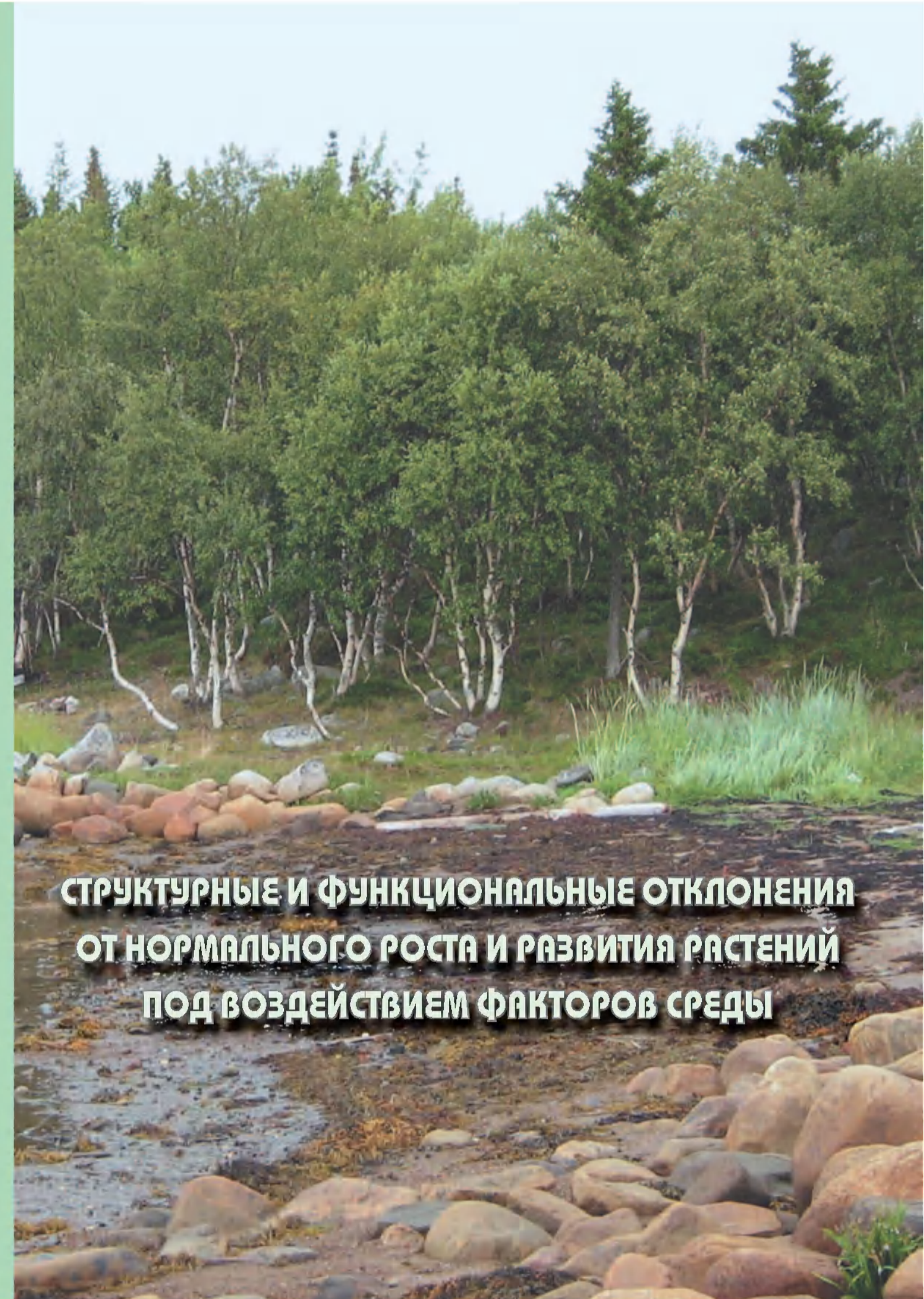


СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОТКЛОНЕНИЯ ОТ НОРМАЛЬНОГО РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРОВ СРЕДЫ



СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОТКЛОНЕНИЯ  
ОТ НОРМАЛЬНОГО РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ  
ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРОВ СРЕДЫ



ПОСВЯЩАЕТСЯ МЕЖДУНАРОДНОМУ ГОДУ ЛЕСОВ  
DEDICATED TO INTERNATIONAL YEAR OF FORESTS



Russian Academy of Sciences  
Division of Biology  
Scientific Council of the Russian Academy of Sciences on Forest  
Forest Research Institute of Karelian Research Center of RAS  
Komarov Botanical Institute of RAS  
Petrozavodsk State University  
The Ministry of Nature Management and Ecology of the Republic of Karelia  
Regional Coordinating council of Wood Sciences (RCCWS)  
International Association of Wood Anatomists (IAWA)



**STRUCTURAL AND FUNCTIONAL DEVIATIONS  
FROM NORMAL GROWTH AND DEVELOPMENT OF PLANTS  
UNDER THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS**

MATERIALS OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE

20–24 June 2011

Petrozavodsk  
2011

Российская академия наук  
Отделение биологических наук РАН  
Научный совет РАН по лесу  
Учреждения Российской академии наук  
Институт леса Карельского научного центра РАН  
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
Петрозаводский государственный университет  
Министерство по природопользованию и экологии Республики Карелия  
Региональный координационный совет  
по современным проблемам древесиноведения (РКСД)  
International Association of Wood Anatomists (IAWA)



**СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОТКЛОНЕНИЯ  
ОТ НОРМАЛЬНОГО РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ  
ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРОВ СРЕДЫ**

**МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ**

20–24 июня 2011 г.

Петрозаводск  
2011



УДК 581:581.5(063)  
ББК 28.57  
С87

**Редакционная коллегия:**

*Л. Л. Новицкая, д.б.н. (отв. редактор);  
Н. Н. Николаева, к.б.н.;  
Л. Л. Веселкова*

**Основные направления работы конференции:**

- 1) Биохимические, функциональные, анатомо-морфологические и габитуальные отклонения от нормального роста и развития растений в ответ на воздействие факторов среды
- 2) Молекулярно-биологические, биохимические и физиологические механизмы индукции структурных аномалий
- 3) Проблема наследования модификаций. Генетические, физиологические, морфологические аспекты экологического последствия

**С87 СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОТКЛОНЕНИЯ ОТ НОРМАЛЬНОГО РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРОВ СРЕДЫ:** Материалы Международной конференции / отв. ред. д.б.н. Л. Л. Новицкая. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. 400 с.  
ISBN 978-5-9274-0467-4

УДК 581:581.5(063)  
ББК 28.57



Конференция проводится при финансовой поддержке:  
Российского фонда фундаментальных исследований (№ проекта 11-04-06045-г),  
Президиума РАН, Отделения Биологических наук РАН.

Спонсором конференции выступило ОАО «Вимм Билль Данн Напитки»

**Discussed problems:**

- 1) Biochemical, functional, anatomo-morphological and habitus deviations from normal growth and development of plants in reply to influence of environmental factor
- 2) Molecular biology, biochemical and physiological mechanisms of induction of structural abnormalities.
- 3) The problem of modifications inheritance. Genetic, physiological, morphological aspects of ecological aftereffects

**STRUCTURAL AND FUNCTIONAL DEVIATIONS FROM NORMAL GROWTH AND DEVELOPMENT OF PLANTS UNDER THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS:** Material of International Conference / Proceeding Editor: Dr.Sc. L. L. Novitskaya. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 2011. 00 p.

The Conference received financial support of:  
Russian Fund Fundamental Research (№ 11-04-06045-г),  
Presidium of RAS, Division of Biology of RAS

The Conference sponsor – «Wimm Bill Dann»

ISBN 978-5-9274-0467-4

© Институт леса Карельского научного центра РАН, 2011  
© Карельский научный центр Российской академии наук, 2011  
© Коллектив авторов, 2011  
© Institute of Forest of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 2011  
© Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 2011  
© Composite authors, 2011



## ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая конференция посвящена биологии онтогенетического развития в норме и отклонениям от нее. Инициаторы конференции при ее организации руководствовались следующими мотивами.

Трудно представить более полезный методический подход для понимания нормального развития, чем исследование аномальных его вариантов. Это многократно проверенный факт. Приступая к исследованиям аномалий, автор обязан быть широко эрудированным в вопросах нормального развития, только в этом случае его работа сможет быть успешной. Исследование аномалий автоматически ориентирует на экспериментальный подход хотя бы уже потому, что исследователь имеет дело с результатами природных экспериментов, подчас значительно более сложных и многофакторных, чем могут быть спланированы самим экспериментатором. Это требует от исследователя большой информированности, изобретательности, незаурядных аналитических способностей.

Работа с аномалиями в качестве одной из главных преследует цель научиться управлять ими. Эта цель стоит в контексте более широкой и важной задачи – научиться управлять развитием вообще, включая и нормальное развитие. Такая способность сулит решение множества теоретических и прикладных проблем. Она имеет и чисто философский аспект: установление разумных пределов целенаправленной регуляции развития растений человеком.

Первые шаги в этом направлении исследований были связаны с ксилотомией аномальных древесных форм. Это логически вытекало из особой роли древесины в качестве промышленного сырьевого ресурса. Теперь этот исследовательский подход приобрел значительно более широкие цели. Расширился и круг исследуемых объектов, который теперь охватывает проблемы развития далеко не только древесных форм.

Многие аномалии хотя и являются генетически детерминированными, но проявляются далеко не всегда или только с определенного возраста. В связи с этим успешно развиваются представления об эпигеноме и эпигенетической памяти растений. Это новая страница в современных исследованиях. Высшие растения в качестве объектов для разработки этих проблем оказались очень удобными, а их эпигенетические исследования – очень перспективными.

Естественно, что не только человек способен влиять на развитие растений. Такую способность обнаруживают многие биологические компоненты экосистем, например, энтомофауна, почвенная и атмосферная микрофлора, грибы, вирусы, фаги. Совершенно очевидно, что очень популярная ныне тематика мутуальных отношений (симбиозов, симбиогенезов, паразитизмов) тоже целиком вписывается в круг научных проблем биологии развития, в том числе и аномального.

Организаторы надеются, что круг участников, их статьи, представленные ниже, и доклады на Конференции будут достаточно полно отражать перечисленные направления научных исследований.

Международная конференция по данной тематике избрала своим местом Институт леса Карельского научного центра РАН в г. Петрозаводске, где в течение более полувека разворачивались научные исследования аномального развития древесины уникального в этом отношении объекта – карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*). Возникшая за эти годы в институте научная школа широко известна своими достижениями в области исследований аномалий развития древесных растений и пользуется большим авторитетом в мировом научном сообществе. Знаменательно и то, что Конференция приурочена к 2011 г. – Международному году лесов. Время и место Конференции выбраны совсем не случайно. Они символизируют ведущие направления в ее тематике, отражают назревшую необходимость подведения предварительных итогов исследований и обсуждения перспектив их развития на ближайшую декаду.

Хочется думать, что представленные на Конференции доклады будут интересными, дискуссии живыми и плодотворными, атмосфера по-настоящему творческой, теплой и непринужденной. Все это послужит импульсом к активному научному сотрудничеству по всем обсуждаемым вопросам. В этом случае Конференция достигнет своей цели. Тематика исследований будет расширяться и станет еще более интригующей и интересной, появится постоянная потребность в научных встречах, конференции этого профиля приобретут постоянный статус и свои традиции.

Член-корр. РАН, профессор Ю.В. Гамалей



## FORMATION OF XYLEM AND PHLOEM IN CONIFEROUS

*Antonova G.F.*

V.N.Sukachev Institute of forest, SB RAS, Russia, Akademgorodok, Krasnoyarsk 630036, Russia, E-mail: institute\_forest@ksc.krasn.ru,

**Abstract.** The formation of annual increment in coniferous is started with the production of phloem sieve cells by cambium 10–20 days before the appearance xylem derivatives of cambium. Phloem formation is completed in late June in pine stem and in late July in larch simultaneously with the end of shoot growth. The maximum activity of cambium, producing phloem and xylem cells, occurs in the same time or not while development activity of those cells is always opposite. The content of metabolites within differentiating and mature phloem elements depends on both developmental stage and the layer of forming early or late wood.

The productivity of wood formation in coniferous depends on the number of cells, produced by cambium, their sizes and the amount of substances, accumulated within walls of cells during growth and development. The quality of wood has been known to depend on annual wood ring structure and in particular on the relation of early- and latewood tracheids differed by morphological parameters. The reasons of such differences are conditioned by biochemical and, as the consequence, by morphological development of tracheids walls resulted from both endogenous and exogenous factors. The processes of the production of cells by cambium, growth of their primary and development of secondary walls occur in different time and in space. That is why these processes for certain cell groups can overlap each other. So in Middle Siberia the production of cells by cambium lasts through June and July. Radial diameter growth of earlywood tracheids is mostly observed in June, latewood tracheids – in July. The development of secondary wall thickening of early wood cells occurs in June-July, latewood ones – in August – first half of September. Hydrothermal conditions of these months affect considerably morphological parameters of tracheids. But the each of the processes reacts separately on environmental factors. So the active growth of the radial diameter of tracheids and development of their wall thickness occur at both different air temperature and precipitation and these processes have their own optimum temperature outside which their activity decreases. The temperature what is favourable to cell growth influences negatively wall thickness, while the temperature, promoted maximum wall thickness, leads to tracheids with narrow radial diameter. The availability of water has significance to cell growth more than to secondary wall thickening. The differences in the parameters of tracheids of early- and latewood both in pine and larch are resulted from the reactions of endogenous processes, responsible for that, at temperature and precipitation. These processes include a physical as well as biochemical events in the course of expansion growth and secondary wall thickening. Radial cell size is conditioned by biochemical changes in walls in cambium zone and in the end of growth stage that depends mostly on water availability in the both cases. Biochemical processes being the base of wall extensibility and of cell growth include the loosening of the walls and slip of cellulose microfibrils one about other. First of all this depends not only on a destruction of cellulose-xyloglucan linkages but on the presence of low molecular weight xyloglucan that make for the exit of cells from cambium zone to cell expansion zone. Cellulose during latewood formation has been found to connect tightly with xyloglucan just in cambium zone while that is not observed in the course of early wood development. That is why the tracheids in latewood are more narrow and longer than in early wood. Tightly bonds between cellulose microfibrils and xyloglucan and an accumulation of low molecular weight fraction within cell wall of cambium zone arise at internal water stress. On the other hand the water deficit promotes to modification in the structure both of arabinogalactan and arabinogalactan proteins what resulted in strengthening of bonds with other wall polysaccharides and further with cellulose. Furthermore a water deficit decreases the amount of ascorbic acid being antioxidant that limited cell growth due to appearance of phenolic bridges between polysaccharides. All together strengthen the wall structure and restrict cell growth.

Temperature conditions affect first of all the wall thickness. With arising of temperature the biosynthesis is forced but at the same time the duration of cell wall thickening reduces what is resulted in decrease of wall thickness. The most sensitive to temperature is autolysis of cytoplasm, destroy of which limits thickening duration, while it is that affects tracheid wall thickness. There are enough substrates for wall thickness development in early and late xylem. The reasons of the differences in parameters appear to



be the time of tracheids maturation, what can be resulted from both decrease of ascorbate and increase of some phenolic acids included in a destruction of protoplast.

The deposition of pectin, arabinogalactan, the fractions of A and B hemicelluloses and cellulose in cell walls occurs with different rates at developmental stages of primary and secondary walls and in line with their participation in the formation of cell wall structure in early wood and latewood. Polysaccharides, involved in cell wall mobility (arabinogalactan, pectin substances), are principally synthesized during primary wall development. The contents of pectin substances, A and B hemicellulose fractions, linked or not with cellulose, are different before and after beginning of lignification during earlywood and latewood formation. This shows different matrix basis for the beginning of lignification. The intensity of lignin deposition gradually increases during early wood formation reaching the maximum at the last stage of tracheid maturation. In contrast, the lignin deposition rate in the course of latewood development is the highest at the outset of the process and drops towards mature cells. There were differences in the composition of alkaline oxidation products (aldehydes and phenolic acids) of lignin preparations at different developmental stages of early and late xylem. The contents of carbohydrates linked to lignin by ether and ester bonds were the highest in the first stage of lignification and greater in lignifying latewood than in earlywood. Lignins formed at the beginning of lignification of both wood layers had higher molecular weights and were more homogeneous than those at the last stage of cell differentiation. All together can be the reason for different physicochemical properties of two types of wood in both pine and larch.

## ФОРМИРОВАНИЕ КСИЛЕМЫ И ФЛОЭМЫ ХВОЙНЫХ

*Автонова Г.Ф.*

Институт леса им. В.И. Сукачева СО РАН, Красноярск, 660036, Россия. E-mail: institute\_forest@ksc.krasn.ru

Продуктивность древесных растений, и хвойных в частности, определяется количеством и размером клеток, как основных структурных единиц образующейся ксилемной ткани. Именно рост и развитие клеток, и в частности их стенок, является тем центром, на который направлены все физиологические и биохимические процессы, идущие в растении, и которые служат основной ячейкой, аккумулирующей биомассу.

Формирование годичных приростов хвойных начинается с развития ситовидных клеток флоэмы, произведенных камбием в предыдущем сезоне. Деление камбиальных инициалей в сторону флоэмы отмечалось в стволах сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в Средней Сибири за 10–20 суток до появления первых ксилемных производных камбия. Активность камбия по производству элементов флоэмы и клеток ксилемы может совпадать или не совпадать в отдельные периоды сезона, что зависит от общей активности ростовых процессов под влиянием внешних факторов. В то же время интенсивность дифференциации клеток ксилемы и флоэмы всегда находится в противофазе. Образование камбием ситовидных элементов завершается в сосне в позднем июне, а в лиственнице – в позднем июле одновременно с прекращением роста побегов.

Число клеток в годичном приросте ксилемы, их морфометрические характеристики и соотношение клеток ранней и поздней древесины влияют на физико-механические свойства и, следовательно, качество формируемой древесины. Влияние внешних факторов связано с воздействием на сам процесс морфогенеза клеток через биохимические изменения их метаболизма и развития. Так, морфогенез трахид ранней и поздней древесины проходит по одному пути – рост первичных стенок и утолщение вторичных, фактически включающих всю биомассу годичного прироста хвойных. Однако конечные характеристики ранних и поздних трахид значительно отличаются друг от друга. Поэтому важной стороной изучения проблемы формирования древесины является выявление причинноследственных связей этапов морфогенеза трахид с обеспечением развития клеток субстратами, а также с биохимическими изменениями в их стенках, так как структура и состав полисахаридов матрикса и их связей с целлюлозой являются решающим фактором в росте клеток и создании архитектуры стенок.

Этапы морфогенеза трахид (образование камбием, рост первичных и развитие вторичных стенок) разделены во времени и пространстве и каждый из них требует определенное время для завершения. Длительность этого времени меняется в ходе сезона и зависит в первую очередь от внеш-

них факторов. Для отдельных групп клеток формирующегося годичного слоя стадии морфогенеза перекрывают друг друга во времени. В условиях Сибири рост радиального диаметра ранних трахеид сосны и лиственницы происходит в основном в июне, поздних трахеид – в июле. Развитие вторичных стенок ранних трахеид проходит частично в июне, но главным образом в июле, поздних – в августе-сентябре. Естественно, что гидротермические условия этих месяцев значительно влияют на параметры развивающихся клеток.

Перекрывание во времени фаз дифференциации для разных клеток годичного слоя значительно осложняет оценку влияния внешних факторов на формирование древесины. Для решения этой проблемы необходимо дифференцировать это влияние по этапам морфогенеза клеток, приводящих к образованию древесины. На основании наблюдений в течение двух сезонов за образованием, ростом и развитием трахеид в стволах сосны и лиственницы были найдены оптимальные условия, максимально благоприятные для производства клеток камбием, их росту и отложению биомассы в их стенках. Они оказались различными для каждой из стадий дифференциации. Наиболее благоприятными для роста клеток сосны и лиственницы в радиальном направлении из среднесуточных является температура 21–22°C, которая совпадает с оптимальными условиями для деления клеток. В то же время для развития вторичной стенки наиболее благоприятна температура в 15–17°C. Из дневных температур для роста клеток растяжением оптимальной является температура 26–27°C, а максимальное утолщение стенок достигается при дневной температуре воздуха 21–22°C. Выше указанных значений морфологические параметры трахеид уменьшаются. Сопоставление данных показывает, что температурные условия, благоприятные для роста клеток в радиальном направлении, вызывают снижение толщины клеточной стенки, тогда как температура, способствующая достижению максимальной толщины стенки, не позволяет получить трахеиды с большим диаметром. Кроме того, обеспеченность влагой для роста растяжением имеет большее значение, чем для развития вторичного утолщения. Существует предел в количестве осадков, выше которого, например, толщина стенки может уменьшаться.

Показателями онтогенеза клеток ксилемы хвойных, от которых зависят их морфологические параметры, являются скорость и продолжительность развития трахеид в фазах дифференциации. Но связь показателей с морфологическими параметрами трахеид различна. Радиальный размер клеток зависит от скорости развития в зоне роста растяжением, а толщина стенок прямо связана с продолжительностью развития в зоне созревания. Такое отличие обусловлено разными по природе эндогенными процессами, ответственными за развитие параметров, и их активностью в ответ на изменения погодных условий. Именно разная реакция этих процессов на температуру воздуха (дневную и ночную) и количество осадков приводит к колебаниям скорости и, соответственно, продолжительности развития в зонах. При этом увеличение скорости развития параметра ведет к сокращению продолжительности развития и наоборот. Несмотря на временные колебания скорости, вызванные погодными условиями, существует общая тенденция к снижению скорости роста растяжением в ходе сезона. Скорость радиального расширения стенок ранних трахеид в 2–3 раза выше, чем поздних трахеид. В соответствии с этим радиальные размеры ранних трахеид превышают таковые поздних клеток. Скорость отложения вторичных стенок также варьирует по сезону, снижаясь в конце сезона. Продолжительность развития в зоне созревания при этом увеличивается. Развитие вторичной стенки ранних трахеид занимает меньший временной промежуток, чем поздних, длительность созревания которых колеблется от 30–35 до 50–55 суток. Толщина и площадь поперечного сечения стенок поздних трахеид, соответственно, значительно превышает эти показатели трахеид ранней древесины. Таким образом, различие во временном распределении процессов по сезону и разная реакция стадий дифференциации на температуру воздуха и влагообеспеченность лежит в основе различий морфологических показателей ранних и поздних трахеид хвойных.

Влияние факторов опосредуется генотипом. Количество ранних трахеид в годичном приросте лиственницы сибирской и сосны обыкновенной, растущих в одном древостое, зависит от сроков начала вегетации тех же пород из разных районов произрастания – как от темпов деления камбиальных инициалей, так и начала образовательных процессов. Сравнение показателей онтогенеза трахеид годичного слоя древесины лиственницы сибирской и сосны обыкновенной, растущих в одном древостое и отличающихся морфологическими параметрами, показало, что в основе этих различий



лежит разная скорость развития клеток как в зоне роста растяжением, так и в зоне отложения веществ вторичной стенки. Скорость роста растяжением трахеид лиственницы превышает таковую у сосны как при образовании ранней, так и поздней древесины. Таким образом, морфогенез клеток ксилемы сосны и лиственницы, хотя и имеет одинаковую реакцию на внешние факторы, различен по своим количественным показателям.

Различные пределы повышения температуры воздуха, благоприятные для развития первичных и вторичных стенок трахеид связаны с разными эндогенными событиями, сопровождающими развитие клеток в каждой из фаз дифференциации. Рост первичных стенок клеток связан с такими физическими свойствами, как пластичность и гидравлическая проводимость, обусловленных взаимодействием полисахаридов стенок. При развитии утолщения стенок основную роль играет доступность субстратов, их поступление к месту синтеза, что зависит от транспорта в радиальном направлении и состояния мембран. Установлено, что малая толщина стенок ранних трахеид и малый радиальный размер поздних не зависят от доступности субстрата. Как при формировании ранних, так и поздних трахеид высокая скорость первой стадии развития вторичной стенки обеспечивается более высоким уровнем субстрата.

Вдоль ряда развивающихся трахеид максимальное (в расчете на клетку) количество углеводов содержится на начальном этапе стадии развития вторичных стенок, что указывает на усиленный транспорт субстратов к месту синтеза основной биомассы стенок трахеид. Каждый из субстратов имеет свою динамику. Например, низкий уровень урсоловых кислот, субстрат для пектиновых веществ на первом этапе роста, обусловлен их расходом на синтез этих веществ, основных составляющих срединных пластинок и первичных стенок развивающихся клеток, и аскорбата – регулятора морфогенеза клеток. Высокий уровень урсоловых кислот на втором этапе роста соответствует снижению их потребления на синтез этих соединений. Поэтапно меняется содержание и состав фенолкарбоновых кислот, в частности оксикоричных, которые участвуют как в остановке роста первичных стенок (диферуловые мостики), так и лигнификации ткани. В составе метаболитов они находятся в основном в связанной форме в виде простых и сложных эфиров и на всех этапах развития трахеид в клетках поздней ксилемы их больше, чем ранней. Повышенное содержание фенолкарбоновых кислот в свободной форме (которые являются ядами для клетки) в клетках ранней ксилемы может быть причиной меньшей продолжительности развития клеток в зоне созревания, и как результат меньшей толщины их клеточных стенок.

Важным показателем активности процессов, связанных с образованием клеток камбия, их ростом, развитием и лигнификацией, является содержание аскорбиновой кислоты (АК), которая вместе с ее окисленной формой дегидроаскорбиновой кислотой (ДАК), определяет уровень окислительно-восстановительного потенциала ткани.

Существуют как общие, так и специфические особенности в развитии структуры стенок трахеид ранней и поздней ксилемы. Основная масса целлюлозы первичных стенок синтезируется на начальных этапах роста, т. е. в начале создается каркас стенки, тогда как конечная структура, придающая жесткость стенке, формируется к концу фазы роста растяжением. При этом отложение микрофибрилл целлюлозы и гемицеллюлоз на каждом из этапов этого роста идет асинхронно, что вызвано пульсирующим изменением водного потенциала клеток и их апопласта. Отложение гемицеллюлоз А и Б и их фракций, связанных и не связанных с целлюлозой, пектиновых веществ и их состава, арабиногалактана и арабиногалактановых белков, важных по функциональным свойствам компонентов, специфично для каждой стадии морфогенеза и связано как с изменением направленности синтеза, так и изменением структуры углеводных полимеров под влиянием водного стресса. Из-за изменения структуры самих гемицеллюлоз на последовательных стадиях онтогенеза трахеид меняется степень их агрегированности с целлюлозой. Именно степень такой связи влияет на развитие первичных стенок, поскольку определяет уровень ослабленности их структуры и, следовательно, начало роста стенок. Так, при формировании ранних трахеид сосны и лиственницы целлюлоза в камбиальной зоне не ассоциирована с ксилоглюканом, и их тесное взаимодействие возникает только на второй стадии роста растяжением. В период образования поздней ксилемы тесная связь целлюлозы и ксилоглюкана существует уже в камбиальной зоне. Усиление латерального связывания микрофибрилл целлюлозы и ксилоглюкана является результатом изменения молекулярной и надмо-

лекулярной структуры последнего вследствие снижения водного потенциала ткани под влиянием внешнего водного стресса. Итогом такого развития является меньший радиальный размер поздних трахсид по сравнению с ранними. Повышенное количество низкомолекулярного ксилоглюкана в камбиальной зоне и связь высокомолекулярного с целлюлозой может быть причиной большей длины поздних трахсид по сравнению с ранними, поскольку в этих условиях микрофибриллы целлюлозы скользят друг относительно друга в большей степени, чем отодвигаются в поперечном.

