i>B. pubescence</i>	Отдельные скопления	6,1 ± 0,2	1,3 ± 0,3	+	19	+

[Piispanen, Saranpää, 2001; Groot, Wein, 2004; Saramäki, Hytönen, 2004; Pagter et al., 2008; Regieer et al., 2010].

В середине мая изучаемые растения находились в фазе распускания почек. Лист березы становится донором ассимилятов после достижения 50 % своего окончательного размера [Цельникер, Малкина, 1986], тогда и начинается активный флоэмный транспорт ассимилятов, поэтому в мае у березы проводящая флоэма еще бездействует. Однако в это время идет интенсивный ксилемный транспорт. Вода восходящего ксилемного потока поступает в клетки и ткани всего ствола. В цитоплазме паренхимных клеток, которыми особенно богата кора, активируется гидролиз запасных компонентов. Установлено, что в мае у всех исследуемых растений в тканях непродвижной флоэмы было самое высокое за весь сезон содержание крахмала (см. рис. 5). Весной, при отсутствии фотосинтезирующих листьев, растение использует углеводный резерв коры и древесины [Piispanen, Saranpää, 2001; Groot, Wein, 2004; Saramäki, Hytönen, 2004; Percival, Barnes, 2007]. Крахмал в этот период рассматривается как главный источник углерода и энергии для развивающихся почек и камбия [Галибина, 2003; Wong et al., 2003]. Гидролиз полимерных компонентов в коре приводит к повышению концентрации сахарозы. Основная масса сахарозы и полученные при ее расщеплении гексозы по градиенту концентрации перемещаются по апопласту до ксилемы и с ксилемным потоком поступают к развивающимся листьям, главным акцепторам в этот период. Проведенное исследование показало, что у двух форм березы повислой как содержание крахмала во флоэме, так и количество сахаров, поступающих из ствола в виде сахарозы к развивающимся почкам, значительно превосходят таковые у растений березы пушистой.

В период активных ростовых процессов (июнь, июль) основным донором метаболитов в растении становятся фотосинтезирующие листья, из которых ассимиляты по флоэме транспортируются к тканям ствола, где тратятся на рост и дифференциацию тканей флоэмы и ксилемы, на лигнификацию клеточных оболочек.

У карельской березы в этот период в листьях на фоне высокого количества сахаров (см. рис. 2, Б) не происходило накопления запасного полимера крахмала (см. рис. 5, Б), что может быть связано с интенсивным оттоком метаболитов в ствольную часть, в которой за счет гексоз существенно повышалось коли-

чество сахаров (см. рис. 3, Б; 4, Б). Соотношение количества гексоз к сахарозе является важным показателем, характеризующим направленность метаболизма. Так, смещение этого соотношения в сторону накопления гексоз наблюдается в интенсивно растущих тканях [Sturm, Tang, 1999; Iraqi, Tremblay, 2001]. Можно предположить, что у карельской березы в июле метаболизация сахарозы была выше в тканях флоэмы. Образующиеся гексозы являются субстратом для внутриклеточных синтезов не только углеводных полимеров, но и соединений липидной и фенольной природы. Окраска крезильовым прочным фиолетовым позволила обнаружить в коре карельской березы множество сильно лигнифицированных склереид (см. табл.). В результате исследований 40-летних растений березы повислой было установлено, что в тканях ксилемы карельской березы, по сравнению с обычной березой повислой, на фоне высокой активности пероксидазы [Галибина и др., 2013] выше жесткость структуры клеточной стенки за счет увеличения доли компонентов фенольной природы, как в составе лигнина, так и в виде поперечных диферуловых мостиков [Галибина, Теребова, 2014].