Основной синтез пектиновых веществ, структурных элементов срединных пластинок и первичных стенок, важных для создания структуры и морфогенеза ткани в целом, идет на стадии роста клеток растяжением, т. е. в фазе, определяющей внешний размер клеток. Снижение скорости роста сопровождается сокращением синтеза пектинов и изменением их состава, в частности, увеличением кислых пектиновых веществ. Повышение их содержания способствует укреплению структуры стенок благодаря их связям с другими углеводными полимерами. Кроме того, изменяется количество и структура арабиногалактана, гидрофильного вещества, способствующего скольжению клеток друг относительно друга, и фракций ксилоглюкана (гемицеллюлозы Б), связанных и несвязанных с целлюлозой. В поздних трахеидах связанного с целлюлозой ксилоглюкана почти в два раза больше, чем в ранних. Кроме того, при росте первичных стенок поздних трахсид почти в три раза больше фракций гемицеллюлоз А, связанных с целлюлозой. Такие различия в составе структурных полисахаридов могут быть одной из причин меньшего радиального диаметра трахсид поздней древесины по сравнению с ранней.

С началом развития вторичных стенок, аккумулирующих основную биомассу годичного прироста, и в ходе последующей лигнификации в матриксе стенок как ранних, так и поздних трахсид гемицеллюлозы ксилоглюкановых фракций продолжают увеличиваться, тогда как фракции А уменьшаются. При этом структура формирующегося матрикса стенок ранних трахсид отличается от структуры матрикса клеточных стенок поздней древесины. Так, перед лигнификацией в стенках клеток ранней ксилемы гемицеллюлозы фракций Б составляют до 70 % общего состава гемицеллюлоз, тогда как в стенках поздней ксилемы содержится практически равное количество гемицеллюлоз групп А и Б. Известно, что лигнификация начинается в среде полисахаридного геля. Если рассчитать эту основу по площади стенок трахсид, то окажется, что, например в ранней ксилеме лиственницы, она начинается после отложения 22–26 % веществ вторичных стенок, поздней ксилемы – только 9–13 %. В то же время количество целлюлозы в этой зоне ранних трахсид меньше, чем в той же зоне поздних. Такое различие обусловлено, вероятно, не только природой гемицеллюлоз, но и, по-видимому, пространственным расположением микрофибрилл целлюлозы. Это указывает на разную матричную основу, в среде которой проходит полимеризация предшественников лигнина.

Лигнификация двух слоев ксилемы годичного прироста протекает в различных условиях не только из-за разницы в матриксе стенок, но и из-за изменения содержания и состава предшественников лигнина, а также аскорбиновой кислоты, определяющей их доступность последующей дегидрогенной полимеризации. Отношение АК/ДАК меняется по-разному в ходе лигнификации ранней и поздней ксилемы. В ранней ксилеме оно падает от начала лигнификации в сторону зрелых клеток и, напротив, увеличивается в зрелой поздней ксилеме, что указывает на разный уровень окислительно-восстановительных процессов при развитии клеток этих слоев годичного прироста.

В соответствии с этим как в лиственнице, так и сосне лигнификация ранней и поздней ксилемы происходит с разной динамикой. При формировании ранней ксилемы интенсивность синтеза лигнина увеличивается постепенно, достигая максимума к концу созревания трахсид. В ходе развития поздней ксилемы наибольшее количество лигнина откладывается в самом начале лигнификации и уменьшается по мере созревания трахсид. Эти изменения коррелируют с количеством и составом оксикоричных кислот, как субстратов в синтезе монолигнолов – предшественников лигнина. Разные условия лигнификации ранней и поздней ксилемы ведут к изменению в структуре лигнина. Содержание и соотношение фенилпропановых единиц, а также связей между ними и углеводами клеточных стенок меняются по мере созревания трахсид и различны для двух типов ксилемы. Отношение сирингильных единиц к гваяцильным в лигнине ранней ксилемы увеличивается с созреванием трахсид, тогда как в лигнине поздней, напротив, уменьшается. В лигнине зрелой ранней ксилемы это отношение в два раза выше, чем поздней. На последовательных этапах лигнификации ранней и поздней ксилемы лигнины содержат также оксикоричные кислоты, соединяющиеся сложными эфир-



ными связями молекулы лигнина между собой и простыми эфирными связями его макромолекулы с полисахаридами, боковые цепочки которых состоят из остатков арабинозы, ксилозы и глюкозы. Количество углеводов и состав оксикоричных кислот меняется в ходе лигнификации.

Согласно данным гель-хроматографии, лигнин, синтезированный на первых стадиях процесса, из-за связей с полисахаридами клеточной стенки имеет повышенную молекулярную массу и более однороден, чем на последующих стадиях формирования трахеид. В ходе биосинтеза средняя молекулярная масса препаратов лигнина меняется, и дисперсность полимера возрастает. Дисперсность лигнина, выделенного из зрелой поздней ксилемы, выше, чем ранней. Он содержит фракции с высокой молекулярной массой. Возможно, часть высокомолекулярного лигнина локализована в срединной пластинке. ИК-спектры показали различие в структуре полимера ранних стадий лигнификации двух типов ксилемы с одной стороны, с другой – усиление конденсации фенилпропановых единиц по мере созревания трахеид. Данные указывают на последовательные изменения в структуре лигнина в ходе лигнификации ранней и поздней ксилемы, приводящие к гетерогенности полимера зрелой ксилемы годовичных приростов в хвойных.

## THE MORPHOLOGY AND FUNCTION OF UNDERGROUND SYSTEMS OF SPECIES FROM BRAZILIAN SAVANNA

*Appezettato-da-Glória B.<sup>1</sup>; Soares A. N.<sup>1</sup>; Silva J. M.<sup>1</sup>; Bombo A. B.<sup>1</sup>; Martins A. R.<sup>2</sup>; Fidelis A.<sup>3</sup>*

<sup>1</sup>Department of Biological Sciences, Escola Superior de Agricultura 'Luiz de Queiroz', Universidade de Sao Paulo, 13418-900, Piracicaba, SP, Brazil; anielcasoares@hotmail.com; aline\_bbombo@hotmail.com; bagloria@esalq.usp.br

<sup>2</sup>Institute of Biology, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP, Brazil;

<sup>3</sup>Department of Ecology, Universidade de Sao Paulo, 05508-900, Sao Paulo, Brazil;

The Brazilian Cerrado, a neotropical savanna, covers approximately 2 million km<sup>2</sup>, representing about 23 % of the area of the country. This vegetation presents a wide physiognomic variation (Fig. 1): *campo limpo*, a grassland, to *cerradao*, a tall woodland. The intermediate physiognomies (*campo sujo* a shrub savanna, *campo cerrado* a savanna woodland, and *cerrado sensu stricto* a woodland) are considered ecotones of the two extremes. There are different physiognomies due to distinct factors, such as deep and well drained soils that are acidic and with high aluminum content, seasonality, with dry periods of 3–4 months, and fire [6].

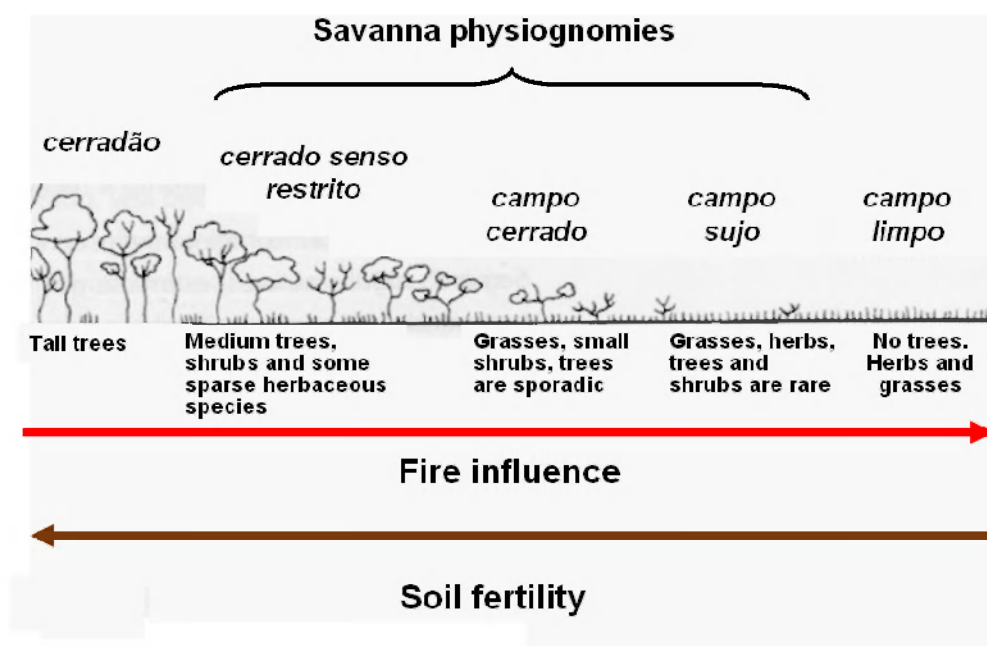


Figure 1. Influence of the fire and soil fertility in the Brazilian Cerrado physiognomies (based on Coutinho [6])

The Cerrado flora presents two main components: the herbaceous and the woody, which are floristically distinct and antagonistic, because both are sun-loving. Species from the herbaceous and subshrub strata are dominant in open physiognomies («campos», grasslands). As a result of seasonal climate with dry periods of three to four months, usually associated with the action of fire, the vegetation of the Cerrado has several mechanisms that include morphological and physiological adaptations that allow plants to survive adverse conditions. Among the morphological adaptations of the herbaceous and subshrubby species we highlight the thickened underground systems. Regarding phenology, several species exhibit seasonal growth of this stratum, i.e., in the autumn shoots wither and die persisting only thickened underground systems [8]. During spring and the beginning of rainy season, individuals rapidly resprout and flower using the reserves stored in the underground structures. Asteraceae is the most represented family in the Cerrado after the Fabaceae, that is, it is the second one with the most number of species [14]. Almeida *et al.* [1] studied eight Cerrado fragments in the State of São Paulo (Brazil) from 2000 to 2002 to produce an inventory of Asteraceae species. Their species list was then compared to other 24 Cerrado species lists in the literature. According to these authors amongst the most frequent species are *Chresta sphaerocephala*, *Chromolaena squalida*, *Lessingianthus bardanoides*, *Orthopappus angustifolius* and *Piptocarpha rotundifolia*. It is possible that this higher frequency is related to the presence of belowground buds in the Cerrado as demonstrated in species of North American prairies [5]. But in the Cerrado there are types of underground systems other than rhizomes that are usually described in the prairie. The terminology of these belowground structures is also different and it is presented here. The first scientific study carried out on the vegetation of the Brazilian Cerrado, where different underground organs were illustrated was "Lagoa Santa", published in 1892 by Eugen Warming [20]. In the 40's stand out studies of Felix Rawitscher, Mercedes Rachid and Mario Guimarães Ferri on vegetation in the savanna of São Paulo State, Brazil. The authors divided the vegetation according to the strategy of exploitation of soil water by roots: **a)** shrubs and small trees with very deep roots, many of which vegetate during the entire dry season; **b)** grass with shallow roots, they shrivel when the water drained and, **c)** plants that vegetate only during the rainy season, many of which have bud-bearing underground organs able to retain high percentage of water [16]. Regarding the effect of fire in open areas of the Cerrado, Rachid [16] observed that **xylopodium**, term introduced by Lindman in 1900 for a lignified underground system very common in grasslands of southern part of Brazil [12], and tuberous roots survive to fire, although it can be seen charred branches on the soil surface. In fact, Coutinho [6] shows that after the fire the soil surface temperature is about 74°C so that, the temperature drops dramatically at 1, 2, 3 and 5 cm deep. At 1 cm deep not exceeding 55°C and at 5 cm showing an increase of only a few degrees. So the fire burns the shoots, but the underground system keeps alive.

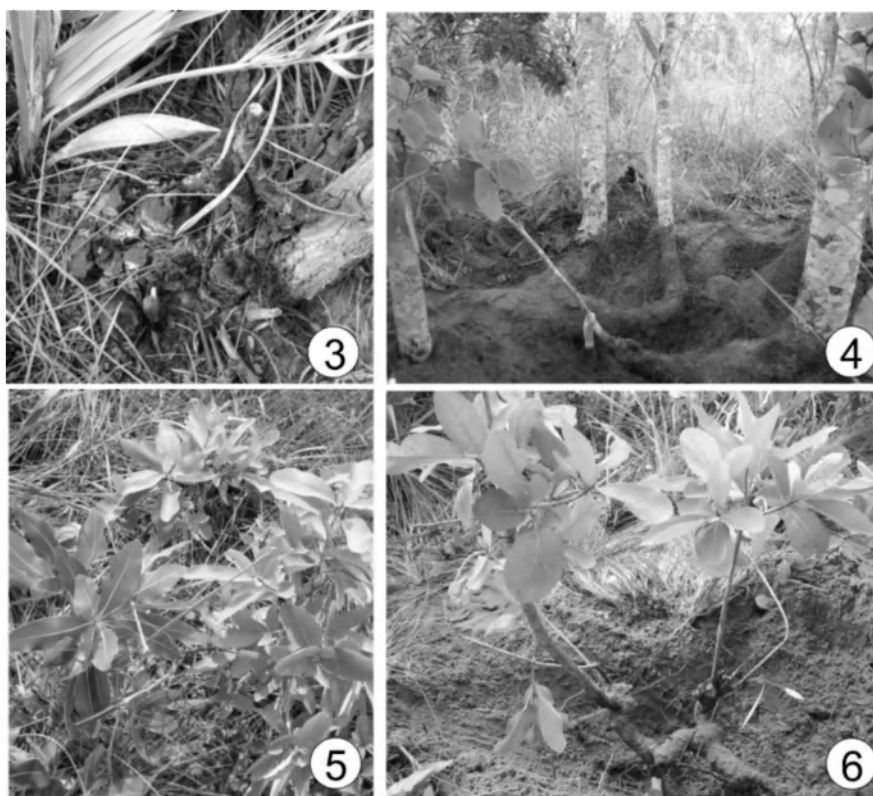


Figure 2. Underground system of *Mandevilla illustris* (Apocynaceae). It is constituted by a xylopodium (upper slender portion) and a tuberous root. Bar = 6cm.

In the 60's, Carlos Rizzini and Heringer Ezechias [17,18,19] studying savanna species show the distinction between the tuberous roots and xylopodium and new terminology such as **secondary xylopodium**, **'initial tubercles' on trees and diffuse underground system** [19]. Xylopodium is a



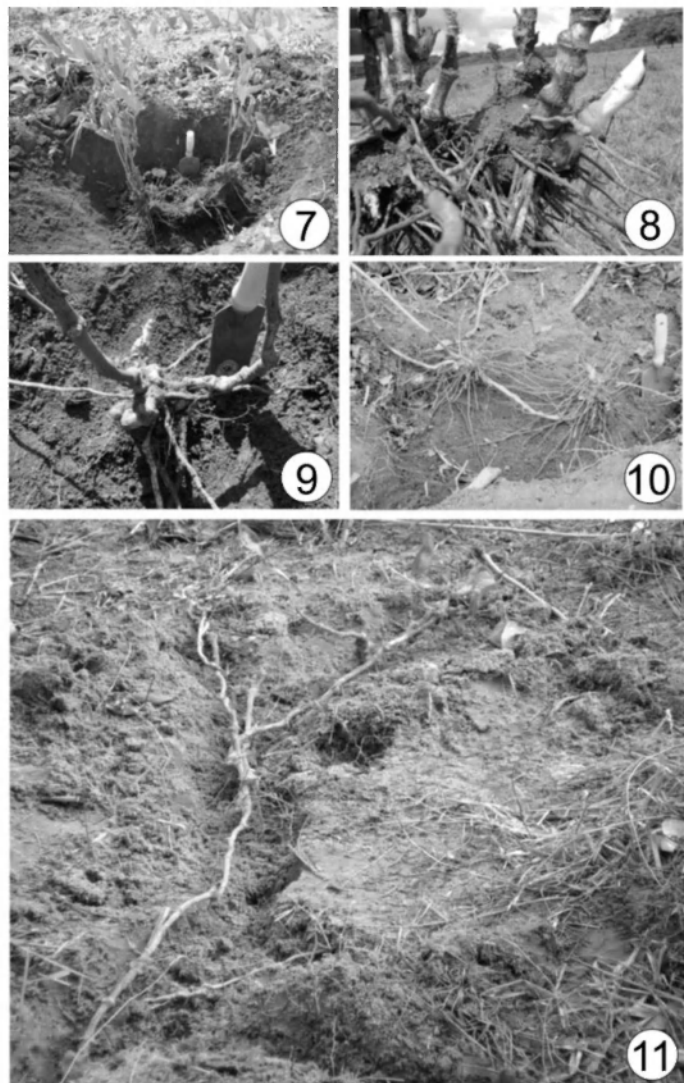
perennial thickened woody organ with numerous buds situated superficially, in the driest soil part, therefore it is almost always associated with tuberous roots that provide it with water and food reserves in order to survive the dry season and, later on, resprout as verified in *Mandevilla illustris* (Fig. 2). Secondary xylopodium is formed on some tree and shrub species, for example, in *Stryphnodendron barbatiman*, *Palicourea rigida* and *Kielmeyera coriacea* (a Fabaceae, Rubiaceae and Clusiaceae respectively) in response to elimination of aerial stems caused by fire (Fig. 3). It is a thickening at the stem base capable of resprouting in the rainy season. The ‘initial tubercles’ are found, for example, in *Annona crassiflora*, *Piptadenia macrocarpa* and *Tabebuia caraiba* (a Annonaceae, Fabaceae and Bignoniaceae respectively). They are thickened roots in the early stages of plant development in order to accumulate reserves and water. As development proceeds the thickenings are no longer perceived as the tap root becomes axial and deep. Interestingly, several species of herbaceous and shrub species in the savanna formations thicken the primary root soon after germination, as in *Mandevilla illustris* and *M. velutina* [14] which allows the rapid establishment in the field. Many Cerrado species, as *Chresta sphaerocephala*, show an unusual behavior. A single individual plant can occupy an area of about 10 m in diameter [1]. They have a complex profusely branched and superficial subterranean system described by Rizzini and Heringer [19] as ‘diffuse underground systems’ (Fig. 4-6). Some of these diffuse underground systems are caulinar structures named ‘soboles’ as verified in *Erythroxylum nanum* [8] or radicular structures named ‘gemmiferous roots’ as described in *Chresta sphaerocephala* [1]. They have vegetative reproduction sprouting in different directions, but all the shoots are interconnected belowground, forming an extensive, complex system. Colonies of *Annona pygmaea*, *Andira humilis*, *Pradosia brevipes*, *Parinari obtusifolia*, among others, can reach several meters in diameter [20]. A similar pattern can be seen for *Chresta sphaerocephala*, where the aerial stems can be as far as 100 cm apart and shows diffuse underground systems [8].



Figures 3–6. 3. A common view in Cerrado, carbonized base of some branches emitted in previous periods. 4–6. Diffuse underground systems. *Hymenaea stigonocarpa* (4), *Kielmeyera variabilis* (5, 6).

According to Filgueiras [8] this phenomenon seems to be quite widespread and should be investigated in depth due to difficulties found to define an individual in Cerrado vegetation types, being of

crucial importance for population biology and community studies. These systems were consequences of repeated destruction of the aerial biomass, due to fire disturbance, affecting thus, the reproduction by seeds and stimulating shoot bud-forming roots [8]. The remaining carbonized base of some branches emitted in previous periods from the diffuse underground system of *Chresta sphaerocephala* confirms the interference of the fire in the sprouting process [2]. Another type of underground system found in the Cerrado is **rhizophore** [15]. Rhizophores constitute the underground cauline system in plants which have bipolar cauline ramification system, that is, both aerial (plumule origin) and underground systems (cotyledonary buds origin). Underground cauline systems play an important role increasing the plant rhizosphere, as well as functioning for storage and resprouting [15, 10]. *Smilax* rhizophores distribution (0–20cm soil depth) in *S. brasiliensis* (Fig. 7, 8), *S. campestris*, *S. cissoides*, *S. goyazana*, *S. oblongifolia* (Fig. 9) [13], *S. polyantha* (Fig. 10) and *S. fluminensis* (Fig. 11) coincides with higher contents of organic matter whether the soil being stony or not. All of them exhibited clonal growth hence their underground system functions as storage structures and the axillary buds can sprout into new stems. Only *Smilax fluminensis*, collected in sandy soil of *campos cerrados*, presents vegetative dispersal due to the runners (Fig. 11).



Figures 7-11. *Smilax* rhizophores distribution in *S. brasiliensis* (7, 8), *S. oblongifolia* (9), *S. polyantha* (10) and *S. fluminensis* (11)

Therefore bud-bearing underground systems could contribute to the formation of a belowground bud bank in the Cerrado [4]. Bud bank was first described in 1977 by Harper [9] and its concept was expanded by Klimesova and Klimes [11]. It comprises all buds from plants, which can be potentially used for vegetative regeneration by the formation of new shoots after the partial or total removal of aboveground

parts caused by extreme climatic factors as drought or fire. Recently, the importance of underground systems of the bud bank for the regeneration of vegetation after disturbance and on the maintenance of plant populations were described for the subtropical grasslands in Southern Brazil [7]. Studies have shown that these grasslands are resilient to fire, with a great capacity for regeneration after disturbance [16]. Most of the vegetation regrowth, mainly from buds protected below ground level, found in underground organs such as rhizomes and xylopodium. Thus, the successful regeneration of the vegetation depends on the survival of these organs, as well as the viability of buds [16]. The same strategy might be found in Cerrado, since vegetation experiences frequent fires and a great part of the herbaceous and shrub strata show species with the presence of bud-bearing belowground organs. However, there are no studies about the bud banks of Cerrado vegetation.

#### LITERATURE

1. Almeida, A. M., C. R. Fonseca, P. I. Prado, M. Almeida-Neto, S. Diniz, U. Kubota, M. R. Braun, R. L. G. Raimundo, L. A. Anjos, T. G. Mendonça, S. M. Futada, T. M. Lewinsohn. Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo // *Biota Neotropica*. 2005. 5. P. 1–17.
2. Alonso, A. A., Machado, S.R. Morphological and developmental investigations of the underground system of *Erythroxylum* species from Brazilian cerrado // *Australian Journal of Botany*. 2007. 55. P. 749–758.
3. Appezzato-da-Glória, B., Estelita, M.E.M. The developmental anatomy of the subterranean system in *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson and *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae) // *Revista Brasileira de Botânica*. 2000.23. P. 27–35.
4. Appezzato-da-Glória, B.; Cury, G.; Soares, M. K. M.; Hayashi, A. H.; Rocha, R. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado // *Journal of the Torrey Botanical Society*. 2008. 135(1). P. 103–113.
5. Benson, E. J., D. C. Hartnett, K. H. Mann. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations // *Am. J. Bot.* 2004. 91. P. 416–421.
6. Coutinho, L. M. Fire in the Ecology of the Brazilian Cerrado // *Fire in the tropical biota*. Springer-Verlag, Berlin, DE. 1990. P. 82–105.
7. Fidelis, A., Appezzato-da-Glória, B. and Pfadenhauer, J. A importância da biomassa e estruturas subterrâneas nos Campos Sulinos In: Pillar, V.D.; Müller, S.C.; Castilhos, Z.M.S.; Jacques, A.V.A. [Org.]. *Os Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Brazil. 2009.
8. Filgueiras, T. S. Herbaceous Plant Communities // *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, NY. 2002. P. 121–139.
9. Harper J.L. Population biology of plants. Academic Press, New York. 1977.
10. Hayashi, A.H., Appezzato-da-Glória, B. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from Brazilian Cerrado // *Australian Journal of Botany*. 2005.53(3). P. 273–279.
11. Klimešová, J., L. Klimeš. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspect // Plant Ecol. Evol. Syst.* 2007. 8: 115–129.
12. Lindman, C. A. M. Vegetationen i Rio Grande do Sul (Sydbrasilien). Nordin & Josephson, Stockholm. 1900. 239 p.
13. Martins, A. R., Pütz, N.; Soares, A. N.; Bombo, A. B.; Appezzato-da-Glória, B. New approaches to underground systems in Brazilian *Smilax* species (Smilacaceae) // *Journal of the Torrey Botanical Society*. 2010.137 (2–3). P. 220–235.
14. Mendonça, R. C., J. M. Felfili, B. M. T. Walter, M. C. Silva Júnior, A. V. Rezende, T. S. Filgueiras, P. E. Nogueira. Flora vascular do Cerrado // *Cerrado: ambiente e flora*. EMBRAPA-CPAC Planaltina, GO. 1998. P. 289–257
15. Menezes N.L., Müller C., Sajo M.G. Um novo e peculiar tipo de sistema subterrâneo em espécies de *Vernonia* da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil) // *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*.1979. 7. P. 33–38.
16. Rachid, M. Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas // *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo*. 1947. 80. P. 1–140.
17. Rizzini, C.T., Heringer, E.P. Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas. with special reference to the xylopodium // *Phyton*. 1961. 17. P. 105–124.
18. Rizzini, C. T., E. P. Heringer. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some southern Brazilian savannas // *An. Acad. Bras. Cienc.* 1962. 34. P.235–247.
19. Rizzini, C. T., E. P. Heringer. Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres // *An. Acad. Bras. Cienc.* 1966. 38. P. 85–112.
20. Warming, E. Lagoa Santa. (Trad. De A. Loeffgren). Belo Horizonte.1908.



## MORPHOLOGICAL CHANGES IN THE STRUCTURE OF XYLEM AND PHLOEM IN THE STEMS OF SCOTS PINE TREES WITH DIFFERENT RATES GROWTH

*Astrakhantseva N.V., Antonova G.F.*

V.N. Sukachev Institute of Forest RAS (Sib. Br.), Russia, E-mail: institute\_forest@ksc.krasn.ru, astr\_nat@mail.ru

**Abstract.** The purpose of this work was to compare the development of secondary phloem and xylem in the stems of 200-year-old Scots pine trees (*Pinus sylvestris* L., middle taiga, 60° N, 89° E) during the vegetation. The trees had the same age and height but differed each from other by the number of xylem cells in annual increment. With the increase of growth rate by stem diameter the percentage of functioning sieve cells and differentiating tracheids in the common amount of living cells in the stem rose. For example, when the zone of differentiating xylem reached a maximum width the proportion of sieve cells changed from 26 to 29 %, while that of xylem cells varied from 14 to 26 %. The number of resin ducts and the content of radial rays in the xylem decreased, and the cross-sectional area of the walls of early and late tracheids increased. At the same time in the phloem the deposition of callose at sieve fields decreased. The amount of radial parenchyma in the inner bark was reduced, while that of axial parenchyma increased. In all trees the volume of phloem parenchyma cells was minimal in the middle of the growth season. In dependence on the period vegetation and growth rate of tree by diameter the amount of living cells in phloem was 55–69 % from the total volume of that in the stem.

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ КСИЛЕМЫ И ФЛОЭМЫ В СТВОЛАХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНОЙ СКОРОСТИ РОСТА

*Астраханцева Н.В., Антонова Г.Ф.*

Институт леса им. В.И. Сукачева СО РАН, Россия, 660036 Красноярск, Академгородок, 50, строение 28, факс: (3-912) 43-36-86, E-mail: institute\_forest@ksc.krasn.ru, astr\_nat@mail.ru

В связи с изучением дыхания ствола сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в одновозрастном сосняке лишайниковом в Туруханском районе (южная часть зоны средней тайги, 60° с.ш., 89° в.д.) в рамках международного проекта EUROSIBERIAN CARBONFLUX (1998–2000 гг.) исследовалось развитие тканей ксилемы и флоэмы в ходе вегетации. Была выбрана экспериментальная площадка, соответствовавшая среднестатистическому участку древостоя (густота древостоя 450 деревьев/га [12]), где деревья произрастали в одинаковых условиях и были примерно равномерно удалены друг от друга. Возраст деревьев составил  $193 \pm 17$  лет, высота  $21,75 \pm 0,25$  м, диаметр ствола на высоте 1,3 м был равен  $29,3 \pm 2,7$  см.

В течение лета 2000 г. на высоте ствола 1,3 м брали высечки, содержащие луб и несколько слоев ксилемы. В полученных поперечных срезах высечек подсчитывали число клеток ксилемы и флоэмы, продуцированных камбием, измеряли толщину и площадь поперечного сечения стенок трахид текущего года. Окончание дифференциации ксилемы устанавливали по исчезновению протопласта в трахеидах и прекращению роста стенок трахид текущего года в толщину. Границы проводящей флоэмы определяли по появлению больших количеств каллозы на ситовидных полях и по исчезновению содержимого в клетках Страсбургера. Содержание радиальной и тяжелой паренхимы в лубе, сердцевинных лучей и смоляных ходов в ксилеме находили методом имидж-анализа (компьютерная обработка микроснимков срезов) и методом линейного определения удельного объема [8]. Так как процентное содержание для луба использовать не очень удобно (нужно указывать ширину луба, которая варьирует), то для нахождения объема живых клеток в тканях ствола использовали суммарную площадь поперечного сечения клеток. Расчет вели в прямоугольниках шириной 1 мм, начинающихся от последнего годичного слоя луба, проходящих через камбиальную зону и кончающихся на границе перехода от заболони к ядру (ширина заболони была равна 23 мм). Данные выражали в мм<sup>2</sup>. Так как основная масса живых клеток ствола находится в слое шириной около 5 мм, то кривизной поверхности при таком диаметре ствола можно пренебречь. Полученные данные сопоставляли с литературными данными по сосне из других регионов и с собственными наблюдениями по развитию тканей ствола сосны в лесостепной зоне Красноярского края (56° с.ш., возраст деревьев 30–60 лет и менее).

Выбранные деревья, несмотря на близкий возраст и высоту ствола, отличались по приростам кси-

лемы на протяжении последних десятков лет. Различия в приростах древесины деревьев, занимающих сходное положение в древостое, находящихся в одинаковых условиях произрастания, обусловлены скорее внутренними факторами, чем конкуренцией за пространство и свет, поскольку кроны у деревьев не соприкасались. Для выявления внутривидовых особенностей анатомического строения ствола дерева были разделены на группы по количеству клеток ксилемы в годичных слоях. В группе деревьев с малым темпом роста ствола по диаметру прирост ксилемы 2000 г. составил 6,3, со средним темпом роста – 9,0 и в группе деревьев с высоким темпом роста – 11,3 трахеиды. Группы деревьев, с одной стороны, отличались между собой по соотношению анатомических элементов и особенностям их развития, с другой, имели ряд особенностей, отличающих их от деревьев сосны других мест обитания.

В исследовании особое внимание было уделено строению и развитию флоэмы, играющей важную роль в жизнедеятельности ствола. Установлено, что возраст луба на уровне груди был равен 13–17 годам – чем больше клеток ежегодно продуцировал камбий, тем меньше было слоев в лубе. Однако в верхней части ствола возраст отдельных участков мог достигать до 30 и более лет, а поверхностное натяжение, возникающее при росте ствола по диаметру, снималось за счет закладки слоев феллогена полусферой, отсекающей от 10 и более годичных слоев (зафиксированный максимум – 27 слоев). Возраст луба определяли по слоям тяжелой (запасной) паренхимы, образующейся при переходе от продукции клеток ранней флоэмы к клеткам поздней флоэмы. В ее закладке на уровне груди отмечена некая периодичность – годичные слои луба с большим количеством клеток тяжелой паренхимы чередовались со слоями с малым (вплоть до почти полного отсутствия) числом клеток. Однако в верхней части ствола закладка тяжелой паренхимы была обильной и регулярной, что объяснялось как увеличением в кроне приростов ксилемы (акцептора ассимилятов), так и близостью к хвое (источнику ассимилятов). В 2000 г. первые клетки тяжелой паренхимы появились в слое флоэмы текущего года в образцах от 12 июня, к 19 июня все деревья перешли к образованию поздней флоэмы. Отметим, что в стволах сосны из южных популяций тяжелая паренхима закладывается ежегодно в конце июня [1] в одном или нескольких тангентальных рядах флоэмных клеток, а у молодых деревьев и ветвей закладка тяжелой паренхимы может возобновляться в августе при благоприятных погодных условиях.

Установлено, что в годичных слоях луба у деревьев с малыми приростами ксилемы закладывалось меньшее число клеток тяжелой паренхимы и большее – радиальной паренхимы. При увеличении приростов ксилемы в лубе начинала преобладать тяжелая паренхима. Площадь сечения клеток тяжелой и радиальной паренхимы луба менялась асинхронно – в июле, на фоне дефицита влаги и активного расхода запасного крахмала, площадь клеток тяжелой паренхимы сокращалась быстрее, чем клеток радиальной паренхимы. В августе, по мере увеличения влажности воздуха, количества осадков и возобладания процессов синтеза крахмала над его распадом, площадь сечения клеток тяжелой паренхимы возрастала быстрее, чем радиальной, приближаясь к июньским значениям.

Содержание крахмала в клетках *тяжелой паренхимы* несколько снижалось с увеличением приростов ксилемы, однако, даже в засушливый период в середине вегетации, не опускалось ниже 20 %. В *радиальной паренхиме* высокое содержание крахмала отмечали на протяжении всей вегетации, при этом зерна крахмала наблюдали даже в камбиальной зоне. Это не характерно для сосны из более южных популяций – из-за образования более широкого слоя ксилемы содержание крахмала в паренхимных клетках непроводящего луба там заметно ниже, а зерна крахмала в лучевой паренхиме камбиальной зоны отсутствуют на протяжении всей вегетации [1]. Следовательно, в районе нашего исследования рост ствола по диаметру не был лимитирован по углеродному субстрату. Избыток ассимилятов откладывался помимо крахмальных зерен и в виде больших количеств каллозы на ситовидных полях. У сосен, растущих на несколько градусов южнее, больших количеств каллозы (видимых без специального окрашивания) на ситовидных полях почти не наблюдается, в то время как у изучаемых нами деревьев эти отложения в отдельных ситовидных элементах могли занимать почти все внутреннее пространство клетки (в поперечном сечении). Больше всего каллозы откладывалось при прекращении функционирования клеток флоэмы предыдущего года. Накопление каллозы при уменьшении приростов ксилемы могло быть одним из способов временного депонирования «излишков» ассимилятов, которые впоследствии могут реутилизироваться [5]. Однако полного гидролиза каллозы мы не фиксировали, и ее видимые без окрашивания отложения наблюдались во всех годичных слоях непроводящего луба, особенно заметные в отдельных ситовидных элементах у

деревьев с малым темпом роста ствола по диаметру. Повышенное отложение каллозы по сравнению с сосной из лесостепной зоны, также может свидетельствовать и о более суровых условиях существования, так как действие стрессовых факторов, например внедрение патогенов [10], может активировать синтез каллозы в растениях.

Избыток сахаров в камбиальной зоне может объяснить увеличение числа камбиальных аномалий [7]. Нами отмечено относительно частое появление в ксилеме и флоэме трабекул, которые почти не наблюдаются у сосны в южных популяциях. Избыток ассимилятов влиял и на частоту заложения смоляных ходов и сердцевинных лучей. Их содержание было больше у деревьев с малым темпом роста ствола по диаметру [2]. В ксилеме 2000 г. у деревьев сосны в районе исследований резко увеличилось содержание смоляных ходов по сравнению с годовыми слоями ксилемы других лет. Это явление объясняется необычно холодным июнем в 1999 г., из-за чего сформировался очень узкий слой ксилемы, затраты на развитие ксилемы, следовательно, были малы, однако уровень фотосинтеза на протяжении периода вегетации оставался высоким [9]. Неизрасходованные на рост ксилемы ассимиляты стимулировали повышенное заложение смоляных ходов в следующем вегетационном периоде. В целом содержание смоляных ходов в ксилеме изученных деревьев (1,3–1,6 %) было выше по сравнению с сосной из других мест обитания (0,5–1,1 % [4]). Этот факт согласуется с замечанием Л.И. Лотовой [6] о том, что растения из северных широт накапливают больше смолы, которая усиливает сопротивляемость инфекциям и повышает морозоустойчивость.

Соотношение ситовидных элементов флоэмы и трахсид, произведенных камбием за сезон, было примерно равным 1/1 и увеличивалось при снижении темпа роста ствола по диаметру. Такое соотношение характерно для угнетенных и растущих в неблагоприятных условиях деревьев [3]. Для сосны обыкновенной, растущей в более благоприятных условиях лесостепной зоны Красноярского края, это соотношение обычно равно 1/3–4 [1]. Отметим, что у всех деревьев многолетняя изменчивость приростов флоэмы значительно меньше изменчивости приростов ксилемы. Так, за период 1996–2000 гг. среднее число образованных за вегетацию клеток флоэмы составило  $7,4 \pm 0,7$ ;  $8,3 \pm 0,1$ ;  $10,1 \pm 0,7$ , а клеток ксилемы –  $5,3 \pm 1,7$ ;  $8,1 \pm 1,8$ ;  $11,9 \pm 2,6$  у деревьев с малым, средним и высоким темпами роста ствола по диаметру, соответственно.

С увеличением темпа роста радиальный диаметр *поздних трахеид* последовательно возрастал на 8 и 16 % от минимального размера. Эту же тенденцию отмечали для *ранних трахеид* (исключение – группа деревьев со средними приростами, где диаметр оказался самым большим и превысил минимальный на 10 %). Аналогично радиальному диаметру изменялась площадь поперечного сечения стенки трахеид: для ранних трахеид она была больше у деревьев со средним и максимальным темпами роста по сравнению с группой с малыми приростами на 5 и 4 %, для поздних трахсид – на 16 и 19 %, соответственно. У деревьев с малым темпом роста площадь сечения стенок поздних трахсид оказалась меньше площади сечения ранних трахсид, что обусловлено не только малым радиальным диаметром, но и меньшей длительностью дифференциации поздних трахсид по сравнению с другими группами.

По радиальным диаметрам ситовидных клеток дерева с малым и высоким темпами роста достоверно не отличались. У деревьев средней группы радиальный диаметр как ранних, так и поздних клеток флоэмы был ниже примерно на 25 % по сравнению с другими группами. Флоэма деревьев со средним темпом роста в целом выказывала большую чувствительность к водному стрессу, что проявилось не только в меньшем радиальном диаметре клеток, образуемых в ходе вегетации, но и в более резком снижении площади поперечного сечения паренхимных клеток непроводящего луба в засушливый период первой половины июля.

У всех деревьев суммарная площадь поперечного сечения живых клеток ствола (в пересчете на 1 мм длины окружности камбия) достигла максимума в середине третьей декады июня и составила 0,86; 0,89 и 1,09 мм<sup>2</sup> у деревьев с малым, средним и высоким темпами роста ствола по диаметру, соответственно. К этому времени образовалась большая часть клеток ксилемы и флоэмы текущего года, все эти клетки были еще живы – трахеиды дифференцировались, ситовидные клетки функционировали. Проводящая флоэма, кроме клеток флоэмы текущего года, включала часть клеток флоэмы предыдущего года (у деревьев с малым темпом роста во флоэме предыдущего года помимо клеток поздней флоэмы функционировали 1–2 клетки ранней флоэмы). Площадь поперечного сечения дифференцирующихся трахсид от общей площади сечения живых клеток ствола составляла



14, 20 и 26 %, площадь функционирующих ситовидных элементов – 26, 26 и 29 % у деревьев с малым, средним и высоким темпами роста, соответственно (рис.). Площадь паренхимных клеток луба была в два раза больше площади сечения паренхимных клеток заболони.

В середине июля площадь поперечного сечения живых клеток ствола составила 0,65; 0,57 и 0,79 мм<sup>2</sup> у деревьев с малым, средним и высоким темпами роста, соответственно. В этот период закончилась дифференциация части клеток ранней ксилемы, перестали функционировать ситовидные клетки флоэмы предыдущего года, площадь сечения паренхимных клеток луба сократилась в среднем на треть. Площадь поперечного сечения дифференцирующихся трахеид от общей площади сечения живых клеток ствола составила 11, 17 и 19 %, соответственно. Площадь сечения проводящей флоэмы сократилась, однако процентное содержание функционирующих ситовидных элементов осталась на прежнем уровне: 24, 25 и 30 % у деревьев с малым, средним и высоким темпами роста, соответственно, что обусловлено сокращением суммарного объема живых клеток в тканях ствола.

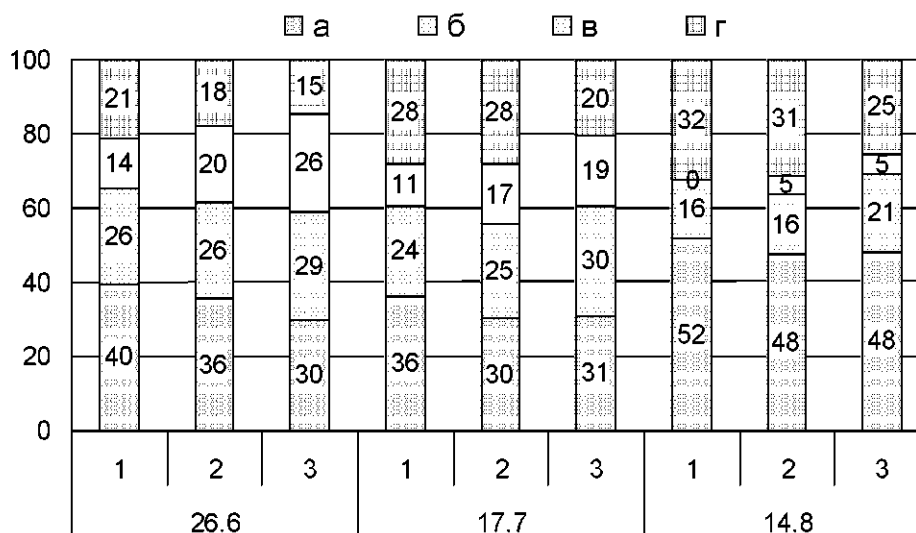


Рисунок. Изменение процентного соотношения тканей ствола в ходе вегетации у деревьев разных темпов роста ствола по диаметру.

По оси абсцисс – дата взятия образца и номер группы: 1, 2 и 3 – деревья с малым, средним и высоким темпом роста ствола по диаметру, соответственно; по оси ординат – проценты; а – лубяная паренхима (совокупность клеток тяжелой и радиальной паренхимы), б – проводящая флоэма (функционирующие ситовидные клетки), в – дифференцирующаяся ксилема (трахеиды текущего года на стадии дифференциации), г – паренхима заболони (живые паренхимные клетки сердцевинных лучей и смоляных ходов в ксилеме).

В середине августа площадь поперечного сечения живых клеток ствола составила 0,57; 0,51 и 0,63 мм<sup>2</sup> у деревьев с малым, средним и высоким темпами роста, соответственно. В этот период закончилась дифференциация клеток ксилемы у деревьев с малым темпом роста, у других деревьев заканчивали дифференцироваться клетки поздней ксилемы (объем дифференцирующихся трахеид составил около 5 % от общего объема живых клеток ствола), перестали функционировать ситовидные клетки ранней флоэмы текущего года. Площадь поперечного сечения функционирующих ситовидных элементов от общей площади сечения живых клеток ствола составила 16, 16 и 21 % у деревьев с малым, средним и высоким темпами роста, соответственно, площадь сечения паренхимных клеток луба увеличилась по сравнению с серединой июля примерно на 25 %.

Таким образом, деревья близкого возраста и высоты ствола, занимающие сходное положение в древостое, отличались друг от друга не только по темпам роста ствола по диаметру (по приростам ксилемы), но и по содержанию, и особенностям развития анатомических элементов в тканях ксилемы и флоэмы, что указывает на генетическую регуляцию деятельности камбия. Деревья с малыми приростами ксилемы характеризовались повышенным содержанием смоляных ходов и сердцевинных (радиальных) лучей в ксилеме, меньшей аккумуляцией веществ в стенках трахеид. Площадь сечения радиальной паренхимы луба в этой группе была выше площади сечения тяжелой паренхимы на протяжении большей части вегетации.

Площадь сечения дифференцирующейся ксилемы и проводящей флоэмы (тканей, характеризующихся высоким уровнем метаболизма и дыхания) была ниже, чем у деревьев с большими приростами, составляя в период интенсивного роста ствола по диаметру 40 % от общего объема живых клеток ствола. При этом площадь сечения проводящей флоэмы была почти в два раза больше площади дифференцирующейся ксилемы (которая составляла всего 1/7 часть от площади сечения всех живых клеток ствола).

У деревьев с более высоким темпом роста снижено содержание смоляной паренхимы и сердцевинных лучей, площадь сечения тяжелой паренхимы была выше площади радиальной паренхимы на протяжении всей вегетации, общее содержание паренхимы в годичном слое луба было выше, а число годичных слоев в лубе ниже, чем у деревьев с малыми приростами. Суммарная площадь сечения дифференцирующейся ксилемы и проводящей флоэмы составляла в период интенсивного роста ствола по диаметру 46 и 55 % от общего объема живых клеток ствола у деревьев со средним и высоким темпами роста, соответственно. Площадь дифференцирующейся ксилемы с увеличением темпа роста приблизилась к площади сечения проводящей флоэмы, составив 1/4 от общего объема живых клеток ствола.

Установлено, что живые клетки флоэмы составляли в зависимости от группы и периода вегетации 55–69 % от общего объема живых клеток ствола. Схожие данные получены при изучении 30-летней ели (*Picea abies* L., Швеция): в конце вегетации, несмотря на большой объем заболони (ширина заболони 27–37 мм, ширина флоэмы 2,3–2,9 мм), 75–80 % всех живых клеток ствола было локализовано во флоэме [11].

**Заключение.** При увеличении приростов ксилемы в общем объеме живых клеток ствола возрастает доля клеток проводящей флоэмы и дифференцирующейся ксилемы, характеризующихся высоким уровнем метаболизма, при этом соотношение функционирующие ситовидные клетки / дифференцирующиеся трахеиды снижается. В лубе снижается доля радиальной паренхимы, а тяжелой, отличающейся по накоплению ряда веществ, наоборот, растет. Тенденции по изменению содержания крахмала и толщине стенок трахеид сходны с описанными в литературе, – с увеличением темпа роста ствола содержание крахмала снижается, а толщина стенок трахеид (в первую очередь, поздних) растет. Если небольшая величина приростов ксилемы вызвана не недостатком углеводных субстратов, а другими факторами, то излишек ассимилятов может идти на повышение числа смоляных ходов в ксилеме и на увеличение отложений каллозы на ситовидных полях функционирующих ситовидных элементов.

Для расчетов, подобных нахождению уровня дыхания за вегетацию в целом и дыхания поддержания в частности, необходимо учитывать, что при малых приростах ксилемы доля дифференцирующихся трахеид в общем объеме живых клеток ствола невелика и, что объем паренхимных клеток может меняться на протяжении вегетации. Нельзя игнорировать и дыхание флоэмы, объем живых клеток которой может превышать таковой ксилемы. Также следует учитывать неоднородность деревьев в популяции, и то, что индивидуальная изменчивость отражается не только на приростах ксилемы, но и на ряде параметров строения и развития тканей ксилемы и флоэмы в ходе вегетации.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Сезонное развитие флоэмы в стволах сосны обыкновенной // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 5. С. 368–383.
2. Астраханцева И.В., Черкашин В.И., Стасова В.В., Антонова Г.Ф. Строение и развитие вторичной ксилемы и луба в стволах деревьев *Pinus sylvestris* (Pinaceae) разного темпа роста // Ботанический журнал. 2010. Т. 95. № 2. С. 190–202.
3. Гремин В.М. Особенности анатомического строения коры некоторых сосновых в связи с условиями произрастания // Лесной журнал. 1982. № 3. С. 14–18.
4. Клеточная стенка древесины и ее изменения при химическом воздействии. Рига: Изд-во «Зинатне». 1972. 507 с.
5. Курсанов А.И. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 647 с.
6. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС. 2000. 528 с.
7. Новицкая Л.Л., Кушир Ф.В. Узорчатая древесина карельской березы // Природа. 2005. № 3. С. 23–29.
8. Яценко-Хмельевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. Ленинград: Изд-во Академии наук СССР, 1954. 337 с.
9. Lloyd J., Shibistova O., Zolotoukhine D., Kolle O., Arneith A., Wirth C., Styles J.M., Tchebakova N.M., Schulze E.-D. Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central

Siberian pine forest // *Tellus*. 2002. №. 54 B. P. 590–610.

10. *Stanghellini M.E., Rasmussen S.L., Vandemark G.J.* Relationship of callose deposition to resistance of lettuce to *Plasmopara lactucae-radices* // *Phytopathology*. 1993. Vol. 83. №. 12. P. 1498–1501.

11. *Stockfors J., Linder S.* Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees // *Tree Physiology*. 1998. №. 18. P. 155–166.

12. *Wirth C., Schulze E.-D., Schulze W., von Stünzner-Karhe D., Ziegler W., Miljukowa I.M., Sogatchev A., Varlagin A.B., Panvyorov M., Grigorev S., Kusnetzova W., Siry M., Harges G., Zimmermann R., Vygodskaya N.N.* Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire // *Oecologia*. 1999. №. 121. P. 66–80.

## TEST OF POSTERITIES OF GEOGRAPHICAL POPULATIONS OF KARELIAN BIRCH IN THE KIROV REGION

*Bagaev S.S.*

Central-European Experimental Station, the branch of VNIILM, Kostroma, E-mail: klos@kosnet.ru

**Abstract.** Results of experience on check in conditions of the Kirov region provenances of Karelian birch from natural area (Latvia, Belarus, Finland), from the Moscow region and also three families from free pollination from micropopulations of the Kostroma region are considered. Experience is incorporated on various ecological backgrounds. Following parameters are analysed: percent of safety, height, a gain of top runaway, diameters of a trunk and a crone, their factor of a variation in the age of from 1 till 11 years, and also a share in structure of eleven-year skilled cultures of forms with a figured structure of wood. Most expediently at cultivation of afforestations in the Kirov region to use seeds of the Kostroma origin. On intensity of growth and display of attributes figured structures of wood strong influence renders a set of factors of environment. Karelian silver birch on speed of growth essentially surpasses Karelian downy. The created skilled objects represent archives of a valuable potential genofond of various origins.

## ИСПЫТАНИЕ ПОТОМСТВ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЁЗЫ КАРЕЛЬСКОЙ В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

*Bagaev S.S.*

Филиал ФГУ «ВНИИЛМ» «Центрально-европейская лесная опытная станция» 156605, г.Кострома, пр-т Мира, д.134, Россия, тел. (4942) 55-64-72, E-mail: klos@kosnet.ru

Географическое происхождение семян оказывает существенное влияние на показатели роста и наследуемость признаков узорчатой текстуры древесины берёзы карельской [1,3;4,7–11;13]. Испытательные культуры берёзы карельской, повислой и пушистой, включающие географические образцы, в южно-таёжном районе Европейской части России с участием Центрально-европейской (Костромской) лесной опытной станцией ВНИИЛМ создавались после обнаружения мест её естественного произрастания на территории Судиславского, Костромского и Нерехтского административных районов Костромской области [2] с 1964 по 1985 гг.

Известно, что для выявления степени наследуемости признаков и свойств древесных растений при выращивании в новых условиях среды важное значение имеет изучение ранее созданных географических культур. В Кировской области, не входящей в естественный дискретный ареал берёзы карельской, первые культуры из семян карельского происхождения были созданы ещё в 50–60-е годы прошлого столетия в Кировском лесхозе [5; 6]. Опытные объекты с использованием посадочного материала, выращенного из семян костромских микропопуляций, закладывались с целью создания сырьевой базы для местных художественных промыслов в 70-е годы XX века [12]. Один из них создан в Шабалинском лесхозе весной 1973 г. на четырёх участках общей площадью 16,7 га, вышедших из-под сельскохозяйственного пользования. Местоположение возвышенное, с уклоном к реке. Почва подзолистая, супесчаная, свежая. Верхний, бывший пахотный, горизонт – кислый. Содержание гумуса и фосфора – низкое, обеспеченность калием – средняя. Осенью проводилась сплошная обработка и дискование почвы. Двухлетние сеянцы от 28 сибсовых и полусибсовых потомств, выращенные в Костромском лесхозе, высажи-



вали под лопату с размещением 3x3 м. Смешение вариантов – рядовое, рендомизированное. Одновременно были заложены опытные культуры в Костромском лесхозе. Посадочный материал в Кировскую область завозили по железной дороге в северо-восточном направлении на расстояние более 400 км от г. Костромы в новые, более суровые климатические условия произрастания.

Коллекция сравнимых географических образцов включала полусибирские потомства из Белоруссии (Брестской области), Латвии, Финляндии (берёза Олли), подмосковную репродукцию карельского климатипа (Ивантеевский дендропарк) и три костромские семьи – узорчатая короткоствольная № 36, узорчатая высокоствольная № 64, узорчатая короткоствольная пушистая № 8.

Выживаемость растений в новых условиях среды является одним из главных показателей успешности создания культур, а средняя высота – один из важнейших признаков. Приживаемость саженцев в целом высокая – 96–97 %; средняя высота – 45,3 см (лимиты от 42,1 до 49,7 см), средний диаметр – 6,1 мм (лимиты от 5,1 до 6,8 мм), средний прирост верхушечного побега – 22,8 см (лимиты от 13,3 до 31,2 см). Вариация большая: от 21 до 35 % – по толщине ствола, от 33 до 41 % – по общей высоте, от 50 до 62 % – по текущему приросту в высоту. Показатель точности опыта не превышал 5 %. Интенсивность роста растений в первом десятилетии имеет очень важное значение для их последующей характеристики.

По замерам в 7-летнем возрасте, на первом участке разбег средних показателей составил: по высоте – от 163 см (финская) до 201,4 (подмосковная репродукция карельского происхождения), по приросту верхушечного побега от 17,1 см до 35,6 см (костромские семьи № 36 и 64), диаметру на высоте груди – от 7,4 мм до 12,2 мм (костромская № 64 и ивантеевская).

Достоверность влияния географического происхождения на общую высоту и диаметр ствола на высоте груди составила 99 %, а на прирост верхушечного побега – 95 %.

Сохранность варьировала от 69 % (подмосковная репродукция карельского климатипа) до 86 % (латвийский образец). На другом – пониженном участке с контрастным экофоном амплитуда этого показателя составила от 68 % (берёза белорусского происхождения) до 98 % (костромская узорчатая пушистая № 8).

Диапазон параметров географических происхождений на втором объекте (пониженное местоположение), составил: по высоте – от 147,3 см (подмосковная репродукция карельского климатипа) до 238 см (костромская узорчатая № 36); по приросту верхушечного побега – от 25 до 37,2 см (те же варианты); по толщине стволиков – от 6,2 до 15 мм (те же варианты). Средние размеры образцов отличались в 1,2–2,4 раза. Изменчивость растений по вариантам была большой, с колебаниями от 16 до 41 % по высоте, от 35 до 71 % по приросту верхушечного побега в высоту, от 49 до 79 % по диаметру. В этом возрасте отмечено проявление признаков узорчатости текстуры древесины у части растений.

Для этих двух повторностей опыта установлена зависимость роста берёзы карельской от условий местопроизрастания (табл.). Несмотря на примерно одинаковые средние высоты коллекций коэффициент корреляции близок к 0, что свидетельствует о сильно выраженном эффекте взаимодействия в системе генотип–среда. Анализируемые потомства на изменение условий выращивания реагируют дифференцированно. В то же время, выявлена умеренная корреляционная связь между средними высотами идентичных географических образцов в испытательных культурах на первом опытном участке и в пункте испытания в Костромском лесхозе ( $r=0,42$ ).

Таблица. Схема расчёта коэффициента ранговой корреляции высот по двум повторностям опыта

Происхождение берёзы	Средняя высота 7-летних образцов, см		Ранги		Разность рангов	Квадрат разности
	1 участок	2 участок	1	2		
Финская	163,0	154,3	1	2	-1	1
Латвийская	174,0	161,4	3	3	0	0
Белорусская (Брестская)	176,8	184,6	5	5	0	0
Ивантеевская (Карельская)	201,4	147,3	7	1	6	36
Костромская (узорчатая пушистая № 8)	167,1	187,3	2	6	-4	16
«««« (узорчатая повислая №36)	175,6	238,0	4	7	-3	9
«««« (узорчатая повислая №64)	186,2	180,2	6	4	2	4
Σ	177,7	179,0	$r = -0,18$		0	66

В 11-летнем возрасте внешние характерные особенности узорчатости текстуры древесины у значительного числа особей проявились рельефнее. В среднем у 42 % из высаженных на 1 участке растений имелись хорошо выраженные специфические признаки. Большинство (22 %) составляли представители короткоствольной формы, доля высокоствольных и кустовидных с кустарниковыми была гораздо меньше – соответственно, 9 и 11 %. Наибольшее участие в составе высокоствольных и короткоствольных индивидов отмечено у потомства берёзы № 36 (соответственно, 19 и 27 %), а кустовидных и кустарничковых – у латвийского образца (31 %).