У обычной березы повислой и березы пушистой в листьях на фоне повышения в июле сахаров (см. рис. 2, А, В) происходило накопление крахмала (см. рис. 5, А, В). Первичный крахмал, образующийся при фотосинтезе, накапливается в хлоропластах в виде слоистых зерен различного размера и не может передвигаться из клетки в клетку. Высокое содержание крахмала в листьях в июле может свидетельствовать: (1) об интенсивном фотосинтезе листьев; (2) о том, что не все образующиеся сахара оттекают в ствол; часть из них, вероятно, представляющая избыток, временно депонируется в хлоропластах в виде крахмала. В литературе не раз отмечалось, что временное увеличение количества крахмала может быть связано со снижением акцептирующей силы тканей [Wong et al., 2003]. У обычной березы повислой накопление крахмала в листьях происходило на фоне высокого содержания сахаров в тканях ствола (см. рис. 3, А; 4, А), основная часть которых в виде моносахаров равномерно распределялась по тканям флоэмы и ксилемы, с преобладанием в ксилеме, где в этот период идет активный рост и утолщение клеточных оболочек. Можно предположить, что у *B. pendula* var. *pendula* значительная часть ассимилятов из листьев оттекает в ствольную часть, при этом основная метаболизация сахарозы идет в тканях ксилемы.

У сеянцев березы пушистой в стволе, напротив, количество углеводов было невысоким (см. рис. 3, В; 4, В). Еще одна особенность, не наблюдающаяся у растений березы повислой, – это существенное повышение сахарозы в листьях (см. рис. 2, В). Смещение соотношения гексозы / сахароза в сторону увеличения количества дисахарида может указывать на усиление функции запасаания [Wobus, Weber, 1999]. Возможно, у березы пушистой преобладание в листе метаболизации сахарозы является причиной меньшего ее содержания в тканях ствола. Это в свою очередь приводит к формированию ксилемы с меньшей степенью лигнификации клеточных оболочек (см. табл.).

Переход растений к состоянию покоя сопровождался повышением сахаров в тканях ствола, что, вероятно, связано с созданием зимнего резерва [Piispanen, Saranpää, 2001; Groot, Wein, 2004; Saramäki, Hytönen, 2004; Percival, Barnes, 2007]. Больше увеличение сахаров к началу зимы отмечалось у березы пушистой (см. рис. 3, В; 4, В). Ареал березы пушистой располагается севернее ареала березы повислой, что способствует формированию у нее особых механизмов морозоустойчивости, в частности, способности к накоплению веществ, обладающих криопротекторными свойствами. Таким образом, интенсивный отток сахаров в ткани ствола у березы пушистой в конце сезона можно рассматривать как защитный механизм от образования внутриклеточного льда и от обезвоживания в экстремальных условиях Севера.

## Заключение

Проведенное нами исследование позволило предположить, что береза повислая и береза пушистая уже на ранних этапах онтогенеза различаются между собой по стратегии распределения метаболитов. У березы пушистой, вероятно, в период активного камбиального роста аттрагирующая сила ствола слабее, что в свою очередь приводит к накоплению углеводов в листьях. В результате в стволе формируются менее лигнифицированные клетки ксилемы по сравнению с березой повислой. У березы повислой обеих форм на протяжении всего периода активного камбиального роста мощным аттрагирующим центром фотоассимилятов является ствол и, вероятно, формирование проводящей системы идет на фоне высокого метаболического статуса. У обычной березы повислой равномерное распределение моносахаров по тканям ствола сопровождается формированием толстостенных сосудов ксилемы с сильно лигнифицированными клеточными стенками. У ка-

рельской березы интенсивное накопление сахарозы происходит в тканях флоэмы. Предполагается, что повышение у карельской березы сахаров во флоэме может нарушать камбиальную деятельность, приводя в будущем к формированию структурных аномалий древесины.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке Проекта по Программе фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».*

## Литература

Антонова Г. Ф., Шебеко В. В. Использование кризильного прочного фиолетового при изучении образования древесины // Химия древесины. 1981. № 4. С. 102–105.

Барильская Л. А. Сравнительный структурный анализ древесины березы повислой и карельской березы: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1978.

Галибина Н. А. Клеточная стенка хвои деревьев сосны обыкновенной и ели сибирской в условиях азротехногенного загрязнения: автореферат дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 19 с.

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Динамика сахаров в тканях ствола *Betula pendula* (*Betulaceae*) при выходе из зимнего покоя // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, № 4. С. 554–564.

Галибина Н. А., Целищева Ю. Л., Андреев В. П., Софронова И. Н., Никерова К. М. Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев березы повислой // Ученые записки ПетрГУ, сер. Естеств. и технич. науки. 2013. № 4. С. 7–13.