Лучшая сохранность зафиксирована у костромских семей берёзы повислой ( $\geq 80\%$ ), худшая – у белорусского и карельского (Ивантеевский дендропарк) климатипов ( $66\% \leq$ ).

Средние биометрические показатели особей узорчатой группы: общая высота – 3,3 м, высота до живых сучьев – 47,9 см (длина кроны – 85 %), диаметры на высоте груди, у корневой шейки и кроны – соответственно, 3,1 см; 6,2 см и 2,1 м. Расхождения по образцам от 1,3 до 1,6 раза. Наиболее крупными размерами выделяются среди высокоствольных представители белорусского происхождения, среди короткоствольных – финские, среди кустовидных – костромские (семья № 36). При переходе рубежа первого класса возраста отмечена значительная переранжировка географических происхождений по интенсивности роста в высоту. Первые места остаются за костромскими семьями (№№ 64 и 36), за которыми следуют потомства из Ивантеевского дендропарка и Белоруссии. Замыкает ряд узорчатая 8 пушистая.

В пределах набора вариантов показатель изменчивости достигает максимальных значений по толщине ствола у корневой шейки (46 %), на половине высоты ствола (33 %), на высоте груди (32 %). По общей высоте и диаметру кроны он ниже (25 % и 18 %). Между средними высотами узорчатых форм географических происхождений берёзы карельской в Кировской и Костромской областях отмечена умеренная связь ( $r = 0,36$ ).

Как показали результаты исследований, при выращивании берёзы карельской в Кировской области целесообразнее использовать семена костромского происхождения.

Берёза карельская при интродукции в новых климатических условиях отличается высокой адаптивной способностью и генетическим гомеостазом.

На интенсивность роста климатических экотипов и проявление признаков узорчатости текстуры древесины сильное влияние оказывает набор факторов среды.

В целом берёза карельская повислая по скорости роста существенно превосходит карельскую пушистую. Созданные в Кировской области опытные объекты представляют собой архивы ценного потенциального генофонда различных происхождений. Практически они могут служить для заготовки семян и вегетативного материала, отбора, селекционного использования элитных деревьев, а также для гибридизационных целей при массовом получении гибридных семян. Целесообразно проведение детальных поисков по выявлению мест естественного произрастания берёзы карельской, поскольку одиночные экземпляры в Кировской области нами были обнаружены.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александрова Н.М., Кузнецова Г.Е. Опыт выращивания берёзы карельской в Полярно-альпийском ботаническом саду // Растительные ресурсы. 1975. Т.11. № 3. С.421–425.
2. Багаев С.Н. Ценные формы и насаждения древесных пород в лесах нашей области. Природа Костромской области и её охрана. Ярославль: Верхне-Волжское книжн. изд-во, 1973. С.70–81.
3. Багаев С.С. Успешность роста берёзы карельской различного географического происхождения в Кировской области. Разработка основ систем селекции древесных пород. Рига: Изд-во ЛатНИИТИ, 1981. С.3–5.
4. Багаев С.С. Культуры карельской берёзы в подзоне южной тайги (Костромская и Кировская области) // Автореф. дис. ...канд. с.-х.наук. Л. 1988. 16 с.
5. Ворончихин Л.И., Козьмин А.В., Вылегжанин М.С. Выявление и разведение художественно-ценных пород берёзы // Информационный листок. Киров: Изд-во ЦНТИ, 1970. № 95 (576). 4 с.
6. Вылегжанин М.С., Козьмин А.В., Ворончихин Л.И. Создавать сырьевую базу для художественных промыслов // Лесное хозяйство. 1977. № 4. С.78–90.
7. Исаков Л.П., Евдокимов А.И. Испытание полусибирского потомства карельской берёзы // Тез.докл.Всесоюз.совещ.по лесной генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск. 1983. Кн. 2. С. 53.
8. Любавская А.Я. Селекция и разведение карельской берёзы. М.: Лесная промышленность, 1966. 124 с.

9. Любавская А.Я. Селекция и интродукция карельской берёзы // Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М. 1969. 48 с.
10. Махнев А.К. Интродукция карельской берёзы на Среднем Урале // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР. 1982. С.30–35.
11. Саке К.А., Бандере В.И. Карельская берёза в Латвийской ССР. Рига: Зинатне. 1969. С.97–110.
12. Селекция берёзы на декоративные качества древесины для организации сырьевой базы художественным промыслам в условиях Кировской области. Отчёт о НИР № 119 (закл.). Костромская ЛОС; рук. С.Н.Багаев. Кострома. 1974. 108 с.
13. Яскина Л.В. Культуры карельской берёзы в Узбекистане // Тр. Чаткальского горно-лесного государственного заповедника. Вып. III. Ташкент. 1972. С.175–183.

## PHYLOGENETIC ANALYSIS OF CURLY BIRCH BASED ON ALCOHOLDEHYDROGENASE GENE SEQUENCING DATA

Baranov O.Yu.<sup>1</sup>, Nikolaeva N.N.<sup>2</sup>, Mashkina O.S.<sup>3</sup>, Baliuckas V.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Forest Research Institute of NAS of Belarus, 246001 Belarus, Homel, Proletarskaya St. 71, E-mail: betula-belarus@mail.ru

<sup>2</sup> Forest Research Institute of Karelian Scientific Centre of RAS, 185910 Russia, Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11, E-mail: fri2011@krc.karelia.ru

<sup>3</sup> Voronez State University, 394000 Russia, Voronez, University Sq., 1, E-mail: olga\_mashkina@yahoo.com

<sup>4</sup> Institute of Forestry, Lithuanian Research Centre for Agriculture and Forestry, Lithuania LT-53101, Gyriionys, Liepu St., 1, E-mail: virgis.baliuckas@mail.ru

**Abstract.** The objects of molecular genetic studies were *in vitro* cultures, trees from the artificial and natural stands of *Betula pendula* Roth. var. *carelica* Mercl., *Betula pubescens* Ehrh. and *Betula pendula* Roth. The phylogenetic relationships between these species were investigated using a part of the nuclear *ADH* gene sequences. The *ADH* phylogeny suggests existing systematics of curly birch. Five polymorphic microsatellite loci were used for additional genetic analysis of forms of *Betula pendula* var. *carelica*. Results of study showed features of genetic structure of habitual forms by isozyme and SSRP assay.

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БЕРЕЗЫ КАРЕЛЬСКОЙ НА ОСНОВАНИИ ДАННЫХ СЕКВЕНИРОВАНИЯ ГЕНА АЛКОГОЛЬДЕГИДРОГЕНАЗЫ

Баранов О.Ю.<sup>1</sup>, Николаева Н.Н.<sup>2</sup>, Машкина О.С.<sup>3</sup>, Балиукас В.М.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Институт леса НАН Беларуси, 246001 Беларусь, г. Гомель, ул. Пролетарская 71, E-mail: betula-belarus@mail.ru

<sup>2</sup> Институт леса КарЛШ РАН, 185910 РФ, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, E-mail: fri2011@krc.karelia.ru

<sup>3</sup> Воронежский государственный университет, 394000 РФ, г. Воронеж, Университетская пл., 1, E-mail: olga\_mashkina@yahoo.com

<sup>4</sup> Институт леса Центра аграрных и лесных наук Литвы, Литва LT-53101, п.п. Гирионис, Липовая ал., 1, E-mail: virgis.baliuckas@mail.ru

Карельская береза является не только хозяйственно важной породой, как ценное сырье для производства мебели и предметов интерьера, а также представляет собой уникальный модельный объект для изучения аспектов физиологии растительной клетки. Так, проведенные разносторонние исследования биологических особенностей карельской березы показали, что они, в основном, связаны с наличием аномальных процессов при делении и дифференцировки камбиальных клеток [7].

Большинством исследователей карельская береза рассматривается как разновидность березы повислой — *Betula pendula* Roth. var. *carelica* Mercl., которая характеризуется узорчатой текстурой древесины [7, 6]. Несмотря на утвердившийся систематический статус карельской березы, деревья с аналогичной структурой древесины были описаны и для березы пушистой, а также гибридных триплоидных форм берез [3]. Кроме того, в отличие от большинства древесных пород, карельская береза представлена группой переходных морфологических форм и не имеет четкого дендрологического описания. В естественных условиях *B. pendula* var. *carelica* представлена различными вариантами, включая деревья высотой до 25 м или сильно ветвящиеся кустарники с приподнимающимися стволиками до 3 м высотой [7, 6]. Имеющиеся литературные данные, связанные с изучением происхождения данной породы и установлением факторов, обуславливающих узорчатость древесины, зачастую разрозненны и противоречивы [7, 3]. Использование



молекулярно-генетических методов анализа позволило провести полномасштабные филогенетические исследования, установить характер наследования и проявления различных признаков для ряда родов и видов древесных растений. Существенным преимуществом данного вида анализа явился непосредственный анализ генетического материала и большое количество изучаемых признаков (маркеров) [8].

Целью данной работы явилось изучение филогенетических взаимоотношений карельской березы с близкородственными видами секции *Albae* на основании сравнительного анализа нуклеотидной структуры гена алкогольдегидрогеназы (*Adh*).

Экспериментальный материал для анализа был представлен различными морфологическими формами карельской березы из *in vivo* и *in vitro* коллекций Института леса НАН Беларуси (10 инд.), Научно-исследовательского института лесной генетики и селекции (Воронеж) (7 инд.), Института леса КарНЦ РАН (5 инд.). Кроме *B. pendula* var. *carelica*, для сравнительного анализа были использованы следующие виды берез: Б. пушистая (10 инд.), Б. приземистая (*B. humilis* Schrank) (3 инд.), Б. карликовая (*B. nana* L.) (3 инд.), Б. повислая (15 инд.), включая рассеченолистную форму — Б. далекарлийскую (1 инд.), и Б. чернокорая (1 инд.).

Выделение ДНК производили из тканей почек SDS-методом [8]. Нуклеотидная структура праймеров для изучения региона гена *Adh* (ВрADHF GCACCACCACAAGTAGGTGAAG, ВрADHR AATCTTGAAGCCCCAGCAATCC) и условия амплификации были взяты из работы [10]. Используемые праймеры фланкируют регион алкогольдегидрогеназы *Betula* spp., включающий в себя 2–5 интроны и 2–6 экзоны данного гена. Для видового изучения фрагмента *Adh* гена анализируемые ПЦР-зоны вырезали из геля и секвенировали с применением генетического анализатора ABI Prism 310 (Applied Biosystems) на основании использования набора BigDye Terminator Sequence Kit v.1.1, согласно протоколу компании-изготовителя. Нуклеотидную структуру секвенированных ампликонов берез анализировали с помощью программы BLAST в GenBank NCBI [5] и CLC Sequence viewer 6.3.

Дополнительно для некоторых коллекционных форм карельской березы был проведен изоферментный и микросателлитный анализы, согласно [1, 11]. В качестве SSR-маркеров были использованы полиморфные локусы L2.2, L5.5, L7.8, L10.1, L52 [11]. Материал для анализа был собран в коллекции культур карельской березы Института леса НАН Беларуси. Данный опытный объект был создан из смешанной партии семенного материала, собранного в белорусских популяциях карельской березы [2]. Близкое расположение и отсутствие значительных барьеров для обмена генетическим материалом между популяциями делают несущественным влияние фактора географической изменчивости. Материал для исследований был представлен по наиболее типичными по внешнему признаку деревьями четырех морфологических форм: безузорчатая (БУ), узорчатая высокоствольная (УВ), узорчатая короткоствольная (УК) и узорчатая кустовидная (УКВ). Количество деревьев в каждом варианте было равным и составило 24 индивидуума.

В ходе проведенной амплификации фрагмента *Adh* гена для всех изученных образцов берез были получены однотипные электрофоретические спектры, включающие основной ампликон размером  $\approx 1100$  н.п. (рис. 1). Как видно из рисунка, деревья березы пушистой характеризуются наличием дополнительных минорных фракций (1400–1500 п.н.) на фореграммах. Следует отметить, что в отличие от результатов, полученных в работе [10], электрофоретический спектр *B. nana* также был представлен основным ампликоном, размером  $\approx 1100$  п.н. (рис 1).

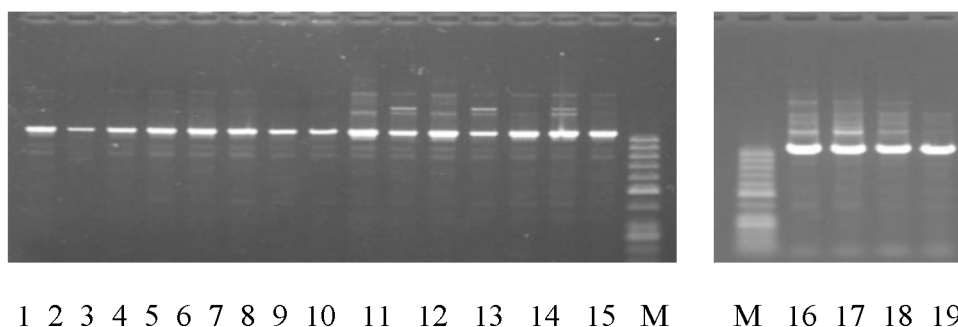


Рисунок 1. Электрофоретический спектр видов берез по изучаемому фрагменту *Adh* гена.

1-6 — Б. карельская, 7, 8 — Б. повислая, 9-15 — Б. пушистая, 16-19 Б. карликовая

Проведенное секвенирование данного региона выявило широкий спектр изменчивости среди изученных образцов видов берез. Следует отметить, что наибольшее количество видоспецифических SNP было отмечено для второго интрона Adh гена. Как видно из денситограммы, представленной на рисунке 2, нуклеотидный состав данного региона карельской березы идентичен полученному для березы повислой. В тоже время береза пушистая характеризуется наличием видоспецифического полиморфизма. Следует отметить, что выявленные SNP у изученных видов берез были связаны как замещением нуклеотидов, так и их делецией или вставкой, что затрудняло интерпретацию результатов, полученных прямым секвенированием диплоидных и тетраплоидных тканей. Для березы повислой доля нуклеотидных позиций, представленных в гетерозиготном состоянии в анализируемом регионе, составляла в среднем 1/500 нуклеотидов, для образцов карельской березы и березы далекарлийской 2–3/500. В случае березы пушистой точная оценка показателя гетерозиготности оказалась невозможной в силу полиплоидности *B. pubescens* и сложной структурой получаемых электрофоретических данных. Поэтому в качестве основной видоспецифичной нуклеотидной структуры для березы пушистой принимались основания, характеризующиеся наибольшим флюоресцентным сигналом. Тем не менее, в большинстве случаев видоспецифических нуклеотидных позиций кроме основного пика наблюдался минорный пик с интенсивностью сигнала  $\approx 25\%$ , соответствующий нуклеотидному основанию для березы повислой, что указывает на присутствие в геноме *B. pubescens* аллельных вариантов (генома) *B. pendula*. Данное явление может быть объяснено как филогенетической общностью данных видов, так и наличием интрогрессивной гибридизации между ними.

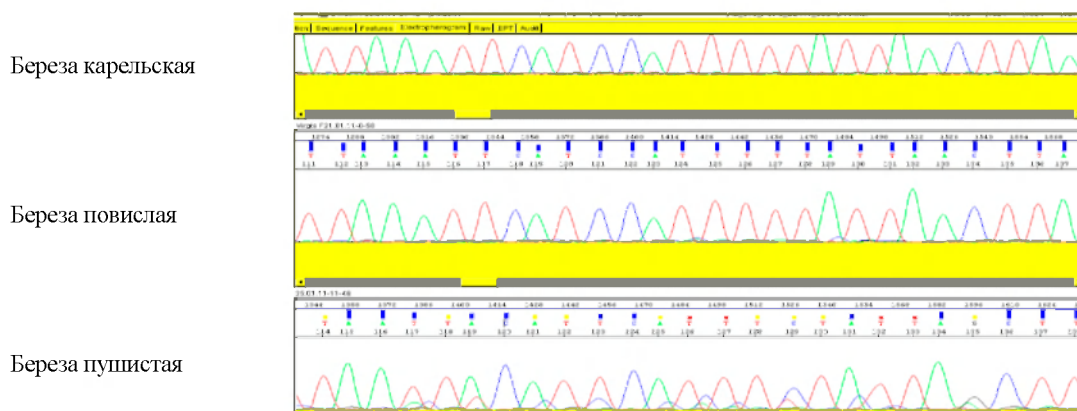


Рисунок 2. Денситограмма фрагмента второго интрона Adh гена Б. карельской, Б. повислой и Б. пушистой.

Также интересным моментом изучения нуклеотидной структуры гена Adh берез явилось выявление в интронных областях различных типов тандемных повторов, представленных на рисунке 3. Как видно из рисунка, основной выявляемой изменчивостью в данном регионе является изменение нуклеотидной структуры повторов, а не их числа.

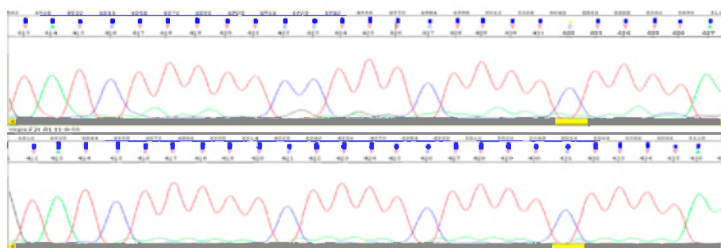


Рисунок 3. Тандемные повторы в Adh гене образцов берез.

Проведенный сравнительный анализ нуклеотидной структуры фрагмента гена Adh образцов карельской березы из различных географических регионов показал высокий уровень сходства, что

представлено на рисунке 4. Полученные результаты были также подтверждены результатами кластеризации, представленными на рисунке 5.

Береза карельская (Беларусь)	TACATCAAGC	TTAAGCTATT	ATAAAATGAT	AAATTTAAGT	TAATTGAT
Береза карельская (Воронеж)	TACATCAAGC	TTAAGCTATT	ATAAAATGAT	AAATTTAAGT	TAATTGAT
Береза карельская (Карелия)	TACATCAAGC	TTAAGCTATT	ATAAAATGAT	AAATTTAAGT	TAATTGAT
Береза карельская (ЦБС НАНБ)	TACATCAAGC	TTAAGCTATT	ATAAAATGAT	AAATTTAAGT	TAATTGAT
Береза повислая	TACATCAAGC	TTAAGCTATT	ATAAAATGAT	AAATTTAAGT	TAATTGAT
Береза далекарлийская	TACATCAAGC	TTAAGCTATT	ATAAAATGAT	AAATTTAAGT	TAATTGAT
Береза пушистая	TGCATCAAGC	TCAATCTAAT	ATAAAATGAT	AAATTTAAGT	TAATTGAT

Рисунок 4. Сравнительный анализ образцов карельской березы из различных регионов.

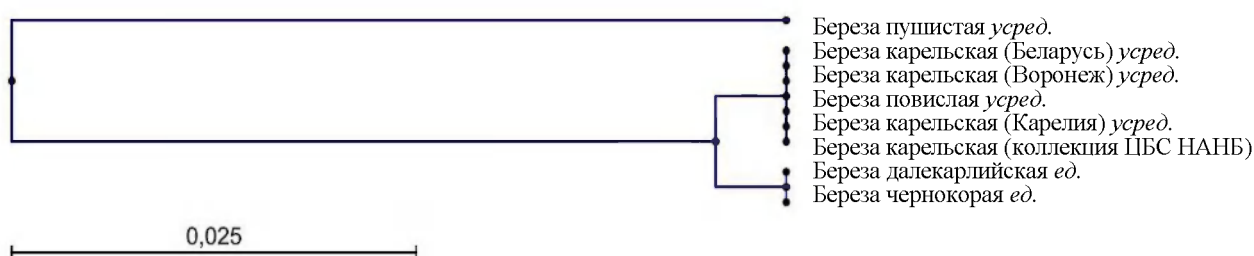


Рисунок 5. Дендрограмма, иллюстрирующая генетическую дифференциацию среди изученных видов и форм берез на основании анализа Adh гена.

Наиболее значимые результаты были получены при анализе генетической структуры форм карельской березы по микросателлитному локусу L2.2. Как видно из таблицы, распределение параметра наблюдаемой гетерозиготности по данному локусу среди форм карельской березы было аналогично полученным ранее данным по гену Gpi-2 [1]. Наибольшая величина  $H_o$  приходится на особи, имеющие промежуточное строение между высокоствольными и низкоствольными узорчатыми формами. Наименьшие значения данного показателя соответствуют крайним по габитусу формам – безузорчатой (высокоствольной) и узорчатой кустовидной. При этом показатели ожидаемой гетерозиготности среди форм имеют сходные значения. Отсутствие 100 % наблюдаемой гетерозиготности по данному локусу среди центральных форм может быть объяснено удаленным расположением (и, соответственно, наличием рекомбинации) в хромосоме микросателлитного маркера от генов, детерминирующих габитуальные признаки.

Таблица. Распределение средних значений показателей гетерозиготности среди форм карельской березы

Обозначение форм	Название локуса			
	L2.2.		Gpi-2	
	$H_o$	$H_e$	$H_o$	$H_e$
БУ	50,0	71,4	58,3	54,0
УВ	72,7	79,2	91,7	51,8
УК	75,0	78,3	75,0	48,9
УКВ	45,5	74,9	66,7	52,2

Для определения степени генетической дифференциации среди форм карельской березы были рассчитаны коэффициенты генетической дистанции Nei и построена дендрограмма [12]. Общие схемы дендрограмм, по результатам анализа 20 изоферментных генов и локусу L2.2 представлены на рисунке 6.

Исходя из структуры кластеризации для двух случаев видно наличие градиентного ряда *безузорчатая форма карельской березы–узорчатая высокоствольная форма карельской березы–узорчатая короткоствольная форма карельской березы–узорчатая кустовидная форма карельской березы*, который имеет прямую корреляцию с общим внешним строением — от полнодревесных форм к кустарникам.

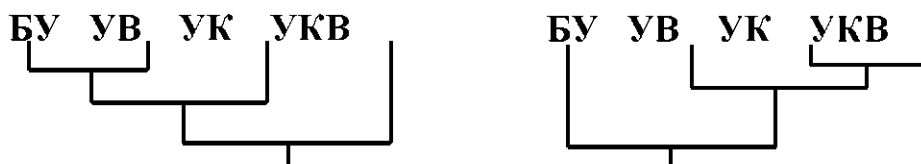


Рисунок 6. Схематическое изображение структур дендрограмм, иллюстрирующих степень генетической дифференциации среди форм карельской березы по данным анализа изоферментных генов (слева) и SSR-локусу L2.2 (справа).

Выявленные особенности в генетической структуре *B. pendula* var. *carelica* подтверждают предположение о том, что формовое разнообразие карельской березы имеет генетическую детерминацию. Наиболее вероятной генетической моделью формирования габитуальных форм является полигенная, а не полиаллельная система, что согласуется с результатами опытов по самоопылению *B. pendula* var. *carelica*, продемонстрировавших расщепление потомства исходных родительских особей на различные формы [2]. Исходя из предлагаемой модели, у узорчатых высокоствольных и короткоствольных форм большинство из локусов, определяющих осьевую структуру, находится в гетерозиготном («гибридном») состоянии. На это также указывает и постоянное расщепление габитуальных признаков в семенном потомстве форм карельской березы [7, 6, 2]. При этом гетерозиготное состояние обусловлено одновременным сочетанием условными группами аллелей первого (высокоствольного) и второго (кустовидного) типов.

Увеличение доли генов, представленных аллелями первого типа в гомозиготном состоянии, приводит к формированию признаков, свойственных крайним вариантам высокоствольных форм, вплоть до потери узорчатости и внешнему подобию березе повислой. Преобладание гомозиготных генов с аллелями второго типа обуславливает развитие кустовидных форм. Отсутствие карликовых форм карельской березы в коллекции культур может быть обусловлено их пониженной жизнеспособностью в лесорастительных условиях Беларуси или результатом проведения селекционных рубок. Кроме того, в ряде работ, связанных с анализом результатов скрещиваний форм карельской березы, выдвинуто предположение о наличии летальных вариантов генотипов, обуславливающих постоянное присутствие abortивных семян у *B. pendula* var. *carelica* и нарушение законов Менделевского расщепления признаков [2].

Проведенный филогенетический анализ карельской березы, основанный на данных сравнительного изучения нуклеотидной структуры гена алкогольдегидрогеназы, подтвердил существующее систематическое положение *B. pendula* var. *carelica* и ее происхождение от березы повислой. Генетический анализ форм карельской березы выявил достоверное увеличение показателя наблюдаемой гетерозиготности в центральных (по габитусу) формах *B. pendula* var. *carelica* по сравнению с крайними формами. Изучение уровня генетической дифференциации среди форм показало наличие прямой корреляции аллельной структуры с распределением габитуальных признаков. На основании полученных данных предложена гипотеза полигенной системы наследственной детерминации формирования габитуальных признаков карельской березы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов О.Ю. Особенности генетической структуры березы карельской по гену Gri-2 // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения). Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2003. Вып. 59. С. 181–185.
2. Барсукова Т.Л. Изменчивость, отбор и разведение березы карельской в Беларуси // Автореф. дис.... канд. с.-х. наук: 06.03.01. Гомель, 1995. 222 с.
3. Буторина А.К. О природе узорчатости древесины у карельской березы // Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов. Воронеж: НИИЛГиС, 1993. С. 40–47.
4. Евдокимов А.И. Биология и культура карельской березы. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1989. 226 с.
5. Кузенева О.И. Род береза – *Betula* L. // Флора СССР. М.-Л., 1936. Т. 5. С. 269–305.
6. Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
7. Новицкая Л.М. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.



8. Падутов В.Е. Методы молекулярно-генетического анализа. Мн.: Юнипол, 2007. 176 с.
9. Яковлев Ф.С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Известия Карело-Финской научной базы АН СССР. 1949. Вып.1. С. 3–19.
10. Jarvinen, P. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear *ADH* and chloroplast *MATK* sequences / P. Jarvinen et al. // American Journal of Botany. 2004. Vol. 91(11). P. 1834–1845.
11. Kulju, K.K.M. Twenty-three microsatellite primer pairs for *Betula pendula* (Betulaceae) / K.K.M. Kulju, M. Pekkinen, S. Varvio // Molecular Ecology Notes. 2004. Vol. 4 (3). P. 471–473.
12. Nei, M. Molecular population genetics and evolution / M. Nei / Amsterdam: Holland Press. 1975. 278 p.

## VARIABILITY OF CARELICA BIRCH BY MORPHOLOGICAL FORMS IN CULTURES OF DIFFERENT AGE IN BELARUS CONDITIONS

*Barsukova T.L.*

State Scientific Institution The V.F.Kuprevich institute of Experimental Botany  
Akademicheskaya St., 27, Minsk BY-220072, Republic of Belarus Fax: +375 (17) 284-18-53. E-mail: exp-bot@biobel.bas-net.by,  
WWW Home Page: <http://botany-institute.bas-net.by>

**Abstract.** Our research on artificial Karelian birch stands in Belarus has revealed that in all sites figured and unfigured forms are in the region of the 50:50 ratio. This ratio does not significantly vary as the birches age. The reasons for a low germination rate for seeds of Karelian birch have been revealed and the species composition of the most abundant seed pests has been identified. The need for taking measures to control the pests, particularly *Aradus betulae* L., has been underlined.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕРЕЗЫ КАРЕЛЬСКОЙ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ФОРМАМ В КУЛЬТУРАХ РАЗНОГО ВОЗРАСТА В УСЛОВИЯХ БЕЛАРУСИ

*Барсукова Т.Л.*

Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича  
Беларусь, г.Минск, ул. Академическая, 27, +375 17 284 16 95, E-mail: BarsukovaTL@yandex.ru

В естественных насаждениях на территории Беларуси береза карельская встречается совместно с березой повислой и другими породами, и, как правило, находится во втором ярусе и не плодоносит. В настоящее время с целью обеспечения деревообрабатывающих предприятий декоративной древесиной необходимо создавать лесосеменные плантации и культуры этой породы.

Для популяции березы карельской характерна высокая степень гетерогенности, т. е. особи отличаются друг от друга по фенотипическим и генотипическим характеристикам. Группа особей, отличающихся одним или несколькими сходными признаками, рассматриваются в качестве внутривидовой популяционной категории – формы. Поэтому изучение изменчивости березы карельской проводили на основе популяционно-генетического подхода к оценке вида.

По внешнему виду и хозяйственному значению выделено шесть узорчатых и одна безузорчатая формы березы карельской: высокоствольные (Ia – крупноузорчатая и Ib – шаровидноутолщенная), короткоствольные (IIa – пятнистоузорчатая и IIб – лироствольная), кустовидная, кустарниковая и безузорчатая. По мере перехода от древовидных жизненных форм к кустовидным и кустарниковым меняется текстура древесины: от безузорчатой к крупноузорчатой и мелкоузорчатой [4].

Узорчатость древесины тесно коррелирует с некоторыми внешними признаками отличия карельской березы, связь с которыми осуществляется посредством физиологических процессов. Например, местным нарушением камбиальной активности, что приводит к ослаблению радиального прироста, проявляющегося в разного рода неровностях на поверхности ствола. В местах нарушения деятельности камбиального слоя на поверхности ствола появляются продольные впадинки, бороздки, и, наоборот, в местах нормального функционирования происходит образование валиков и бугорков. Неровности на поверхности ствола и, нередко, на скелетных ветвях кроны проявляются также в форме округло-вытянутых вздутий и бугорчатости. Указанные признаки отличия не только свидетельствуют о наличии узорчатой древесины, но также характеризуют ее текстуру [5].

Целью нашей работы было обследование имеющихся на территории республики лесных культур березы карельской по формовому разнообразию и плодоношению.

Изучение формового разнообразия березы карельской проводили на пяти объектах. Причем в КЭЛБ ИЛНАНБ (Корневская экспериментальная лесная база Института леса Национальной академии наук Беларуси) культуры созданы на вырубке 35-летнего насаждения сосны обыкновенной, пораженного корневой губкой. Почва дерново-подзолистая, среднесоподзоленная нормального увлажнения на связных песках, сменяемых рыхлыми. Тип лесорастительных условий А<sub>2</sub>. Посадка в дно борозды с размещением 2x3 м. Сохранность к 20-летнему возрасту составила 95,0 %, что говорит о перспективности использования под культуры березы карельской земель, зараженных корневой губкой. Культуры были созданы в 1986 и 1987 гг.

В аналогичных условиях в 1998 г. создана плантация березы карельской в Светлогорском лесхозе, сохранность 80,4 %.

В Мозырском лесхозе (Слободское лесничество) в 1988 г. культуры созданы на песчаной и супесчаной почве (бывшая пашня), тип условий местопроизрастания А<sub>2</sub>. Размещение 3x5 м, сохранность 79,6 %.

На втором участке в этом же лесхозе (Боковское лесничество) созданы культуры березы карельской в 1998 г. Сохранность 50 %. Низкая сохранность на этом участке объясняется посадкой семян в гребень борозды и засушливым периодом в момент вегетации.

Анализ роста и развития различных форм березы карельской проводили на пробных площадях с таким расчетом, чтобы учету подлежало не менее 100 деревьев узорчатой березы. В оценке форм применяли классификацию А.Я. Любавской [4], при этом учитывали высоту и форму ствола, коррелирующую с текстурой древесины.

Одной из сложностей разведения березы карельской является решение вопросов селекционного семеноводства, так как признак узорчатости древесины наследуется по правилам неполного доминирования с расщеплением семенного потомства на узорчатые и безузорчатые формы. На исследуемых участках проведено определение процентного соотношения участия каждой формы в насаждении.

В результате анализа полиморфизма березы карельской выявлено, что культуры представляют совокупность морфологических форм. Наиболее выражено формовое разнообразие в 15-летних культурах (табл. 1).

Таблица 1. Формовое разнообразие березы карельской в 2–15-летних культурах

Лесхоз, лесничество, кв./выд.	Возраст, лет	Площадь, га	Размещение	Сохранность, %	Формовое разнообразие, %		Высота, м	Диаметр, см	Процент узорчатых форм
					высокоствольн.	короткоствольн.			
Корневская ЭБ ИЛНАНБ кв. 402,403	15	4,0	2x3	95,0	1а	11,9	6,2	6,7	40,9
					1б	10,8	6,5	7,2	
					2а	9,7	5,6	6,6	
					2б	5,6	6,3	7,1	
					кустовидные	2,6	5,0	5,2	
					кустарниковые	0,3	1,4	2,7	
Мозырский л-з, Слободское л-во, кв. 17, в. 13	12	1,0	3x5	79,6	высокоствольн.	18,3	3,5	5,2	50,0
					короткоствольн.	24,4	3,0	3,7	
					кустовидные	6,1	2,4	2,9	
					кустарниковые	1,2	1,3	1,0	
					безузорчатые	50,0	4,0	5,1	
Светлогорский л-з, Чирковичское л-во, кв. 17, в. 20	2	2,0	3x3	80,4	высокоствольн.	25,9	1,9	–	52,9
					короткоствольн.	18,5	1,7	–	
					кустовидные	5,8	1,0	–	
					кустарниковые	2,7	0,5	–	
					безузорчатые	47,1	2,1	–	
Мозырский л-з, Боковское л-во, кв. 97, в. 2	2	1,4	2x3	50,0	высокоствольн.	22,1	1,6	–	48,8
					короткоствольн.	17,4	1,6	–	
					кустовидные	7,0	1,4	–	
					кустарниковые	2,3	0,7	–	
					безузорчатые	51,2	1,6	–	

К этому возрасту высокоствольные и безузорчатые деревья начинают выходить в верхний ярус, а короткоствольные и кустовидные формируют нижний. В процессе смыкания крон возрастают конкурентные отношения, приводящие к подавлению медленнорастущих узорчатых форм более быстрорастущими. Поэтому в возрасте 12–15 лет обязательно проведение рубок ухода с удалением безузорчатой березы карельской.

В культурах, заложенных в Корневской ЭЛБ ИЛ НАНБ, узорчатые формы составляют до рубки 40,9 % (табл.1), причем высокоствольные – 11,9 % и 10,8 %; короткоствольные – 9,7 % и 5,6 %; кустовидные – 2,6 %, кустарниковые – 0,3 %. Средняя высота меняется в зависимости от формы роста от 1,4 м до 7,7 м, а диаметр от 2,7 см до 7,4 см. Таким образом, хорошо заметна значительная вариабельность и полиморфизм данных культур.

Такая же ситуация наблюдается и в 12-летних культурах в Мозырском лесхозе. Здесь узорчатые деревья составляют 50,0 %. Из них высокоствольные – 18,3 %, короткоствольные – 24,4 %, кустовидные – 6,1 %, кустарниковые – 1,2 %. Средняя высота и диаметр на данном участке немного меньше – 1,3–4,0 м и 1,0–5,2 см.

Изучение двулетних культур показало также наличие значительного формового разнообразия. Процент узорчатых растений составил 48,8–52,9 %. Наиболее быстрорастущими и в этом возрасте являются высокоствольные (высота 1,9 м и 1,6 м) и безузорчатые формы (высота 2,1 м и 1,6 м). Высота кустовидных и кустарниковых форм не превышает 1,4 м.

Можно отметить, что во всех культурах соотношение узорчатых и безузорчатых форм примерно одинаковое. Высота и диаметр деревьев березы карельской увеличивается при переходе от кустарниковых и кустовидных к высокоствольным и безузорчатым формам.

Созданные культуры были обследованы через пять лет, причем в культурах, заложенных в Корневской ЭЛБ Института леса НАНБ, в 15-летнем возрасте проведена селекционная рубка.

В 20- и 21-летних насаждениях безузорчатые растения (данные приведены после первого приема селекционной рубки – выборка безузорчатых форм 25 %) составляли 34,0 и 26,6 %. Высокоствольные формы в 21-летних насаждениях составляют 31 %, короткоствольные – 31 %, а кустовидные – 4 %. В 20-летних насаждениях процентное соотношение следующее: высокоствольные формы – 33,3 %, короткоствольные – 37,0 % и кустовидные – 3,1 %.

На 18-летней плантации на территории Мозырского лесхоза безузорчатые растения составляют 46,5 %, в связи с этим здесь несколько ниже количество узорчатой березы карельской: высокоствольные формы – 25,5 %, короткоствольные – 23,5 % и кустовидные – 4,5 %.

При анализе 8-летних насаждений отмечено, что на участке в Мозырском лесхозе безузорчатые растения составляют 46,5 %, высокоствольные – 26,7 %, короткоствольные – 9,3 %. На данном участке имеется довольно значительное количество кустовидных растений – 17,5 %.

На участках на территории Светлогорского лесхоза (8 лет) наблюдается следующее процентное соотношение форм: безузорчатые растения – 33,3 %, высокоствольные – 23,9 %, короткоствольные – 25,4 % и кустовидные – 17,4 %.

Таким образом, выявлено, что соотношение узорчатых и безузорчатых растений на всех участках соответствует 50:50. Эта цифра существенно не изменяется с возрастом. Несколько большее процентное соотношение узорчатых форм в 20–21-летних насаждениях объясняется проведением селекционной рубки на данных участках и в связи с тем, что на 8-летних плантациях еще не у всех растений проявились внешние формовые признаки.

Таблица 2. Ход роста культур березы карельской различных форм

Формы	10 лет			15 лет			20 лет*		
	D, см	H, м	кол-во, %	D, см	H, м	%	D, см	H, м	кол-во, %
безузорчатая	3,8	4,2	67,0	7,4	7,7	59,1	11,2	10,9	26,6
высокоствольная	3,7	4,1	20,5	7,0	6,4	22,7	9,4	7,8	33,3
короткоствольная	3,3	3,4	10,1	6,9	6,0	15,3	10,5	7,6	37,0
кустовидная	2,4	2,7	2,4	5,2	5,0	2,9	6,5	6,4	3,1
Среднее:	3,3	3,6	100,0	6,6	6,3	100,0	9,4	8,2	100,0

Примечание \* данные получены после вырубki безузорчатых форм в 15 лет.

Изучение роста и развития различных форм березы карельской с возрастом проведено на плантации, созданной в Корневской ЭЛБ ИЛ НАНБ. Полученные данные приведены в таблице 2.

Как видно из таблицы, ход роста различных форм по диаметру приблизительно одинаков: начиная с 10-летнего возраста, к 15 годам диаметр различных форм увеличился в 1,89–2,17 раза, а с 15-летнего к 20 годам – 1,25–1,52 раза. Такое же соотношение и по высоте: с 10 до 15 лет высота всех форм роста увеличилась в 1,56–1,85 раза, а с 15 до 20 лет – 1,22–1,41 раза. В целом наблюдается незначительное уменьшение темпа роста за последние 5 лет, что можно объяснить более жесткой конкуренцией, так как кроны части деревьев сомкнулись в рядах и междурядьях.

С целью определения возможности заготовки семян на данных участках был проведен сбор контрольных образцов. Необходимо отметить, что плодоношение было отмечено на всех насаждениях березы карельской, но среди 8-летних растений плодоносило около половины особей.

В результате анализа семенного материала выявлено, что наилучшие показатели по качеству семян в культурах Светлогорского лесхоза – всхожесть 63 %, семена, заготовленные на участках Корневской экспериментальной лесной базы ИЛ НАНБ и Мозырского лесхоза, имели всхожесть, соответственно, 17 % и 19 %.

Для установления причин низкой всхожести был осуществлен анализ семенного материала при помощи микроскопа и определены насекомые, снижающие качественные характеристики семян. При этом семена распределялись по следующим категориям:

- жизнеспособные семена (внутри семянки ясно различается овальное семя, заполняющее почти всю полость плодика);
- партенокарпические (пустые) семена (внешне вполне нормальные, так как завязь разрастается до конца, но такие семена имеют в полости две отмершие семяпочки);
- поврежденные семеноедами (уничтожена половина или все семя, остаются только крылатки с остатками оболочки семени);
- поврежденные клопами (семена нормального размера, но на срезе виден сморщенный, высохший эндосперм);
- поврежденные хальцидами (семена имеют круглую вмятину, внутри крупной семянки находится белая серповидная личинка, куколка или взрослое насекомое);
- поврежденные березовой галлицей (семена увеличены, шарообразно вздутые, почти без крылаток, со светлым пятном, внутри семени обнаруживается красная личинка или взрослое насекомое);
- поврежденные грибом *Sclerotinia betulae* Woron. (внутри семени содержится твердая, мучнистая масса, с еле просвечивающими сквозь нее неразвившимися семяпочками) [6].

Полученные данные приведены в таблице 3.

Таблица 3. Качественные характеристики семян березы карельской

Количество семян, %	Корневская ЭЛБ ИЛ НАНБ	Мозырский л-з	Светлогорский л-з
жизнеспособные	18,5	19,2	65,5
партенокарпические	33,7	25,8	10,0
повреждено семеноедами	4,5	0,6	2,0
повреждено клопами	40,4	50,4	13,9
повреждено хальцидами	0	4,0	6,0
повреждено галлицей	2,9	0	2,5
повреждено <i>Sclerotinia betulae</i> Woron.	0	0	0,1

Из таблицы следует, что партенокарпические семена в зависимости от участка составляют 10,0–33,7 %, а жизнеспособные 18,5–65,5 %. Значительная часть семян (от 13,9 до 40,4 %) повреждена клопами.

Определение насекомых, снижающих качественные характеристики семян березы карельской, было выполнено при помощи определителей [1–3, 7]. Среди вредителей наиболее часто встречаются клоп *Aradus betulae* L., долгоносик *Elleschus infirmus* Hbsf., березовая галлица *Semudobio betulae* Winn.

В результате проведенного исследования выявлено, что плантационные культуры березы карельской, являясь основой организации лесосеменной базы этой породы, представляют собой совокупность морфологических форм. Соотношение узорчатых и безузорчатых растений в насаждениях березы карельской примерно одинаковое 50:50. Такое широкое формовое разнообразие по росту в



высоту, диаметру, а, соответственно, и узорчатости древесины указывает на высокую пластичность данной березы, ее способность произрастать в различных условиях. В благоприятных почвенных условиях высокоствольные и безузорчатые растения формируют верхний ярус, а короткоствольные и кустовидные формы, обладающие более медленным ростом, обеспечивают сохранение влаги и уменьшение роста подлеска и травянистой растительности.

На лесосеменных плантациях березы карельской при организации заготовки семян с лучшими посевными качествами необходимо предусматривать мероприятия, способствующие лучшему опылению женских сережек с целью снижения доли партенокарпических семян, и проводить борьбу с насекомыми, повреждающими семянки, особенно клопом *Aradus betulae* L.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Артюльди Л.В. Сем. *Curculionidae* долгоносики. Определитель насекомых Европейской части СССР. М.-Л., 1965. Т. 2. С. 485–621.
2. Гусев В.И. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников Европейской части СССР. М.-Л.: Гослесбуиздат, 1951. 580 с.
3. Кержнер И.М. Отряд *Hemiptera* – полужесткокрылые или клопы. Определитель насекомых Европейской части СССР. М.-Л., 1964. Т. 1. С. 655–845.
4. Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
5. Любавская А.Я. Карельская береза и ее место в системе рода *Betula* // Сб. науч. тр. Ин-т экол. растений и животных УНЦ АН СССР. 1975. Вып. 91. С. 53–59.
6. Павашин С.И. Склеротиния березы (*Sclerotinia betulae* Woron.) болезнь сережек березы. М.-Л., 1951. Т. 1. С. 63–113.
7. Никольская М.И. Хальциды фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1952. 574 с.

#### STUDY OF GROWTH ANOMALIES IN WOODY PLANTS IN CONNECTION WITH EXHALATION OF SUBSOIL RADON.

*Bolondinskii V.K.<sup>1</sup>, Belashev B.S.<sup>2</sup>, Savitskii A.I.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Forest Research Institute Karelian Research Center of RAS, 11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russia, Office tel. +7 (8142)768160, E-mail: bolond@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Institute of Geology Karelian Research Center of RAS, 11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russia, Office tel. +7 (8142) 784316, E-mail: belashev@krc.karelia.ru

Abstract. Radon exhalation and radioactive background were investigated in the region of the natural growing of the Karelian birch, and also in the zone of mass woody anomalies. Background radiation was measured by means of the СРП-68 scintillation searching radiometer. The coordinates of measuring points were fixed through GPS navigator. Measured by means of the СИРАД М106 N radon indicator, the bulk radon activity at the roots of the Karelian birch was 111 Bk/m<sup>3</sup>, in the zone of mass woody anomalies – 60 Bk/m<sup>3</sup>, that considerably exceeded base-line values in safety zones. Relationship between radon exhalation and appearance of structural anomalies in woody plants in the zones of radon danger has been discussed.

#### ИЗУЧЕНИЕ РОСТОВЫХ АНОМАЛИЙ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ЭКСХАЛЯЦИЕЙ ПОДПОЧВЕННОГО РАДОНА

*Болондинский В.К.<sup>1</sup>, Белашев Б.З.<sup>2</sup>, Савицкий А.И.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пушкинская 11, 185910, тел. (8142)768160, E-mail: bolond@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Учреждение Российской академии наук Институт геологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пушкинская 11, 185910, тел. (8142) 784316, E-mail: belashev@krc.karelia.ru

Несмотря на почти 100-летний период изучения карельской березы, существующие к настоящему времени гипотезы о происхождении карельской березы (*БК*) и механизмах образования узорчатой древесины не объяснили пока в полной мере причин и факторов, ее обуславливающих. Еще в 70-е годы появилась гипотеза о влиянии повышенного радиационного фона на появление *БК*. В.

Бандерс обнаружил непосредственно у трех *БК* недалеко от Елгавы (Латвия) электромагнитное излучение (по всей вероятности гамма-излучение), однако, по мнению автора, не такое сильное, чтобы вызвать мутагенный процесс [1]. Собранные в местах более сильного излучения образцы почвы и древесины *БК* имели повышенную радиоактивность.

Современная эпоха, в отличие от прошлых геологических эпох, характеризуется глобально низким радиационным фоном биосферы, но в районах месторождений урана он аномально высок и может служить сильным мутагенным фактором. Увеличение природного радиоактивного фона сдвигает равновесие биологической среды в сторону повышенного мутагенеза и соответствующего всплеска биологического видообразования [2]. Растения, в том числе древесные формы, развивающиеся на одном и том же месте десятки и сотни лет, являются индикатором избирательного влияния геологических неоднородностей земной коры. Имеются свидетельства об отклонениях от нормы у растений, преимущественно древесных, приуроченных к определенной местности. Расположение боровых лесов на Алтае совпадает с разломами земной коры, вдоль которых зафиксированы выходы радона [3]. Необыкновенно высокая частота встречаемости наплывов и «ведьминых метел» в этом районе дает основание предполагать, по мнению авторов, что они имеют не инфекционный, а мутантный характер. Аномалии встречались у сосны всех возрастов, включая подрост. Обнаружены химеры, состоящие из дикого и мутантного фенотипов, и целиком мутантные деревья.

В работе Боярских и Шитова [4] было проведено изучение внутривидовой изменчивости репродуктивной сферы жимолости синей (*Lonicera caerulea L.*) в различных по геолого-географическим характеристикам районах Горного Алтая. В преобладающей части ареала вкус плодов жимолости горький. Горький вкус наследуется по доминантному типу. Комплексные ботанические и геофизические исследования показали наличие реакции растения жимолости на проявление активной тектоники. Было выявлено массовое (до 91 %) фенотипическое проявление рецессивного признака – отсутствие горечи в плодах, а также увеличение их формового разнообразия в зонах активного тектонического разлома. Вне зоны активного разлома отмечалось снижение (до 10 %) проявления сладкоплодности. При сравнении микропопуляций из экологически сходных участков отмечалось увеличение размеров плодов в узле пересечения двух тектонических разломов. На отдельных участках в узлах пересечений разломных зон процессы геохимического и геофизического воздействия могут идти активной, обуславливая тем самым появление пятен проявления рецессивного признака и различных вариаций уровня изменчивости морфометрии плодов. Изучение популяционной изменчивости цветков жимолости показало высокий уровень полиморфизма формы цветков, а также увеличение частоты встречаемости растений с аномальным строением цветков. Воздействие геологической среды на растения, ее влияние на показатели изменчивости может быть самым различным, но оно всегда направлено на увеличение внутривидового формового разнообразия.

По данным исследований С.В. Летуновой и В.В. Ковальского [цит. по 2] в районе оз. Иссык-Куль у *Ferulagigantea* и *Tremulus stenophyllus*, растущих на почвах с повышенной концентрацией урана, встречаются уродливые формы с искривленными стеблями, у *Prunus prostata* – изменение окраски и размеров растения, иногда наличие опухолей, наростов и утолщений. При концентрации урана в них от 0,01 до 0,1 % установлено снижение содержания хлорофилла и увеличение содержания каротина и ксантофилла, вследствие чего у растений появилась бледно-зеленая окраска с желтовато-бурым оттенком.

Переход к цветению определяется в основном действием двух факторов внешней среды: продолжительностью светового дня и температурой. У карельской березы (*БК*) наблюдается явление протерандрии, когда в пределах одного и того же дерева мужские сережки созревают на 3–4 дня раньше женских [5]. Имеются данные, что избыток некоторых химических элементов, в том числе радиоактивных, в почве и материнской породе сказывается на характере цветения растений, и, возможно, в дальнейшем наследуется [2]. По разным причинам связь естественной радиоактивности и аномалий растений в настоящий момент практически не исследована. Нет систематических комплексных исследований по ботанике, радиогеологии и геохимии. Не ясно, какой уровень радиоактивности может привести к проявлению рецессивных признаков у растений, и, как следствие, к аномальным явлениям. Идет ли процесс видообразования в таких местах в настоящее время, или имел место только после схода ледника? Тогда локальная радиоактивность была гораздо выше, и ряд появившихся признаков в дальнейшем мог быть закреплен в генотипе.

В нашу задачу входило обследование района с повышенной радоноопасностью, в 50 км к северу от Петрозаводска, в 2 км западнее поселка Кончезеро Кондопожского района (оз. Габозеро). Работа носила подготовительный характер и включала разработку методики, обнаружение локальных скоплений аномалий у древесных растений, измерение радиационного фона на обследуемых участках, определение объемной активности подпочвенного радона непосредственно у корней карельской березы и в местах наличия аномалий других растений.

На участках, прилегающих к южному берегу оз. Габозера, пологий 100-метровый подъем заканчивался двумя каменистыми грядами, разделенными узким болотом. За ними расположено небольшое лесное озеро с болотистыми берегами. Затем следует 200 м подъем, упирающийся в скальную гряду высотой 30–50 м. Перед скалами растут огромные осины, высотой выше 30 м и диаметром ствола до 100 см. Известно, что гигантизм возникает у некоторых растений при наличии в среде тория [2]. На почвах, содержащих повышенные количества этого элемента, у осины (*Populus tremula*) листья могут достигать 30 см в поперечнике [2]. На описанной территории встречаются *БК*, занесенная туда, вероятно, семенами после большого пожара 1941 г., многочисленные капы, наросты на соснах, осинах, ольхе, березах, «ведьмины метлы». Имеются отклонения у кустарничковых и травянистых растений – 8 лепесков у седмичника европейского, сдвоенные ягоды брусники и т. д.

Данный район относится к территории с повышенной радоноопасностью. Всего в 1,5–2 км западнее экспериментального участка расположена аномальная радиогеохимическая зона с выходами урана 238, радия и цезия [6]. Данная территория занимает достаточно большую площадь. Южная граница радоноопасного района начинается от северного берега Укшезера, восточнее идет по озерам Кончезеро, Мунозеро, Пальеозеро и далее к северной части Уницкой губы Онежского озера (рис.). Западная граница проходит в 10 км западнее озера Гомсельское, а северная в 50 км севернее Медвежьегорска. Подобных больших районов в Карелии насчитывается несколько. Один из них, примерно такой же протяженности и площади, расположен в 100–150 км западнее места исследования. Наш район характеризуется локальными выходами естественных радионуклидов и большим количеством аномальных радиогеохимических зон с повышенным содержанием урана, в том числе в жидком и твердом стоке рек (более 5 %). Узкая, но протяженная зона (около 50 км) с высоким содержанием урана расположена в 1 км от места проведения экспериментов. Основные же выходы естественных радионуклидов находятся в 7–8 км от наших участков [6]. Там же обнаружены выходы на дневную поверхность массивов гранитов, в разрезе которых для пород второго и третьего класса содержание урана превышает 25 %. Подобный район с повышенной радиоактивной опасностью имеется также на северных берегах Ладоги и уходит вглубь Финляндии. На юго-западном берегу Онежского озера (пос. Шелтозеро) также имеются довольно обширные площади с содержанием урана. Локальные (до 20 км), но очень интенсивные выходы обнаружены на восточном берегу Медвежьегорского залива (пос. Челмужи). Особенно много локальных выходов естественных радионуклидов в Заонежье. Во всех перечисленных зонах произрастает *БК*, однако, в северных радиоактивных районах (Беломорском, Сегежском, Калевальском) *БК* не обнаружена. В настоящий момент не обнаружено значительных выходов радионуклидов в достаточно большом по площади Пудожском районе Карелии, где встречаемость *БК* тоже достаточно низкая [7].

Лесоводы отмечают [3, 5], что *БК* – растение каменистых почв. В Карелии, Скандинавском полуострове, в Ленинградской, Костромской областях она встречается среди каменистых россыпей, скоплений валунов и в местах выхода на дневную поверхность сплошных скал. Ряд исследователей считают вообще *БК* экологической формой березы повислой, которая сложилась в результате роста на сухих каменистых почвах [5]. Произрастание *БК* в Полесье на территории Белоруссии на лесовых почвах объясняется распространением флоры Подольской возвышенности, которая явилась в ледниковый период центром сохранения более 263 других реликтовых растений [5]. В районе оз. Кончезеро лавово-вулканокластические поля эффузивных зон представлены чередующимися в разрезе потоками и покровами плагиоклазовых, плагиоклаз-пироксеновых, пироксеновых порфировых базальтов с пакетами потоков пикритовых базальтов, среди которых выделяются массивные, брекчированные, вспененные, миндалекаменные, шаровые, шарово-подушечные, вариолитовые и другие текстурные разновидности. Потоки и покровы переслаиваются с пепловыми, агломератовыми туфами, гиалокластическими и разнообразными теффройдами. Тектурные особенности строения

способствуют формированию каналов транспорта эндогенных флюидов. Подобная структура характерна и для многих других мест произрастания *БК*.

Сопоставление карт встречаемости *БК* [7] с результатами радоновой съемки территории Карелии (рис.), показывает, что наибольшая плотность этого дерева на гектар приурочена в той или иной степени к центрам радиоактивности. Ареал *БК* занимает лишь очень небольшую часть ареала березы повислой. Северная граница ареала находится ниже изотермы 16°C (Медвежьегорск). Ограничение распространения *БК* в северном направлении приходится на 15°C – четко выраженный температурный рубеж, на котором начинается подавление транспорта сахаров по симпласту и замедление их оттока из листьев [8]. Несмотря на центры радиоактивности, имеющиеся севернее Медвежьегорска, *БК* там не обнаружена. Возможно, потепление климата будет способствовать в будущем продвижению ареала *БК* на Север.