Галибина Н. А., Теребова Е. Н. Физико-химические свойства клеточных стенок тканей ствола деревьев *Betula pendula* Roth // Ученые записки ПетрГУ, сер. Естеств. и технич. науки. 2014. № 4. С. 19–25.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий / Рос. акад. наук, Карел. науч. центр, Ин-т леса. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.

Новицкая Л. Л., Галибина Н. А. Транспортная и запасная формы сахаров у березы повислой (*Betula pendula* Roth) // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: материалы междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 230–236.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у листовенных деревьев // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 5. С. 935–940.

Groot W. J., Wein R. W. Effects of fire severity and season of burn on *Betula glandulosa* growth dynamics // International Journal of Wildland Fire. 2004. Vol. 13. P. 287–295.

Iraqi D., Tremblay F. M. The role of sucrose during maturation of black spruce (*Picea mariana*) and white spruce (*Picea glauca*) somatic embryos // Physiologia Plantarum. 2001. Vol. 111, N 3. P. 381–388.

Kaelke C. M., Dawson J. O. The accretion of nonstructural carbohydrates changes seasonally in *Alnus incana* ssp. *rugosa* in accord with tissue type, growth, N allocation, and root hypoxia // *Symbiosis*. 2005. Vol. 39. P. 61–66.

Novitskaya L. L. Effect of sucrose on sclerification of bark cells in *Betula pendula* Roth // *Acta Horticulturae*. 2009. Vol. 835. P. 109–116.

Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // *Journal of Plant Growth Regulation*. 2006. Vol. 25. P. 18–29.

Pagter M., Jensen C. R., Petersen K. K., Liu F., Arora R. Changes in carbohydrates, ABA and bark proteins during seasonal cold acclimation and deacclimation in *Hydrangea* species differing in cold hardiness // *Physiologia Plantarum*. 2008. Vol. 134. P. 473–485.

Percival G. C., Barnes S. The influence of carbohydrates, nitrogen fertilizers and water-retaining polymer root dips on survival and growth of newly transplanted bare-rooted silver birch (*Betula pendula* Roth.) and european beech (*Fagus sylvatica* L.) // *Arboricultural Journal*. 2007. Vol. 30. P. 223–244.

Piispänen R., Saranpää P. Variation of non-structural carbohydrates in silver birch (*Betula pendula* Roth) wood // *Trees*. 2001. Vol. 15. P. 44–451.

Regierer N., Streb S., Zeeman S. C., Frey B. Seasonal changes in starch and sugar content of poplar (*Populus deltoids* x *nigra* cv. Dorskamp) and the impact of stem girdling on carbohydrate allocation to roots // *Tree Physiology*. 2010. Vol. 30. P. 979–987.

Saramäki J., Hytönen J. Nutritional status and development of mixed plantations of silver birch (*Betula pubescens* Ehrh.) on former agricultural soils // *Baltic Forestry*. 2004. Vol. 10. P. 2–11.

Sturm A., Tang G.-Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning // *Trends Plant Sci*. 1999. N 4. P. 401–407.

Wobus U., Weber H. Sugars as signal molecules in plant seed development // *Biological Chemistry*. 1999. Vol. 380. P. 937–944.

Wong B. L., Baggett K. L., Rye A. H. Seasonal patterns of reserve soluble carbohydrates in mature sugar maple (*Acer saccharum*) // *Can. J. Bot*. 2003. Vol. 81. P. 780–788.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Галибина Наталия Алексеевна

зав. аналитической лабораторией, к. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия,  
Россия, 185910  
эл. адрес: galibina@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

### Galibina, Natalia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: galibina@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 768160

### Теребова Елена Николаевна

доцент кафедры ботаники и физиологии растений, к. б. н.,  
Петрозаводский государственный университет  
пр. Ленина, 33, г. Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910  
эл. адрес: eterebova@gmail.com

### Terebova, Elena

Petrozavodsk State University  
33 Lenina St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: eterebova@gmail.com

### Новицкая Людмила Львовна

зав. лаб. физиологии и цитологии древесных растений,  
д. б. н.  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Карелия, Россия  
эл. адрес: ludnovits@rambler.ru

### Novitskaya, Lyudmila

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: ludnovits@rambler.ru

### Софронова Ирина Николаевна

ведущий биолог лаб. физиологии и цитологии  
древесных растений  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: irinasof@krc.karelia.ru

### Sofronova, Irina

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: irinasof@krc.karelia.ru