Измерения радиационного фона проводили в сентябре 2010 г. сцинтилляционным поисковым радиометром СРП-68. Координаты точек измерения фиксировали при помощи GPS навигатора. Обследование района в 200–300 м западнее от южного берега оз. Габозеро показало, что величины радиоактивного фона были в пределах нормы. Минимальный радиационный фон составлял 2 мкР/час, максимальный – 7 мкР/час. Наибольшие значения фона были зафиксированы у скальных массивов. Вторым этапом исследования было определение объемной активности подпочвенного радона. Радон – это инертный газ без цвета и запаха, почти в 10 раз тяжелее воздуха, растворяется в воде. Радон ( $^{222}\text{Rd}$ ), как и его «родители» уран ( $^{238}\text{U}$ ) и радий ( $^{226}\text{Ra}$ ), – альфа-излучатель. В процессе распада он продуцирует семейство других альфа-излучателей, которые называют дочерними продуктами распада (*ДПР*). *ДПР* радона – нестабильные изотопы свинца, висмута, полония и таллия, которые сами по себе являются мощными источниками альфа-излучения, и интенсивность альфа-излучения радона и *ДПР* во много раз выше интенсивности альфа-излучения  $^{238}\text{U}$  и  $^{226}\text{Ra}$ , вместе взятых.

Объемную активность подпочвенного радона у корней деревьев с аномалиями на глубине 40–50 см измеряли индикатором радона СИРАД М106N.

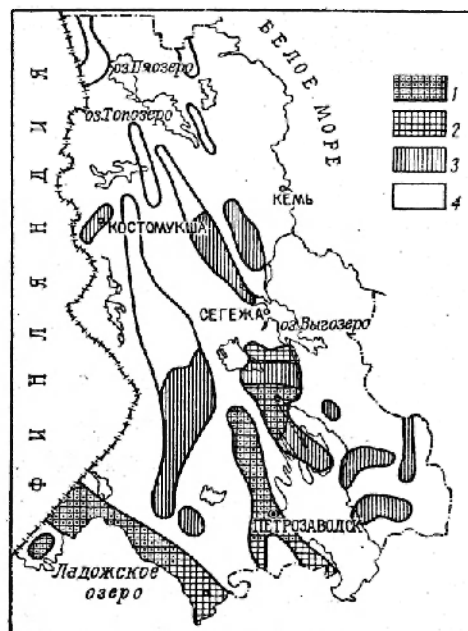


Рисунок. Схема потенциальной радоноопасности Карелии. Зоны риска от радона в зависимости от плотности населения: 1 – более 8 усл. ед., 2 – 4–8, 3 – 2–4, 4 – менее 2 [9].

Объемная активность подпочвенного радона у корней деревьев незначительно превышала верхнюю границу нормы (около 50 Бк/м<sup>3</sup>). Допустимый уровень эксхалации радона (плотность потока  $^{222}\text{Rd}$  с поверхности почв и грунтов) составляет 80 мБк (п.261 СГТПОРБ-2003 г.). В зоне корней карельской березы объемная активность радона в момент измерений была выше, чем в зоне аномалий (корни сосны с капями), но этот показатель претерпевает большие изменения в течение года и зависит как от внешних факторов среды, так и от геологических факторов и может изменять-



ся в несколько раз [10]. Большую роль играет нахождение объекта (корни *БК*) длительное время в условиях повышенного фона, что может оказать влияние на обменные процессы.

Таблица 1. Объемная активность подпочвенного радона у корней деревьев с структурными аномалиями

№	объект	возраст дерева, лет	высота дерева, м	Объемная активность радона, Бк/м <sup>3</sup>
1	Корни <i>БК</i>	65	5,5	111
2	Корни сосны с капами	200	20	60

Для лабораторных исследований радиоактивности были взяты пробы почвенного покрова (грунта) и выходов коренных пород. Пробы измельчали до размера менее 5 мм, высушивали до постоянной массы, взвешивали и помещали в контейнеры для измерения содержания радиоактивных элементов радия (<sup>226</sup>Ra), тория (<sup>232</sup>Th) и калия (<sup>40</sup>K). Определение удельной активности (*A<sub>PH</sub>*) этих элементов выполнено гамма-спектрометрическим методом в Институте геологии КНЦ РАН на гамма-спектрометре СГС-200. По шести навескам проб рассчитывали удельную эффективную активность *A<sub>эфф.</sub>* Результаты измерения активности подпочвенного радона, малая величина радиационного фона, кларковые содержания урана, калия, тория в грунте и коренных породах свидетельствуют о существовании подводящих каналов радона с нижележащих горизонтов (табл. 2).

Таблица 2. Определение удельной активности ЕРН радия (<sup>226</sup>Ra), тория (<sup>232</sup>Th) и калия (<sup>40</sup>K) гамма-спектрометрическим методом

№	Образец	Удельная активность, Бк/кг			<i>A<sub>эфф.</sub></i> , Бк/кг	МЭД, мкР/ч
		<sup>226</sup> Ra	<sup>232</sup> Th	<sup>40</sup> K		
1	грунт	15	14	361	64	6
2	грунт	12	8	460	60	6
3	грунт	4	10	492	62	6
4	грунт	2	20	158	42	6
5	порода	2	5	234	30	3,5
6	порода	5	5	82	19	4,5

Примечание: МЭД – мощность экспозиционной дозы мкР/час; *A<sub>эфф.</sub>* – удельная эффективная активность Бк/кг.

Результаты измерения активности подпочвенного радона, малая величина радиационного фона, кларковые содержания урана, калия, тория в грунте и коренных породах свидетельствуют о существовании подводящих каналов радона с нижележащих горизонтов. Радон, как тяжелый газ концентрируется в почвенных и подпочвенных слоях и способен оказывать радиационное, мутагенное воздействие на растения. Эффективным инструментом такого воздействия являются альфа-частицы, пробег которых составляет 2–3 см. Несмотря на малость вклада радона в поверхностный радиационный фон, его действие на корни растений может оказаться существенным из-за длительности воздействия и циклической изменчивости объемной активности.

Таким образом, наше исследование показало, что в Карелии зоны повышенной природной радиоактивности, расположенные южнее изотермы 16°C, в значительной мере совпадают с обнаруженными границами природных популяций карельской березы. Несмотря на незначительный поверхностный радиационный фон, у корней карельской березы существовала повышенная объемная активность подпочвенного радона. Требуется массовые измерения радона и его мониторинг в местах, где обнаружены скопления структурных аномалий у древесных растений. Комплексные исследования в центрах аномалий с участием геологов, геохимиков, биологов широкого профиля, ботаников, генетиков и экологов могли бы дать не только ценную научную информацию, но поставить на научную основу и сделать перспективным геоботанический метод поиска полезных ископаемых.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Banders V., Juka V., Kazerovskis J., Laivenieks Dz., Teteris L. Patiesiba par Karelijas berzu // Meza Dzive. 1997. 3. P. 15–20.
2. Артамонов В.И. Зеленые оракулы. М.: Мысль, 1989. 190 с.

3. Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: Изд-во Московского государственного университета леса, 2003. 280 с.
4. Боярских И.Г., Шитов А.В. Внутрипопуляционная изменчивость *Lonicera caerulea* L. в связи с особенностями геологической среды (на примере Горного Алтая) // Система «Планета Земля»: 15 лет междисциплинарному научному семинару. 1994—2009. М. 2009. С. 206–209.
5. Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 157 с.
6. Савицкий А.В., Титов В.К., Мельников Е.К. Уран, торий, калий в горных породах Карелии и вопросы радиоэкологии // Геология и охрана недр Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 1992. С. 99–113.
7. Ветчинникова Л.В. Карельская береза: ареал, разнообразие, охрана и перспективы воспроизводства // Труды КарНЦ РАН. Петрозаводск. 2004. Вып. 6. С. 3–27.
8. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 143 с.
9. Александров А.Г., Савицкий А.В. К проблеме изучения радоноопасности Карелии // Геология и охрана недр Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 1992. С. 7–11.
10. Кожухов С.А., Белашев Б.З., Савицкий А.И. Методические аспекты мониторинга радона территории Карелии // Матер. XIV междунар. конф. «Связь поверхностных структур земной коры с глубинными». Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2008. Ч.1. С. 272–274.

## RESEARCH OF LIGHT DEPENDENCE OF PHOTOSYNTHESIS IN THE BIRCH SEEDLINGS IN NORMAL CONDITION AND IN CONDITIONS OF SOIL DROUGHT

*Bolondinskii V.K., Vilikainen L.M.*

Forest Research Institute of Karelian Research Center of RAS, 11 Pushkinskaya S., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russia, Office tel. +7 (8142)768160, E-mail: bolond@krc.karelia.ru

Abstract. In the conditions of long atmospheric drought the CO<sub>2</sub>-exchange of seedlings of silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) was investigated. Values of photosynthesis of the Karelian birch and silver birch were similar. A substantial difference was found in the parameters of the light response curves of photosynthesis during a soil drought. The Karelian birch more intensively took up CO<sub>2</sub> in condition of soil water deficit during an atmospheric drought, and the low light intensity, and this was reflected in the higher slopes of the light response curves of photosynthesis. Effective absorption of CO<sub>2</sub> early in the morning and in cloudy and dark weather in the conditions of atmospheric drought allows to support carbon balance at the acceptable level and increase competitive ability of Karelian birch.

## ИССЛЕДОВАНИЕ СВЕТОВОЙ ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У САЖЕНЦЕВ БЕРЕЗЫ В НОРМЕ И В УСЛОВИЯХ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ

*Болондинский В.К., Виликайнен Л.М.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пушкинская 11, 185910, Факс: (8142)768160, тел. (8142)768160, E-mail: bolond@krc.karelia.ru

Показатели CO<sub>2</sub>-газообмена листьев часто используются для сравнительного анализа различных видов и разновидностей. Считается, что величина максимальной скорости фотосинтеза генетически у вида детерминирована [4]. Ранее нами были выявлены некоторые различия в зависимостях фотосинтеза и дыхания у березы повислой (*БП*) и карельской березы (*БК*) от факторов внешней среды [1]. Была обнаружена у *БК* и тенденция к более эффективному использованию низких значений солнечной радиации [2]. Такого рода адаптационная особенность делает *БК* конкурентоспособной с *БП* на опушках леса, по берегам водоемов, на скалах и других освещенных местах произрастания. В Карелии, Финляндии карельская береза часто растет на скалах, где в засуху недостаток влаги ощущается особенно остро, и где *БП* оказывается нежизнеспособной. В нашей работе в рамках более общей задачи исследования влияния на CO<sub>2</sub>-газообмен двух древесных пород факторов внешней среды изучались световые кривые фотосинтеза у 1–2-летних саженцев *БК* и *БП* при раз-

ной оводненности почвы. Нами ставилась задача проанализировать изменения параметров световых кривых у *БК* и *БП* в условиях близких к оптимальным, а также в атмосферную засуху.

Работу проводили на территории Агробиологической станции КарНЦ РАН, расположенной в 2 км к югу от г. Петрозаводска. Однолетние саженцы березы, пересаженные в вегетационные сосуды в июле 2009 г., хорошо прижились, их рост продолжался, и до конца сентября они активно поглощали углекислоту. В начале октября сосуды были зарыты в траншею, перезимовали и к июлю 2010 г. находились в отличном состоянии. В начале засухи (5 июля) сосуды были помещены под прозрачный навес, и влажность почвы в них регулировалась поливом. Два-три раза в неделю проводили измерения  $\text{CO}_2$ -газообмена. Содержание влаги в сосудах контролировали их регулярным взвешиванием. Измерения  $\text{CO}_2$ -газообмена с 30-кратной повторностью проводили на интактных сформировавшихся листьях 10 саженцев с помощью портативного газоанализатора LI 6200 (фирма Li-Cor, USA). Температура листа ( $T_l$ ) и воздуха ( $T_a$ ), фотосинтетически активная радиация ( $\Phi AP$ ) и другие параметры измеряли датчиками Li-Cor. Для снятия световых кривых фотосинтеза ассимиляционную камеру Li-Cor покрывали тканями разной плотности. Поскольку ассимиляционная камера нашего прибора, в отличие от камеры газоанализаторов следующего поколения (LI 6400), не имела источника внешнего освещения, исследование световой зависимости проводили только в солнечные безоблачные дни, и это ограничивало возможности эксперимента.

Моделирование световых кривых производили методом нелинейного регрессионного анализа с помощью функции Микаэлиса-Ментен:

$$P(I(x,t)) = a + b_1 I(x,t)/(I(x,t) + b_2),$$

где  $a$  – параметр, характеризующий  $\text{CO}_2$ -газообмен при  $I$  ( $\Phi AP$ ) = 0, т. е. уровень дыхания ( $R$ );  $b_1$  – величина фотосинтеза при насыщающих значениях  $\Phi AP$ ;  $b_2$  – параметр, равный величине  $I$ , при которой  $P = 0,5b_1$ , и является характеристикой скорости насыщения световой кривой;  $t$  – время. Все параметры модели имеют определенный физиологический смысл, связанный с максимальной скоростью процесса фотосинтеза и обобщенной характеристикой темнового дыхания. Формально  $b_1$  – теоретически возможный максимум фотосинтеза при освещенности, стремящийся к бесконечности. Обычно он близок к величине скорости фотосинтеза при максимально возможной в природе величине освещенности.

Рассчитывали также коэффициент эффективности или экономический коэффициент фотосинтеза ( $E_p$ ), равный отношению брутто-фотосинтеза к темновому дыханию ( $R$ ). Если считать, что дыхание в темноте приблизительно равно дыханию на свету,  $E_p \approx (P+R)/R$  и характеризует максимально возможную эффективность газообмена [5].

Наши предыдущие исследования световых кривых фотосинтеза [3] показали, что параметры световых кривых фотосинтеза могут изменяться в зависимости от температуры и максимальной освещенности в данный момент, дефицита водяных паров в воздухе ( $ДВП$ ), содержания воды в почве и других факторов. Происходят также изменения в течение дня, и более медленные – в зависимости от состояния и фазы растения. Фотосинтез имеет большие значения при наличии мощных аттрагирующих центров в период роста побегов и корней. Наоборот, в отсутствии значительной потребности в ассимилятах интенсивность фотосинтеза снижается [6].

При первом снятии световых кривых, 7 августа 2009 г., влажность почвы в сосудах была близка к полевой влагоемкости. В период измерения  $ДВП$  составлял 1,6 кПа,  $T_a$  – 22°C. Значения  $P_{max}$  двух пород не превышали 15 мкмоль  $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$  (табл. 1). Рост побегов и листьев продолжался, но носил не интенсивный характер. Параметры световых кривых  $b_1$  составляли у карельской березы и березы повислой 17,1±3,3 и 15,8±3,3 мкмоль  $\text{CO}_2 \text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$ , коэффициенты  $b_2$  были значительны, но мало различались (314,6±93,6 и 315,4±103,1 мкмоль  $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$ , соответственно). Фотосинтетический аппарат листьев как у березы повислой, так и у карельской березы был адаптирован к высоким значениям  $\Phi AP$ . Параметры  $a$  также не имели существенных различий – 2,46±0,33 и 2,35±0,42 мкмоль  $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$ . Коэффициент эффективности фотосинтеза был достаточно высок (5,80±0,77 и 6,52±2,08 у *БК* и *БП*, соответственно). Таким образом, при оптимальных условиях в фазу неинтенсивного роста наблюдался достаточно стабильный газообмен, и различия в средних величинах параметров световых кривых двух пород были не значимыми. Этот вывод подтвердился в целом и в других экспериментах осени 2009 г.

В 2010 г. было произведено несколько экспериментов со снятием световых кривых. В середине июля при  $ДВП=2,6$  кПа,  $T_a=29^\circ\text{C}$  и высокой влажности почвы были зафиксированы как у карельской березы, так и у березы повислой, значительные величины фотосинтеза (до 20 мкмоль  $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$ ).

Коэффициент  $b_2$  изменялся от 150 до 270 мкмоль  $m^{-2} c^{-1}$ , и средние величины его были примерно на 35 % меньше, чем в отсутствие атмосферной засухи (табл. 1). Эффективность поглощения углекислоты при более низких значениях  $\Phi AP$  в условиях атмосферной засухи позволяла растениям березы более эффективно использовать утренние часы, когда транспирационные расходы невелики. Достоверных различий между *БК* и *БП* обнаружить не удалось.

Таблица 1. Параметры моделей световых кривых фотосинтеза у листьев карельской березы и березы повислой в отсутствие атмосферной засухи при хорошей оводненности почвы

№	n	время	$a_1$	$b_1$	$b_2$	$r^2$	$I_{max}$	$R_{max}$	$P_{max}$	$E_p$
Карельская береза										
4В	27	11:40	-2,23	17,7	204,3	98,8	1574	2,34	14,01	6,99
2В	24	12:14	-2,75	13,2	260,5	96,4	1551	2,39	9,15	4,82
4М	27	14:45	-2,11	14,3	334,6	96,8	1714	2,20	10,60	5,82
1М	24	15:10	-2,35	20,7	319,0	97,4	1896	3,06	14,26	5,66
3М	24	15:28	-2,86	19,7	454,4	98,4	1679	2,99	14,07	5,70
Средние значения			-2,46	17,1	314,6	97,6	1683	2,60	12,42	5,80
Стандартное отклонение			0,33	3,3	93,6	1,0	138	0,40	2,38	0,77
Береза повислая										
3В	27	12:38	-2,95	12,5	241,6	98,1	1623	3,00	8,35	3,79
1В	27	13:04	-1,96	18,0	296,6	98,1	1876	1,76	14,45	9,21
6М	33	13:29	-2,38	12,6	196,0	91,8	1881	2,31	9,74	5,21
2М	27	13:58	-1,96	16,1	417,2	96,3	1552	1,90	11,53	7,06
5М	24	14:21	-2,52	20,1	425,6	99,0	1611	2,22	14,07	7,33
Средние значения			-2,35	15,8	315,4	96,7	1709	2,24	11,63	6,52
Стандартное отклонение			0,42	3,3	103,1	2,9	157	0,48	2,66	2,08

Примечание: № – метка вегетационного сосуда, n – количество точек на световой кривой;  $a_1$ ,  $b_1$ ,  $b_2$  – параметры моделей световых кривых (объяснения в тексте),  $r^2$  – коэффициент детерминации,  $I_{max}$ ,  $P_{max}$ ,  $R_{max}$  – соответственно максимальные значения  $\Phi AP$ , фотосинтеза и абсолютной величины дыхания в момент снятия световой кривой,  $E_p$  – коэффициент эффективности фотосинтеза,  $E_p=(P+R)/R$ .

В период роста побегов в начале августа полив саженцев был прекращен, и содержание влаги в сосудах достаточно быстро уменьшалось за счет высокой транспирации. Уже на третий день после полива растения начинали испытывать недостаток в почвенной влаге, что выражалось в снижении максимальных величин фотосинтеза, небольшом повышении темнового дыхания, уменьшении коэффициента  $b_2$ . При слабом водном стрессе почти в два раза снижались транспирация и устьичная проводимость. По мере усиления водного стресса интенсивность процессов уменьшалась, при этом проявились некоторые отличия между *БК* и *БП* [3].

Таблица 2. Параметры моделей световых кривых фотосинтеза у листьев карельской березы и березы повислой при атмосферной и почвенной засухе 17 августа 2010 г.

№	n	время	$a_1$	$b_1$	$b_2$	$r^2$	$I_{max}$	$R_{max}$	$P_{max}$	$E_p$
Карельская береза										
3М	27	12:12	-1,55	2,18	31,7	99,1	1137	1,37	3,89	3,84
3МУ	30	12:56	-1,55	2,18	31,7	97,3	1989	1,64	0,85	1,52
1М	30	15:16	-0,80	1,44	35,2	94,9	1650	0,89	0,76	1,86
1МУ	30	15:42	-1,77	2,38	25,4	94,2	1694	2,03	0,94	1,46
Средние значения			-1,42	2,05	31,00	96,38	1618	1,48	1,61	2,17
Стандартное отклонение			0,43	0,41	4,07	2,24	354	0,48	1,52	1,13
Береза повислая										
6М	30	11:33	-0,50	3,65	110,9	96,6	1910	0,92	2,84	4,09
6МУ	30	11:55	-1,30	2,14	37,8	97,4	1901	1,39	0,87	1,62
2М	30	13:22	-1,11	3,97	86,4	97,3	1819	1,27	3,07	3,42
2МУ	30	13:47	-2,22	5,16	99,1	98,4	1867	2,36	3,16	2,34
4М	30	14:20	-0,67	2,95	103,0	96,1	1871	0,90	2,58	3,87
4МУ	30	14:46	-2,02	5,23	91,9	98,7	1923	2,17	3,30	2,52
Средние значения			-1,30	3,85	88,2	97,40	1882	1,50	2,63	2,98
Стандартное отклонение			0,70	1,22	26,1	1,00	38	0,62	0,90	0,97

Примечание: Обозначения см. в таблице 1.



17 августа в последний день засухи, продлившейся более 40 дней, было произведено снятие световых кривых фотосинтеза, когда растения испытывали недостаток почвенной влаги. Влажность почвы в сосудах в среднем составила 10 %. Погодные условия в этот день, несмотря на высокие значения  $\Phi AP$ , были менее напряженными ( $T=30^{\circ}\text{C}$ ,  $ДВП=2,6$  кПа), чем в самые жаркие дни конца июля, в связи с чем средние величины фотосинтеза были несколько выше.  $P_{max}$  у листьев (без дифференцировки по возрасту; индекс «у» у метки сосуда в табл. 2 означает, что использовался не до конца сформировавшийся лист)  $БК$  и  $БП$  составил, соответственно,  $1,61\pm 1,52$  и  $2,63\pm 0,90$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ , дыхание –  $1,48\pm 0,48$  и  $1,50\pm 0,62$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ . Вариабельность показаний, особенно  $P_{max}$ , была очень велика и обусловлена, в первую очередь, разбросом в величинах влагосодержания воды в сосудах. Если после полива влажность почвы во всех сосудах была близка полевой влагоемкости, хотя содержание воды в них и отличалось из-за разного состава почвы, в дальнейшем из-за разницы транспирационных расходов деревьев отличия во влагосодержании сосудов возрастали. Деревья, имеющие большую площадь листы, начинали испытывать водный стресс раньше, чем растения меньших размеров.

Уменьшение параметров световых кривых по сравнению с параметрами в табл. 1 у  $БК$  и  $БП$  составило в среднем, соответственно, у  $a$  в 1,7 и 1,8 раз,  $b_1$  – в 8,3 и 4,1 раз,  $b_2$  – в 10,1 и 3,6 раз. У  $БК$  и  $БП$  происходило не только очень сильное снижение  $b_2$ , характеризующего скорость насыщения световой кривой, но изменялось их соотношение. Если при оптимальных условиях средние величины коэффициентов  $b_2$  велики и примерно равны, теперь они составляли  $31,0\pm 4,07$  и  $88,2\pm 26,1$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ , и различия значимы с 95 % вероятностью. Значимых различий между другими параметрами, максимальными величинами и  $E_p$  получить не удалось. При анализе всей совокупности световых кривых, полученных в различных условиях, проявлялась лишь тенденция большего  $a$  и  $b_1$  у карельской березы по сравнению с березой повислой.

Следующие измерения фотосинтеза, проведенные через 3 дня после обильного полива растений, при умеренной температуре и дефиците водяных паров воздуха показали, что растения не до конца оправались после стресса. Несмотря на высокие значения  $\Phi AP$ , значения  $b_1$  увеличились в среднем всего в 2,4 раза и были значительно меньше, чем у растений в оптимальных условиях (табл. 2). В прохладный облачный день 24 августа из-за низких значений  $\Phi AP$  ( $150\text{--}300$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ ) модели рассчитывались по начальному этапу световой кривой, что не всегда давало адекватный результат даже при высоких коэффициентах детерминации ( $r^2$ ). Средние значения параметра  $b_1$  у  $БК$  и  $БП$  составили, соответственно,  $34,4\pm 20,8$  и  $180,7\pm 84,1$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$  и различия были значимы с 95 % вероятностью. В пасмурную погоду у  $БК$  наблюдалась хорошая корреляция между максимальными значениями  $\Phi AP$  в момент измерения и  $b_2$ . Еще более сильная корреляция обнаружена у двух пород между значениями  $\Phi AP$  и тангенсом угла наклона начальной части световой кривой. Минимальное значение  $b_2$  у карельской березы при  $I_{max} = 110$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$  составило 11  $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$  – менее 0,4 % от максимально возможной  $\Phi AP$  на нашей широте.

Факт лучшего использования  $\Phi AP$  саженцами карельской березы имел место и в осенний период, 9 сентября, при повышении температуры воздуха до  $25^{\circ}\text{C}$ . В условиях, близких к оптимальным, растения снова активно поглощали  $\text{CO}_2$  на уровне  $14\text{--}15$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ . Коэффициент  $b_2$  составил в среднем у карельской березы и березы повислой  $145,7$  и  $226,3$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ , соответственно.

На все параметры световой кривой, особенно параметр  $b_2$ , в большой степени влиял режим освещенности, при котором растение находилось последние несколько часов. В оптимальных условиях в солнечную погоду коэффициент  $b_2$  сдвигался в область высоких значений  $\Phi AP$ , вплоть до  $300\text{--}400$   $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$  (табл. 1). В пасмурную погоду  $b_2$  имел низкие значения, причем у  $БК$  наблюдалась хорошая корреляция между максимальными значениями  $\Phi AP$  в момент измерения и  $b_2$ . Еще более сильная корреляция обнаружена у двух пород между значениями  $\Phi AP$  и тангенсом угла наклона начальной части световой кривой. Минимальное значение  $b_2$  у карельской березы составило 11  $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$  (табл. 2) – менее 0,4 % от максимально возможной  $\Phi AP$  на нашей широте.

Таким образом, у саженцев березы карельской, несмотря на высокий уровень сахаров во флоэчном экссудате [7], фотосинтез поддерживался на уровне, близком к фотосинтезу березы повислой. У карельской березы, рельефнее проявляются адаптационные механизмы, оптимизирующие

поглощение углекислоты и способствующие выживанию данного подвида в условиях стресса. В период почвенной и атмосферной засухи карельская береза более эффективно по сравнению с березой повислой использовала низкую солнечную радиацию, что выразалось в высокой скорости насыщения световой кривой. Это же обнаружилось и в пасмурные дни при хорошей водообеспеченности. Активное поглощение углекислоты в ранние утренние часы и в пасмурную погоду, особенно в условиях атмосферной засухи, позволяет поддерживать углеродный баланс на приемлемом уровне, и повышает ее конкурентоспособность.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Болодинский В.К.* Исследование зависимости фотосинтеза от интенсивности солнечной радиации, температуры и влажности воздуха у растений карельской березы и березы повислой // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2010. № 2. С. 3–10.
2. *Болодинский В.К., Виликайтис Л.М.* Моделирование световых кривых у берез *Betula pendula* Roth. (P) и *Betula pendula* Roth. f. *carelica* (C) // Математическое моделирование в экологии. Пушкино. 2009. С. 43–44.
3. *Болодинский В.К., Придача В.Б., Позднякова С.В., Виликайтис Л.М.* Исследование газообмена у листьев карельской березы и березы повислой в аномально жаркое лето 2010 г. // Тез. докл. Всерос. симп. «Растение и стресс». М., 2010. С. 66–67.
4. *Заленский О.В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1977. 57 с.
5. *Нархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 382 с.
6. *Мокроносов А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
7. *Повицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск. 2008. 143 с.

#### POSSIBLE ENVIRONMENTAL INFLUENCES ON THE FORMATION OF THE BIRDSEYE ABNORMALITY IN SUGAR MAPLE (*ACER SACCHARUM* MARSH.)

*Bragg, D.C.*

USDA Forest Service, Southern Research Station, P.O. Box 3516 UAM, Monticello, Arkansas, 71656 USA, +01-870-367-3464, dbragg@fs.fed.us

Abstract. Investigations on the birdseye grain abnormality in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) have lately focused on possible associations with environmental conditions. One theory attributes its formation to elevated stand density, suggesting that increased competition for resources triggers birdseye production. This hypothesis has received only mixed support in related research. Recent microanatomical examination of birdseye sugar maple found localized aggregations of bark fibers press into the cambium, thereby damaging the cambial initials and, consequently, altering wood formation. No proximate cause for this phellogenetic origin was given, but elevated levels of the plant hormone ethylene acting upon the cork cambium were suspected. Birdseye formation differs from the physiological response seen in Karelian birch, and may result from xylem growth suppression due to poor nutrient supply following physiological changes in tissue structure. Both birdseye maple and Karelian birch are examples of environmentally triggered metabolic disorders with promise for silviculturally-based propagation.

The birdseye abnormality in sugar maple has puzzled lumbermen and foresters for centuries. The beautiful patterns of this figured grain have long been ornamentally prized—there are records of ancient Romans using figured maple in tables and other prized objects [2, 13]. In North America, early woodworkers often crafted birdseye maple into fine furniture, gunstocks, and other specialty items [12, 21], a tradition that has continued to this day (Figure 1). Currently, many of the best birdseye maple logs harvested from the United States and Canada sell for thousands of dollars *each* and are shipped overseas to Asian and European manufacturers (e.g., [10]). Unfortunately, even with the tremendous commercial interest that birdseye maple has been known to bring, there has not been any conclusive research on the cause(s) of this abnormality.

In recent years, investigations have focused on environmental conditions associated with birdseye sugar maple. A leading theory attributes its formation to elevated stand density, often measured in terms of basal area. A limited study of birdseye maples from the Upper Peninsula of Michigan (U.S.A) compared to nearby unfigured sugar maples of similar diameter and age found the birdseye specimens had local basal areas almost 25 % higher than their paired non-birdseye companions [14]. The authors of this study suggested that increased competition for resources led to elevated stress, which in turn triggered birdseye production. However, subsequent research on birdseye has not supported this competition hypothesis. Bragg et al. [7] expanded the comparison of birdseye versus non-birdseye maples to a much larger sample size over a broader geographic distribution. While the older, generally denser virgin stands of timber in their study had a higher proportion of birdseye maple than nearby managed second-growth, within strata birdseye maples were not found in areas of higher stand density [7].



Figure 1. An example of birdseye maple wood in a finely crafted mantle clock. *Photograph by Bragg D. C.*

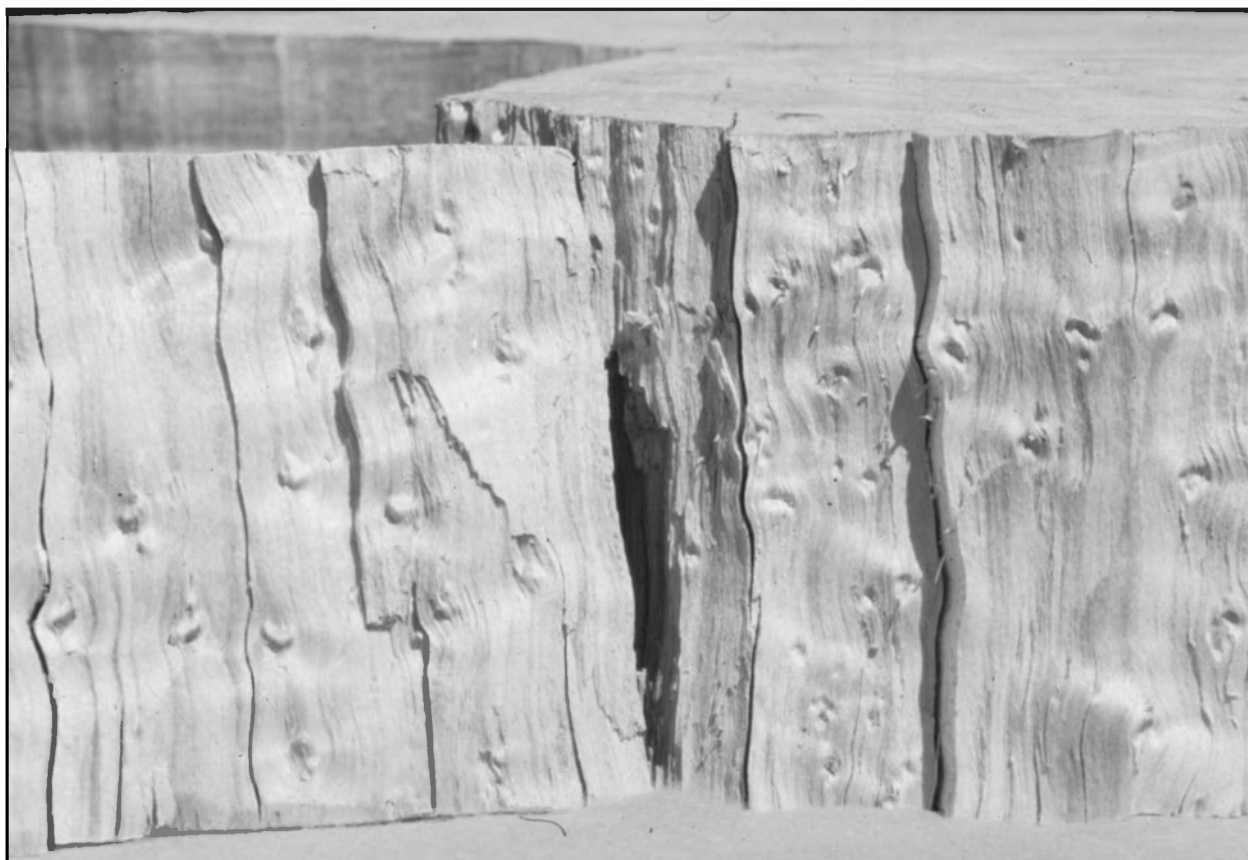


Figure 2. An example of the birdseye maple figured grain showing the localized impacts of bark fibers pressed against the developing cambial initials. *Photograph by Bragg D.C.*

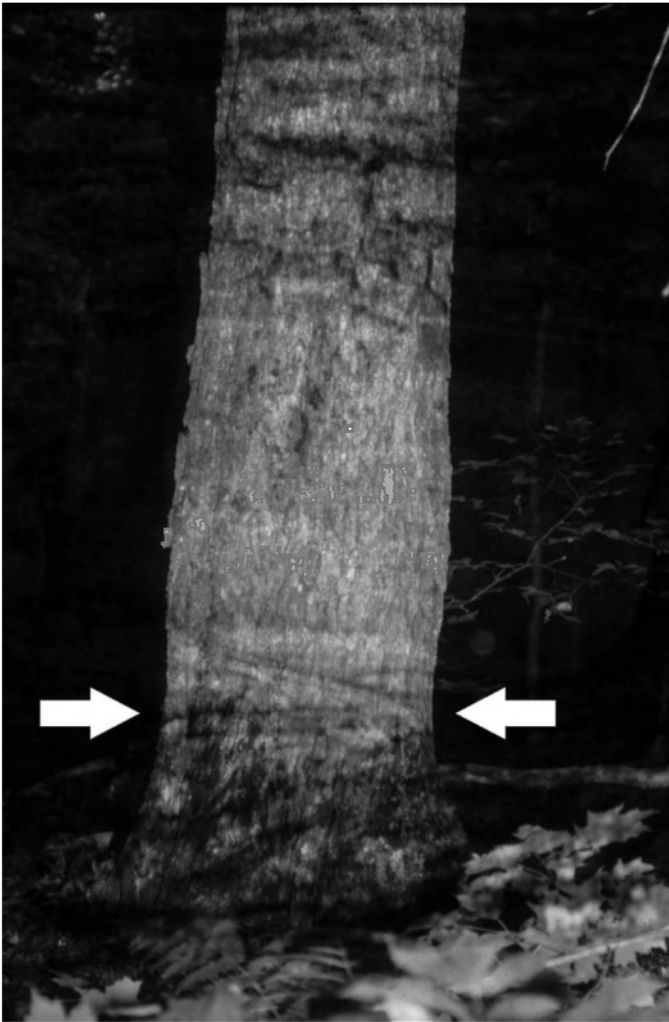


Figure 2. A large birdseye maple photographed in low light conditions to highlight the bole form. Note the constricted base of this tree (arrows), a feature often found with birdseye maples. Photograph by Bragg D.C.

Nevertheless, reports of the sudden termination of birdseye production following changes to stand conditions and the relative abundance of birdseye in old-growth stands still point to environmental link(s). Both Pillow [17] and Constantine [9] noted the abrupt cessation of birdseye following the harvesting of trees adjacent to birdseye maples. Presumably, the removal of these competitors changed the local environment enough to cause the birdseye maples to alter their physiology and cease the continuation of the figured grain. An additional anecdote mentioned a «perfect» log of birdseye maple sold to a mill in northern Michigan. Initially, this specimen produced highly figured veneer, only to abruptly cease less than 5 cm into the peeling of the log [21], indicating that the initiation of birdseye production can also be very rapid. The abundance of birdseye maple in many virgin northern hardwood forests [7, 10, 11, 21] and relative scarcity in managed second-growth [7] also point to environmentally controlled trigger(s) for birdseye production, perhaps mediated by time or ontogeny [4]. Additionally, a field guide to birdseye maple identification in standing timber suggested that birdseye was more abundant in certain locations on the landscape, including hills, upper portions of steep slopes, and locations with thin, dry, and/or rocky soils [8]. However, their phenomenological observation may simply be a consequence of fate—such locations may not have been logged due to access or tree quality issues and thus may better reflect the virgin forest condition, which often contains considerably more birdseye maple than managed stands [7].

Recent microscopic examination of birdseye sugar maple found localized aggregations of bark fibers pressing into the cambium, thereby damaging the cambial initials and, consequently, altering wood formation [18, 19, 20]. No proximate cause for this phellogenetic origin was given, but Rioux et al. [20] suspected that environmentally elevated levels of the plant hormone ethylene acting upon the cork cambium led to the formation of birdseye in sugar maple (Figure 2). The earlier cell differentiation and growth of the bark tissues may force the fibers against the inactive cambial initials, thereby producing a mechanical injury and subsequent physiological response [20]. Alterations to the size and abundance of rays may also affect nutrient transport to these tissues, producing localized areas of wood with decreased lignin in their cells [20]. Even though this injury may prove to be temporary, when it occurs over a multi-year period the reduced xylem growth produces a cumulative decline in radial increment for particular points along the bole and, hence, the characteristic indentations in the grain [4, 20]. The abrupt cessation of the figure further suggests that the influence of these bark fibers is not necessarily permanent and can be deactivated by the tree when conditions permit.

Even though both grain abnormalities arise from disturbances in cambial activity [4, 15, 20], birdseye formation differs in some ways from the physiological response seen in Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hamet-Ahti). Karelian birch develops following the sucrose-induced overgrowth of storage parenchyma cells [16]. Birdseye may result from xylem growth suppression due to poor nutrient supply following changes in tissue structure arising from the pressure of bark fiber

concentrations [20]. Given that birdseye sugar maples can be found on what are considered good quality maple sites well within the natural distribution of the species [7], and has been documented to occur across the range of sugar maple [3], it seems unlikely that site-related macronutrient deficiencies directly lead to the production of birdseye, as found in Karelian birch [16].

Likewise, the occurrence of birdseye in numerous maple species, including a number of Eurasian and North American taxa other than *Acer saccharum*, implies that the physiological changes leading to birdseye production are also associated with conditions that are not limited to specific sites or even genotypes. However, the constricted «Coke-bottle» bole form often (but not always) observed in birdseye maples (Figure 3) is tantalizingly familiar to some of the abnormalities seen in Karelian birch [16] and perhaps suggests a structural limitation to the flow of water, nutrients, and/or photosynthates which may either trigger birdseye formation or reflect a physiological response to the processes involved.

Both birdseye maple and Karelian birch are examples of environmentally triggered metabolic disorders with promise for silviculturally-based propagation. Long-term experimentation has shown the efficacy of figured wood production in Karelian birch (e.g., [15, 16]) and a number of other figured grains (e.g., [1]). No such comparable experiments have been published for birdseye maple, indicating we have much work left to do on the developmental pathways of this grain abnormality. Silvicultural advice to help ensure the continued availability of birdseye maple has been slow in coming (e.g., [5, 6]) but should increase as the relationship between the formation of this figured grain and environmental influences becomes better defined.

#### LITERATURE

1. Beals, H.O. and T.C. Davis. Figure in wood: an illustrated review. Auburn Agricultural Experiment Station, Auburn University, Auburn, AL, USA. 1977. 79 p.
2. Boulger, G.S. Wood. Edward Arnold Publishers, London, UK. 1902.
3. Bragg, D.C. Birdseye sugar maple's geographic range and some implications for management // Northern Journal of Applied Forestry. 1995. 12. P. 86–89.
4. Bragg, D.C. The birdseye figured grain in sugar maple (*Acer saccharum*): literature review, nomenclature, and structural characteristics // Canadian Journal of Forest Research. 1999. 29. P. 1637–1648.
5. Bragg, D.C. Potential contributions of figured wood to the practice of sustainable forestry // Journal of Sustainable Forestry. 2006. 23(3). P. 67–81.
6. Bragg, D.C. Preliminary silvicultural recommendations and an updated annotated bibliography for birdseye sugar maple // In Jacobs, D.F. and C.H. Michler, eds. Proceedings, 16th Central Hardwoods Forest Conference. USDA Forest Service General Technical Report NRS-P-24. 2008. P. 114–129.
7. Bragg, D.C., G.D. Mroz, D.D. Reed, S.G. Shetron, and D.D. Stokke. Relationship between «birdseye» sugar maple (*Acer saccharum*) occurrence and its environment // Canadian Journal of Forest Research. 1997. 27. P. 1182–1191.
8. Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy (CERFO). Field guide for identifying birdseye maple. CERFO, Sainte-Foy, Quebec, Canada. 1996. 29 p.
9. Constantine, A. Know your woods. Home Craftsman Publishing Corporation, New York, NY, USA. 1959.
10. Gagnon, J. Hard maple, hard work. Northern Michigan University Press, Marquette, MI. 1996. 232 p.
11. Hough, F.B. Report on the forest condition and lumber and wood trade of New Hampshire and West Virginia // In Eggleston, N.H. Report on forestry, volume IV—1884. US Government Printing Office, Washington, DC, USA. 1884. P. 348–387.
12. McCabe, C. Figured woods // Early American Life. 2003. 34(2). P. 50–55.
13. Meiggs, R. Trees and timber in the ancient Mediterranean world. Clarendon Press, Oxford, UK. 1982. 553 p.
14. Mroz, G.D., D.D. Reed, and W.E. Frayer. An evaluation of bole form and microsite conditions for birdseye maple growing in the western Upper Peninsula of Michigan // Northern Journal of Applied Forestry. 1990. 7(1). P. 44–45.
15. Novitskaya, L.L. Regeneration of bark and formation of abnormal birch wood // Trees: Structure and Function. 1998. 13. P. 74–79.
16. Novitskaya, L.L. Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities. Petrozavodsk, Russia. 2008. 143 p.
17. Pillow, M.Y. «Bird's eyes» in maple are not due to dormant buds // Hardwood Record. 1930. 68. P. 45–46.
18. Rioux, D. Birdseye maple: a matter of hormones? Branching Out [newsletter of the Laurentian Forestry Centre of the Canadian Forest Service]. 2006. Issue 30. 2 p.
19. Rioux, D., T. Yamada, M. Simard, G. Lessard, F.J. Rheault, and D. Blouin. Anatomy and cytochemistry of birdseye sugar maple [abstract] // Canadian Journal of Plant Pathology. 1999. 21. P. 204–205.



20. Rioux, D., T. Yamada, M. Simard, G. Lessard, F.J. Rheault, and D. Blouin. Contribution to the fine anatomy and histochemistry of birdseye sugar maple // Canadian Journal of Forest Research. 2003. 33. P. 946–958.

21. Sherwood, M.H. From forest to furniture: the romance of wood. W.W. Norton & Company, Inc., New York, NY, USA. 1936. 284 p.

## PLANT GROWTH REGULATORS CIRCON AFFECTS PLANT RESPONSES TO ENVIRONMENTAL FACTORS

*Budykina N.P., Titov A.F.*

Institution Russian Academy of Sciences Institute of Biology Karelian Scientific Center. E-mail: timeiko@krc.karelia.ru

**Abstract.** The effect a new plant growth regulator on the natural mineral circon on potato and cauliflower plants was studied under the climatic conditions of Karelia. It was shown that the preparation stimulated the growth and development of plants and increased their productivity under low temperatures and deficit and excess water stresses: it manifested antistress and fungicidal activities.

## МОДИФИКАЦИЯ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ДЕЙСТВИЕ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ С ПОМОЩЬЮ СИНТЕТИЧЕСКОГО РЕГУЛЯТОРА РОСТА – ЦИРКОНА

*Будыкина Н.П., Титов А.Ф.*

Учреждение Российской Академии наук Институт биологии Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия. Тел(8142)762712. E-mail: timeiko@krc.karelia.ru

Интенсификация растениеводства в северных регионах нашей страны предполагает регулирование процессов роста и развития растений, а также улучшение их адаптивных возможностей с целью обеспечения стабильных урожаев при неблагоприятных условиях внешней среды. К настоящему времени накоплен значительный объем данных о повышении устойчивости растений с помощью синтетических аналогов фитогормонов, а также соединений не гормональной природы [3, 6, 14–16, 18]. В последние годы к вновь синтезируемым препаратам добавилось требование повышения уровня их экологической безопасности и необходимость разработки энергосберегающих технологий их производства и применения. Исходя из этих требований, уже получен ряд новых синтетических регуляторов на природной основе [13, 17], – безвредных, экологически безопасных и высокоэффективных при низких нормах их расхода (5 – 50 мг/га). Один из них – препарат циркон [11], зарегистрирован Госхимкомиссией и внесен в Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории РФ. Его действующим веществом является смесь природных гидроксикоричных кислот (ГКК) и их производных, выделенных из лекарственного растения эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea* (L.) Moench.).

Биологическая активность циркона в значительной степени обусловлена антиоксидантными свойствами, характерными для фенольных соединений [9]. Согласно литературным данным [2, 4, 5, 12, 19], циркон активизирует процессы синтеза хлорофилла, рост и ризогенез растений, компенсирует дефицит природных регуляторов роста, повышает устойчивость растений к биотическим и абиотическим факторам среды, выполняет функции индуктора цветения растений. Однако, несмотря на выявление этих важных свойств у препарата, требуются более детальные исследования его действия на растения в конкретных почвенно-климатических условиях.

Исходя из этого, целью наших исследований являлось изучение возможности модификации с помощью циркона реакции растений на действие неблагоприятных факторов внешней среды, характерных для условий Карелии.

Исследования проводили на картофеле (сорт Петербургский) и на цветной капусте МОБИР - 74 на Агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН (расположенной в пригороде г. Петрозаводска), путем постановки мелкоделяночных опытов.

Почва участка дерново-подзолистая, среднесуглинистая с содержанием гумуса 2,3–3,0 %, подвижных форм фосфора 16 и калия 18 мг/100 г почвы, соответственно, рН 6,4. Дозы удобрений выбраны, исходя из средних рекомендуемых доз, с учетом специфики культуры и плодородия почвы. Повторность в опыте 4-кратная, расположение делянок рендомизированное, площадь учетной делянки 10 м<sup>2</sup>.

Посадку картофеля и цветной капусты проводили по схеме: междурядья 70 см, в ряду между растениями 30 см. Капусту выращивали рассадным методом. При этом соблюдали общепринятую для северо-западного региона агротехнику возделывания культур, хотя метеорологические условия в годы проведения исследований (2005–2007 гг.) не всегда соответствовали требованиям этих культур. В ходе исследований определяли следующие показатели: на картофеле – высоту растения, число стеблей в кусте, число и массу клубней в кусте (стандартных и не стандартных), устойчивость к фитофторе (*Phytophthora infestans* de Bary); на капусте – выход стандартной рассады и биометрические показатели рассады, холодоустойчивость, продолжительность фаз развития, дружность созревания, урожайность, пораженность килой (возбудитель *Plasmiodiophora brassicae* Wogl.). Статистическую обработку полученных данных проводили по Б.А. Доспехову [7].

Полевые испытания препарата циркон на картофеле и цветной капусте показали, что при обработке семенного материала его водным раствором наблюдается защитно-стимулирующий эффект. Так, допосевная обработка клубней мелкодисперсным опрыскиванием раствором препарата стимулировала пробуждение покоящихся почек (глазков), в результате чего увеличилось число ростков на клубне. Наблюдаемая активизация ростовых процессов в клубне в начале развития растений ускорила в условиях холодного, дождливого мая – июня на 3–4 дня появление всходов и наступление последующих фаз развития, на 59 % увеличила количество стеблей в кусте, что говорит о том, что препарат обладает отчетливо выраженным термопротекторным действием. Анализ продуктивности растений картофеля показал, что циркон при предпосевной обработке обеспечивал в сравнении с контролем достоверное повышение урожая: при предварительной (по кустовой) уборке на 26 % и на 23 % при сплошной уборке. При этом в клубнях на 1,5 % возросло содержание крахмала (табл. 1).

Таблица 1. Влияние циркона на урожайность картофеля сорта Петербургский

Вариант (фенофаза растений в момент обработки растений)	Число клубней, шт./куст		Масса клубней, г/куст		Урожайность, кг/10 м <sup>2</sup>	Крахмал, %
	стандартные	нестандартные	стандартные	нестандартные		
Контроль (обработка водой)	8,0 ± 0,2	3,3 ± 0,1	378 ± 30	90 ± 5	23,5 ± 1,7	10,2
Циркон, обработка клубней	11,4 ± 0,3*	5,2 ± 0,2*	475 ± 41*	150 ± 9*	28,9 ± 2,0*	11,7
Циркон, перед началом бутонизации	9,6 ± 0,2*	3,5 ± 0,2	472 ± 41*	115 ± 5*	32,3 ± 2,1*	11,9
Циркон, в ходе цветения	8,6 ± 0,2	4,0 ± 0,3*	408 ± 28	89 ± 6	26,3 ± 1,9	10,5
Циркон, перед началом бутонизации + в ходе цветения	9,1 ± 0,3*	3,9 ± 0,2*	476 ± 37*	106 ± 7	30,7 ± 1,8*	11,6

\* - Здесь и в табл. 2 и 4 различия с контролем достоверны при P < 0,05

Применение препарата в начале фазы бутонизации (высота куста 30–35 см), по нашим наблюдениям, вызывало вторичное ветвление стеблей, что, в свою очередь, способствовало увеличению ассимиляционной поверхности растений. Известно [8], что именно в этот период (IV этап органогенеза) в пазухах прицветников формируются бугорки лопастей соцветия, и начинается рост столонов. По-видимому, под влиянием циркона в условиях холодной и переувлажненной почвы столоны формировались и начинали расти раньше, чем у контрольных растений. Подтверждением этому являются данные по урожайности (табл. 1). При использовании циркона число стандартных клубней увеличилось на 20 %, а их масса – на 25 %. Количество нестандартных клубней было близко к контролю, но их масса возросла на 28 %. В целом урожайность при окончательной уборке клубней повысилась на 37 %. В вариантах с обработкой растений цирконом в фазе цветения и 2-кратно (в начале фазы бутонизации и в ходе цветения) прибавка урожая клубней составила, соответственно, 12 и 31 %.

При опрыскивании растений картофеля цирконом отмечено уменьшение степени поражения растений фитофторозом. Наибольший эффект оказала двойная обработка растений. Так, при первом

учете (10 августа) растений с признаками фитофторы в этом варианте не было, тогда как контрольный массив растений был поражен на 15 %. При повторном учете (23 августа) ботва в контроле была поражена уже на 30 %, а в варианте с 2-кратной обработкой отмечены лишь единичные пятна (обусловленные заболеванием) на нижних листьях у 30 % растений.

Таким образом, проведенные на картофеле испытания циркона показали, что в неблагоприятных условиях (низкие температуры и избыточное увлажнение почвы в начале вегетации растений и переувлажнение почвы в период созревания клубней) препарат ускоряет и усиливает прорастание клубней, а также и наступление последующих фаз развития, стимулирует рост побегов и повышает урожайность. При этом степень его влияния на количество и массу клубней зависит от выбранной дозы, срока и кратности обработок. Более того, в условиях благоприятных для развития фитофтороза (повышенная влажность и низкие температуры) циркон снижает поражение ботвы этим заболеванием.

Полученные на картофеле результаты по рострегулирующей и антистрессовой активности циркона были подтверждены и в опытах с цветной капустой. Предпосевное 6-часовое замачивание семян в водном растворе циркона ускоряло прорастание и рост сеянцев, исключало их поражение «черной ножкой» (*Rhizoctonia adersholdii kolosch*). Еще более эффективной была 2-кратная обработка, существенно повышавшая качество рассады. При этом сырая масса надземной части рассады увеличилась на 35 %, корней на 38 % (табл. 2), количество растений с «черной ножкой» снижалось до 0,5 % (в контроле 10 %), недоразвитых в 1,8 раза и с искривленным стеблем в 1,5 раза. В итоге выход стандартной рассады с хорошо сформированной корневой системой возрос на 29 % (табл. 3).

Таблица 2. Влияние циркона на ростовые показатели цветной капусты **МОВИР – 74** (перед высадкой в открытый грунт)

Варианты	Высота растений, см	Сырая масса, г/растение		Число листьев, шт./растение
		надземная часть	корни	
Контроль (обработка водой)	13,0 ± 1,2	12,4 ± 0,9	3,4 ± 0,2	3,8 ± 0,3
Циркон, обработка семян	12,0 ± 0,8	15,8 ± 1,5*	4,3 ± 0,3*	4,5 ± 0,3*
Циркон, обработка семян + опрыскивание рассады	14,0 ± 1,0	16,7 ± 1,0*	4,7 ± 0,7*	4,6 ± 0,2*

При действии пониженных температур воздуха и почвы и дефицита почвенной влаги на растения цветной капусты в полевых опытах циркон снижал видимые проявления воздействия неблагоприятных факторов среды и существенно повышал приживаемость рассады (100 % против 83 % в контроле).

Наблюдения показали, что растения в вариантах с применением циркона с самого начала вегетации выделялись более активным ростом и развитием. В результате этого уборка головок товарной продукции начиналась на 2–5 дней раньше, а период уборки сократился в 1,2–1,6 раза по сравнению с контролем. Валовая продукция головок в вариантах с цирконом составила в первом сборе 106–123 %, самого большого одноразового сбора 109–139 %, за весь период вегетации 104–140 % (табл. 4). Наибольший эффект получен в варианте с 3-кратной обработкой (семян, рассады в фазе 2–3-х настоящих листьев и вегетирующих растений через 7 сут. после посадки).

Таблица 3. Влияние циркона на выход рассады цветной капусты **МОВИР – 74** (в % от общего количества)

Вариант	Стандартная	Недоразвитая	Переросшая	«Черная ножка»	С искривленным стеблем
Контроль (обработка водой)	63	10	5	10	13
Циркон, обработка семян	80	7	5	0,3	8
Циркон, обработка семян + опрыскивание рассады	81	5	5	0,5	8

Следует отметить, что циркон при всех способах применения стимулировал рост головок. Так, средняя масса головки при валовом сборе по вариантам составила: обработка семян – 387 ± 29

г, обработка семян + опрыскивание рассады –  $439 \pm 36$  г, обработка семян + опрыскивание рассады и вегетирующих растений –  $488 \pm 33$  г, в контрольном варианте  $354 \pm 24$  г. Важно, что препарат не сокращал сроки, в течение которых головка сохраняла товарные качества: независимо от варианта максимальная продолжительность сохранения товарных качеств головок цветной капусты МОБИР - 74 составляла 5 сут.

Таблица 4. Влияние циркона на урожайность цветной капусты МОБИР - 74 (в % к контролю)

Вариант	Первый сбор	Наибольший однократный сбор	Последний сбор	Валовой сбор	Урожайность в весенне-летней культуре, кг/100 м <sup>2</sup>
Контроль (обработка водой)	100	100	100	100	$159 \pm 13$
Циркон, обработка семян	106	109	96	104	$165 \pm 10$
Циркон, обработка семян + опрыскивание рассады	110	124	84	124	$197 \pm 15^*$
Циркон, обработка семян + опрыскивание рассады + опрыскивание вегетирующих растений	123	139	78	140	$222 \pm 15^*$

Следует обратить внимание и на то, что в период уборки в опытных вариантах не было растений, пораженных килой (возбудитель *Plasmiodiophora brassicae* Wor.), в то время как в контроле в разной степени болело 11 % растений.

Таким образом, опыты на цветной капусте подтвердили способность циркона модифицировать реакцию растений на действие стрессоров разной природы (низкие температуры, дефицит или избыток почвенной влаги, различные фитопатогены).

В целом наши и литературные данные [1, 6, 10, 12, 18] свидетельствуют о полифункциональном действии препарата циркон на растения картофеля и цветной капусты: препарат способен одновременно активизировать рост и развитие, повышать устойчивость и урожайность культур в неблагоприятных условиях выращивания, усиливать иммунитет растений и оказывать выраженный защитный эффект против различных фитопатогенов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Барчукова А.Я. Циркон – стимулятор продуктивности овощных культур // Тез. докл. науч – практ. конф. «Применение препарата циркон в производстве сельскохозяйственной продукции». М., 2004. С. 16.
2. Белоухов С.Л., Малеванная Н.Н. Применение циркона для обработки посевов льна-долгунца. // Плодородие. 2004. № 2. С. 33–35.
3. Будикина Н.Н., Дроздов С.И., Курец В.К., Прусакова Л.Л. Комплексное использование фиторегуляторов на томате в весенне-летнем обороте. // Агрехимия. 1997. № 8. С. 52–55.
4. Воронина Л.П., Малеванная Н.Н. Продолжительность обработки семян редиса, огурца, овса препаратом циркон в различной концентрации // Тез. докл. науч.-практ. конф. «Применение препарата циркон в производстве сельскохозяйственной продукции». М., 2004. С. 12–13.
5. Воронина Л.П., Малеванная Н.Н. Продолжительность обработки семян редиса, огурца, овса препаратом циркон в различной концентрации // Докл. РАСХ. 2003. № 5. С.13–15.
6. Деева В.П. Ретарданты – регуляторы роста растений. Минск: Наука и техника, 1980. 173 с.
7. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Колос, 1973. 336 с.
8. Ершова В.Л., Долготер В.И., Лебедева Т.Ю., Василенко Е.С., Олехнович Л.С. Применение регуляторов роста в сельскохозяйственном производстве. М.: Агропромиздат. 1985. 55 с.
9. Запруднов М.Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 1993. 272 с.
10. Карпушин А.Н., Хроменко В.В. Влияние иммуностимулятора циркона на укоренение зеленых черенков подвоев плодовых, ягодных и декоративных культур // Плодоводство и ягодоводство России. 2003. Т. X. С. 157–162.
11. Малеванная Н.Н. Заявка на патент РФ. № 24103040/15 (003334) от 16.02.2005.
12. Малеванная Н.Н. Препарат циркон – иммуномодулятор нового типа. // Тез. докл. научн. – практ. конф. «Применение препарата циркон в производстве сельскохозяйственной продукции». М. 2004. С. 17–20.

13. Малеванная И.И., Пермитина Г.В. Некоммерческое научно-производственное партнерство «Нэст М» предлагает: Регуляторы роста растений на природной основе с использованием последних достижений Российской науки // Гавриш. 2005. № 1. С. 19–22.

14. Муромцев Г.С., Чкашков Д.И., Кулаева О.И., Гамбург К.З. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений. М.: Агропромиздат, 1987. 383 с.

15. Никель Д.Дж. Регуляторы роста растений. Применение в сельском хозяйстве. М.: Колос, 1978. 192 с.

16. Прусакова Л.Л. Применение смесей хлорхолинхлорида с дигидрелом для повышения устойчивости к полеганию урожая озимой пшеницы // Физиология растений. 1983. С. 609–615.

17. Прусакова Л.Л., Малеванная И.И., Белоухов С.Л., Вакуленко В.В. Регуляторы роста растений с антистрессовыми и иммунопротекторными свойствами // Агрехимия. 2005. № 1. С. 76–86.

18. Регуляция роста, развития и продуктивности растений. // Мат. III-ой Междунар. научн. конф. Минск, 2003. 266 с.

19. Сучкова Е.В. Продуктивность и адаптационная способность к засухе разных сортов пшеницы при обработке цирконом // Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ВНИИА, 2005. 21 с.

## THE FORMATION AND FEATURES OF POPULATIONS OF TREE-LIKE JUNIPERUS COMMUNIS L.

*Burlakov P.S., Drovkina S.I.*

Institute of ecological problems in the North (IEPN Ub RAS), Archangelsk, Sev. Dvina Nab., 23, tel. (8182) 211559, E-mail: asmat21@mail.ru

Abstract. Populations of tree-like forms of *Juniperus communis* L. in the European North of Russia are researched. The mechanism of formation of this tree form related mainly with light flux. Because juniper is intolerant of heavy shade, this form can survive only in open habitats, colonizing, mainly, abandoned roads, old fields and clearings. The maximum size of some individuals reaches a height of 9 m, with diameter up to 24 cm, and average age – approximately 100 years (estimating the age of juniper can be difficult because of eccentric stems, which also can contain rot). Only one individual of tree-like juniper was found with age, more than 220 years (height – 8,5 m, diameter – 11 cm). Also, the limiting factor on growth and development of tree-like junipers is the human impact.

## МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВОВИДНОЙ ФОРМЫ *JUNIPERUS COMMUNIS* L.

*Бурлаков П.С., Дровкина С.И.*

Институт экологических проблем Севера УрО РАН, г. Архангельск, наб. Северной Двины 23, тел. (8182) 211559, E-mail: asmat21@mail.ru

*Juniperus communis* L. – вечнозеленый кустарник высотой 1–3 м, который является самым распространенным таксоном среди *Gymnospermae* в Голарктике и типичным представителем семейства *Cupressaceae* в циркумбореальной зоне северного полушария и относится к борсальной широтной и евразийско-американской долготной географической группе. Особенностью данного вида является возможность образовывать древовидные формы, достигающие высоты 12 м и более. Данные биоморфы, хотя и встречаются редко, но характерны для всей территории ареала распространения вида *Juniperus communis* L., однако механизмам формирования этого явления уделено недостаточное внимание. В настоящей работе рассматриваются причины формирования древовидной формы можжевельника обыкновенного и особенности данных популяций.

Подобные местопроизрастания древовидной формы отмечались в ряде работ [1, 2, 6, 7]. И.А. Перфильев в начале XX века обнаружил в бассейне р. Вага можжевельники высотой до 7,5 м и до 15,5 см в диаметре [4]. В Поонежье, при лесоустройстве территории Федовского лесничества Плещецкого лесхоза 1999 г. (квартал № 7; выдел № 8), были отмечены отдельные деревья можжевельника, высота которых достигала 11–12 м. В национальном парке «Русский Север» (Вологодская область) выявлены можжевельники высотой 15–16 м, при диаметре 22–23 см [2]. В Швеции самый высокий



можжевельник достигает высоты 18,5 м (произрастает у озера Gluren в провинции Эстергётланд, а в провинции Нерке зафиксирован можжевельник с диаметром около 90 см [8]). В Великобритании древовидные формы встречаются обычно до 5 м, но отмечены экземпляры высотой до 17 м. В начале XX века в Великобритании находили пни можжевельников с диаметром до 64 см [7].

Нашими исследованиями 2005–2010 гг. в Среднем Подвине (средняя подзона тайги, Европейский Север России, бассейн среднего течения р. Сев. Двина) были обнаружены популяции и отдельные экземпляры древовидной формы можжевельника (рис.). Детально были изучены 3 ключевых участка: Пянда, Усолка и Монастырек. Замер диаметра проводили на высоте 50 см. При отборе кернов древесины использовали возрастную буров Haglof. В ряде случаев у сухостойных можжевельников делали спилы. Определение возраста проводили в программе Измеритель 2.2 (авторы А.Л. Мосеев, А.М. Антонов). Биометрические показатели отдельных экземпляров древовидной формы можжевельника на ключевых участках Среднего Подвинья представлены в таблице 1.

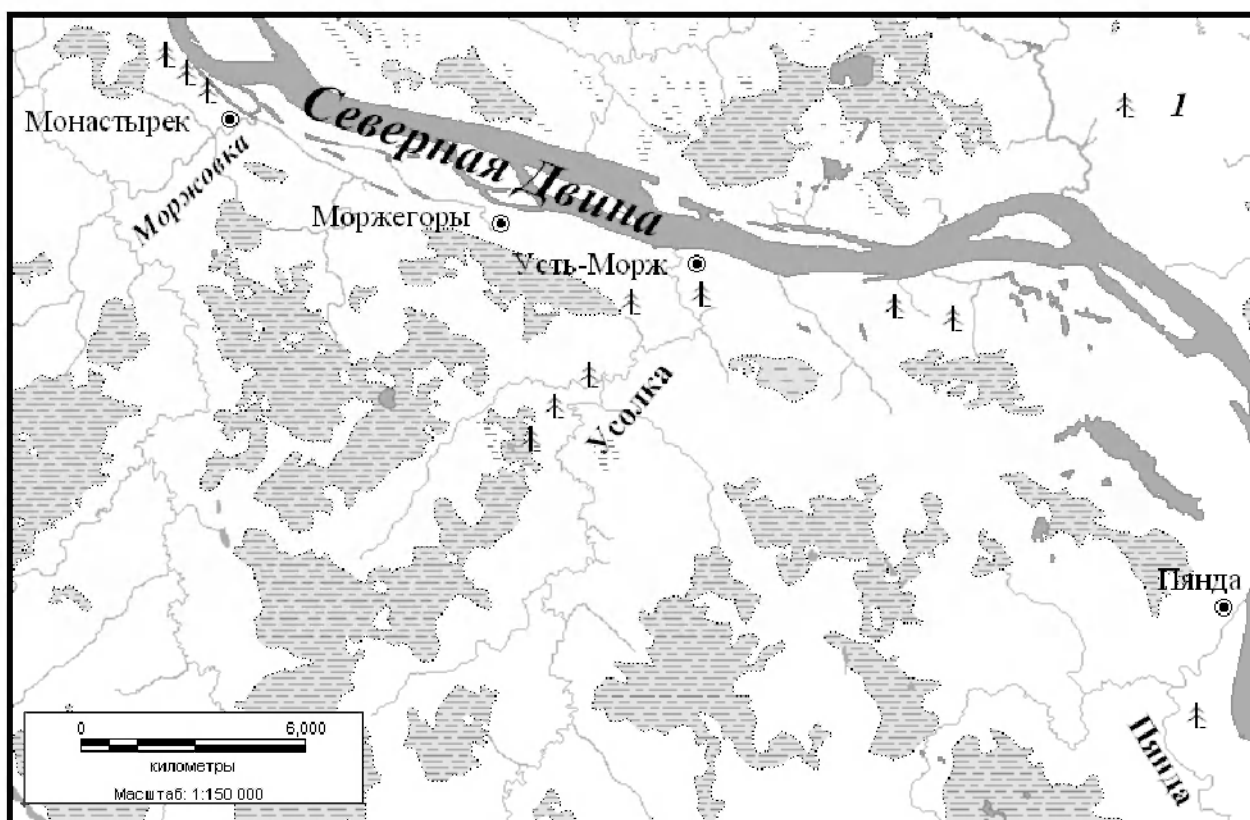


Рисунок. Участки местопроизрастаний (1) древовидной формы *Juniperus communis* L. на территории Среднего Подвинья.

На территории Среднего Подвинья древовидные можжевельники произрастают обособленными популяциями, либо отдельными экземплярами в составе среднетаежных ельников сложного состава (*Piceeta parviherboso-hylocomiosa* (ассоциация *Eu-Picetum dryopteridetosum*, *Melico-Piceetum*) – чернично-мелкопапоротниковых, мелкотравно-мелкопапоротниковых типов с доминированием бореальных трав и ельников высокотравных (*Piceeta magnoherbosa* (ассоциация *Aconito-Piceetum*)), часто с примесью *Abies sibirica* Ledeb. (бассейн рек Пянда и Усолка). Древовидные биоморфы здесь произрастают, как правило, в геоэктонных зонах (склоновые местообитания и опушки), что связано, в первую очередь, с характером освещения.

Также данная форма можжевельника характерна для территорий, пройденных вырубками, однако при возобновлении основных лесобразующих пород происходит его постепенное усыхание. Данный процесс отмечен нами на всех исследованных ключевых участках, где можжевельник про-

израстает под пологом лесообразующих пород. Так, например, на участке Усолка (район Еремсевского болота) можжевельники произрастают на месте вырубki в березняке высокотравном (*Betuleta magnoherbosa*). Средние биометрические показатели можжевельников здесь составляют: возраст – около 70 лет, высота – 4,5 м, диаметр – 8 см, при этом возраст возобновившейся березы около 60 лет. В настоящее время даже под пологом березы происходит усыхание и отпад древовидных можжевельников. Это свидетельствует о наличии прямой системной связи между успешным произрастанием древовидной формы и характером освещения. Еще один характерный тип местообитания древовидного можжевельника – заброшенные дороги и сельскохозяйственные поля и угодья. Лимитирующий фактор развития и длительного существования здесь древовидных форм обусловлен, преимущественно, антропогенным воздействием.

Таблица 1. Биометрические показатели древовидных экземпляров *Juniperus communis* L.

Участок	Высота, м	Диаметр, см	Возраст, лет
Пянда	4,2	9,0	80
Усолка	8,5	11,0	Более 220
	5,0	24,0	100
	6,0	10,0	100
Монастырек	5,0	14,0	90
	4,0	7,5	90
	5,2	6,5	100
	5,3	10,0	100
	9,0	9,5	110

прямая либо слегка изогнутая в виде латинской буквы L, причем последняя наиболее характерна для склоновых биотопов. В ряде случаев, при повреждении центрального побега, происходит развитие многовершинности с образованием многоствольной формы в виде куста. Высота таких экземпляров достигает 5 м при диаметре до 10 см. Очевидно, этот процесс связан с нарушением гормонального баланса материнского растения, вследствие снятия апикального доминирования из-за механического повреждения центрального побега. В большинстве случаев древовидные можжевельники представлены особями семенного происхождения. Однако на участке Монастырек были обнаружены древовидные формы вегетативного происхождения, высота которых достигала 4 м, диаметр – до 9 см, возраст – от 50 до 80 лет. Показатели основного центрального побега: высота 5 м, диаметр – 14 см, возраст – около 90 лет. Данный экземпляр представляет собой большую куртину вкупе с кустарниковой формой можжевельника и образует гигантский клон с одинаковым генотипом. Отметим, что генетических различий в ДНК маркерах между кустарниковой и древовидной формами не выявлено. [5]

Несмотря на то, что можжевельник отличается нетребовательностью к почвенным условиям, он лучше развивается на богатых почвах. Ранее нами было исследовано содержание усвояемых форм фосфора и калия в ельниках сложного состава с примесью пихты сибирской на участке Усолка, где в составе подлеска встречаются древовидные формы можжевельника [3]. Результаты показали значительно более высокое содержание данных макроэлементов в вышеперечисленных биотопах по сравнению с плакорными ельниками черничными (*Piceeta fruticulosо-hylocomiosa* (ассоциация *Ел-Рiceetum myrtilletosum*)), где можжевельник представлен кустарниковой формой. Это характерно и для местопроизрастаний древовидного можжевельника на заброшенных сельскохозяйственных угодьях, которые считаются одними из самых продуктивных биотопов в северной и средней подзонах тайги, обеспечивающих рост основных лесообразующих пород по I-III классам бонитета.

Таблица 2. Сравнительная характеристика биометрических показателей Средневинской и Онежской популяций

Популяции	Показатели					
	Высота, м		Диаметр, см		Возраст, лет	
	средняя	Max	средний	Max	средний	Max
Среднего Подвинья	5,7	9,0	11,6	24,0	108	Более 220
Онежская	7,6	13,3	10,0	23,0	94	156

Форма кроны древовидного можжевельника сильно варьирует и связана, в первую очередь, с условиями освещения. Наиболее часто встречаются экземпляры с узкопирамидальной формой крон, которые произрастают либо на опушках, либо на открытых участках заброшенных полей и дорог. В условиях сильного затенения определить форму кроны довольно сложно, что связано с постепенным усыханием и отмиранием можжевельника.

Преобладают одноствольные пряморастущие особи. Форма ствола, преимущественно, прямая либо слегка изогнутая в виде латинской буквы L, причем последняя наиболее характерна для склоновых биотопов. В ряде случаев, при повреждении центрального побега, происходит развитие многовершинности с образованием многоствольной формы в виде куста. Высота таких экземпляров достигает 5 м при диаметре до 10 см. Очевидно, этот процесс связан с нарушением гормонального баланса материнского растения, вследствие снятия апикального доминирования из-за механического повреждения центрального побега. В большинстве случаев древовидные можжевельники представлены особями семенного происхождения. Однако на участке Монастырек были обнаружены древовидные формы вегетативного происхождения, высота которых достигала 4 м, диаметр – до 9 см, возраст – от 50 до 80 лет. Показатели основного центрального побега: высота 5 м, диаметр – 14 см, возраст – около 90 лет. Данный экземпляр представляет собой большую куртину вкупе с кустарниковой формой можжевельника и образует гигантский клон с одинаковым генотипом. Отметим, что генетических различий в ДНК маркерах между кустарниковой и древовидной формами не выявлено. [5]

В связи с практически полным отсутствием материалов по древовидному можжевельнику, будет интересно сравнить популяции Среднего Подвинья и Онежской, опубликованной в работе [1]. Биометрические показатели и особен-

ности произрастания древовидного можжевельника на территории Среднего Подвинья в общих чертах схожи с популяцией Поонежья, хотя и уступают последней по высоте (табл. 2).

Отметим, что освещенность также является одним из ключевых факторов формирования узорчатой древесины у карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merckl.) Hamet-Ahti), которую можно рассматривать как биоморфу основного вида березы повислой (*Betula pendula* Roth). Однако локализация карельской березы только в пределах Фенноскандии позволяет судить о том, что механизм образования данных структурных аномалий проводящих тканей также связан с произрастанием на карликовых и маломощных подзолистых почвах, формирующихся на Балтийском щите. Очевидно, что формирование данных структурных аномалий определяет комплекс взаимосвязанных факторов, среди которых главное место занимают освещенность, маломощные почвы, особенности химического состава подстилающих горных пород, уровень и соотношение отдельных групп фитогормонов. Как и древовидная форма можжевельника, распространение карельской березы носит прерывистый характер в виде дизъюнктивных популяций или отдельных деревьев.

Исследования показали, что на условия формирования и длительного произрастания древовидной формы *Juniperus communis* L. оказывают влияние два основных фактора: освещенность и содержание элементов минерального питания в почве. Вследствие узкого экологического диапазона, биотопы, в которых встречается данная форма, представлены только хорошо освещенными участками. Таким образом, древовидную форму можжевельника можно считать строгим гелиофитом, так как под пологом она не выдерживает конкуренции, постепенно усыхает и отмирает.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Барзут О.С., Сурсо М.В. Древовидный можжевельник на Европейском Севере России // Лесной журнал. 2010. № 2. С. 30–37.
2. Березина И.А., Воронцова Е.М. Древовидные формы можжевельника (*Juniperus communis* L.) на торфяных болотах национального парка «Русский север» (Вологодская область) // Матер. междунар. симп. «Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана». Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2006. С. 42–48.
3. Бурлаков И.С., Хмара К.А., Беляев В.В. Особенности популяции пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. на северо-западной границе ареала (р. Усолка, бассейн р. Северной Двины) // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. 2009. № 2. С. 51–57.
4. Кашин В.И. И.А. Перфильев – исследователь северных лесов // Матер. междунар. науч. конф. «Растительный покров Севера в условиях интенсивного природопользования». Девятое Перфильевское чтение. Архангельск, РГО РАН. 1997. С. 3–9.
5. Adams R.P., Pandey R.N. Analysis of *Juniperus communis* and its varieties based on DNA fingerprinting // Biochemical Systematics and Ecology. 2003. Vol. 31. P. 1271–1278.
6. Beikircher B., Mayr S. The hydraulic architecture of *Juniperus communis* L. ssp. *communis*: shrubs and trees compared // Plant, Cell and Environment. 2008. Vol. 31. P. 1545–1556.
7. Thomas P.A., El-Barghathi M., Polwart A. Biological flora of the British Isles: *Juniperus communis* L. // Journal of Ecology. 2007. Vol. 95. P. 1404–1440.
8. [http://www.conifers.org/cu/Juniperus\\_communis.php](http://www.conifers.org/cu/Juniperus_communis.php)

#### CONTENTS OF SOLUBLE SUGARS AND COLD RESISTANCE OF TRANSGENIC RAPESEED PLANTS WITH OF THE COLD-REGULATED OSMYB4 TRANSCRIPTION FACTOR

*Burmistrova N.A.<sup>1</sup>, Goma A. M.<sup>2</sup>, Raldugina G.N.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia. Tel. 8499-231-83-71. E-mail [na\\_burmistrova@ippras.ru](mailto:na_burmistrova@ippras.ru)  
<sup>2</sup> Peoples Friendship University of Russia, Moscow, Russia

**Abstract.** We studied the dynamics accumulation soluble sugars and proline during adaptation transgenic rapeseed plants (*Brassica napus* L. variety *Westar*) with gene transcription factor protein OsMyb4 from rice and non-transgenic plants. The plants were grown in hydroponics culture. Part plants was grown for 5 days at +4°C and then returned to +24°C. The others were grown at +24°C. Before the

start of the experiment sugars and proline in transgenic and non-transgenic plants were about equal. The sugar content in transgenic plants was significantly lower than in non-transformed, but there was a lot more proline in transgenic plants. The content of sugars and proline returned to normal in all lines after 4 days of transferred plants to +24°C. According to the results of experiments suggests that the kind of protein content for expressing transgenic plants OSMYB4 inhibited expression coding sugars metabolism genes and may be intensified genes coding proline synthesis.

## СОДЕРЖАНИЕ РАСТВОРИМЫХ САХАРОВ И ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ РАПСА СО ВСТРОЕННЫМ ГЕНОМ OSMYB4

Бурмистрова Н.А.<sup>1</sup>, Гомаа А.<sup>2</sup>, Радугина Г.Н.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия. Тел. 8499-231-83-71. E-mail na\_burmistrova@ippras.ru

<sup>2</sup> Российский университет дружбы народов, Москва

**Введение.** Холодовой стресс – один из природных стрессов, с которыми растения сталкиваются на протяжении своего существования. Известно, что часть видов растений без видимых изменений может приспособиться к пониженным температурам и при возвращении в благоприятные условия продолжает свое развитие. Другие же в аналогичных условиях прекращают свой рост и погибают. В данной работе предпринята попытка понять механизм устойчивости, для чего были использованы трансгенные растения рапса с промотором, активирующимся при понижении температуры.

Под воздействием холода в период вегетации в растениях резко тормозится интенсивность процессов роста и созревания, цветения и завязывания плодов. На клеточном уровне под действием холода в растениях происходит замедление или остановка метаболических и транспортных процессов, фотосинтеза, дыхания, транспирации, изменение вязкости цитозоля и эластичности мембран и др. Защищаясь от разрушительного действия холода, при понижении температуры в растениях происходит накопление криопротектантов. Они предотвращают нарушения метаболических процессов, структурной и функциональной целостности мембран и других клеточных структур кристаллами льда, образующегося при замерзании воды. Криопротектантами могут являться сахара (глюкоза, фруктоза, сахароза, трегалоза), аминокислоты (пролин, аланин, глицин), сахароспирты (маннит, сорбит, инозит), глицин-бетаин, глицерин, ДМСО и другие органические и неорганические соединения [9].

Холод действует на растения непосредственно, ингибируя метаболические реакции, и косвенно через индуцируемые холодом осмотический, а также окислительный и другие стрессы. Однако, если растения предварительно адаптированы под воздействием низких положительных температур, то они приобретают устойчивость к низким температурам за счёт образования соединений, которые уменьшают водный потенциал клеток, защищают ферменты от инактивации и поддерживают структурную целостность белка. Устойчивость растений к пониженным температурам может повышаться за счёт перепрограммирования метаболизма и экспрессии генов, контролирующих синтез соединений, которые в высоких концентрациях не ингибируют метаболизм клетки [15, 17].

Сахара выполняют в клетке многие функции: первыми синтезируются в процессе фотосинтеза, затем транспортируются из листа в другие органы растения, превращаются в различные органические соединения или откладываются в запас. Сахара являются природными криопротекторами, накапливаясь в тканях растений особенно осенью, предохраняют клетки от возможных разрушений, в холодный период: повышают водоудерживающую способность цитоплазмы и осмотическое давление, снижая температуру замерзания цитозоля, защищают ферменты от инактивации, поддерживая структурную целостность белка, и могут быстро метаболизироваться растением при возвращении в комфортные условия роста [8, 1, 6]. Похожую роль в растениях может играть также аминокислота пролин, которая, как известно, накапливается в высших растениях в ответ на экологические стрессы и, играя роль осмолита, служит также для стабилизации мембран и белков и т. д. [8, 1, 9, 13].

Способность гена риса *OsMyb4* повышать устойчивость растений к различным абиотическим факторам в *Arabidopsis* позволила нам предположить, что встраивание этого гена и в другие виды растений, например в рапс (*Brassica napus* L.), вызовет увеличение устойчивости таких трансгенных растений к действию пониженных температур и позволит выявить экспрессию каких генов вы-

зывает трансфакторный белок *OsMyb4*. В ходе выполнения этой работы было проверено предположение, что нетрансформированные и трансгенные растения рапса, содержащие ген *OsMyb4*, стоящий под контролем *COR15* промотора, по-разному будут отвечать на действие низких положительных температур. Было изучено содержание растворимых сахаров и пролина, веществ, которые известны как осмолиты, и про которые известно, что их аккумуляция в тканях растений повышает стрессоустойчивость растений [1, 16, 18].

**Методика.** Объектом исследования были растения ярового рапса (*Brassica napus* L.) сорта Вестар (Westar) канадской селекции.

**Получение трансгенных растений рапса.** Для создания трансгенных растений использовали генетическую конструкцию – *COR15Myb4* [16], полученную из Института Биологии и Сельскохозяйственной Биотехнологии (Милан, Италия). Конструкция содержала ген *OsMyb4*, выделенный из риса, а в качестве селективного гена взяли ген *nprII* устойчивости к антибиотику канамицину (Км). После определения с помощью ПЦР в растениях-регенерантах наличия целевого гена *OsMyb4* растения укореняли и высаживали в почву. Растения были фертильны и после самоопыления завязали семена. Семена одного из растений были пророщены в условиях *in vitro*. Каждый из проростков был проверен на содержание и экспрессию целевого гена *OsMyb4*.

**Изучение наследования трансгенов в растениях-потомках 1 поколения.** Поскольку из литературы известно, что в трансгенных растениях наследуемый ген меньше подвержен возможности «замолкания» экспрессии, то изучение изменений, происходящих в трансгенных растениях рапса во время адаптации к низким температурам, проводили на растениях-потомках, у которых была доказана экспрессия целевого гена на уровне транскриптов. В связи с тем, что целевой ген стоит под промотором, индуцируемым холодом, то перед выделением РНК все растения в условиях *in vitro* были перенесены на сутки на +4°C. Затем из листьев была выделена тотальная РНК, с которой была проведена реакция ОТ-ПЦР.

**Выделение ДНК** проводили по методу Fulton [7], растирая растительную ткань в жидком азоте, а затем удаляли белки с помощью фенол-хлороформной смеси. РНК удаляли, обрабатывая препарат ДНК РНКазой. Очищенную ДНК использовали для ПЦР.

**ПЦР-анализ** проводили в амплификаторе «Терцик» (ДНК-технология), используя для обнаружения гена *OsMyb4* в трансгенных растениях следующие праймеры: прямой 5'-CGGGAGGACGGACAACGAG-3' и обратный 5'-GGATGGCGGCGCGACGAAC-3'.

**Тотальную растительную РНК** выделяли тризольным методом по Pawlowski et al., модифицированного Kang J.J. [14].

**Реакцию обратной транскрипции** проводили, как указано в руководстве фирмы Fermentas.

**Условия выращивания.** Растения, выращенные *in vitro*, размножали черенкованием, укореняли и выращивали в водной культуре в среде по Хогланду при +24°C в условиях фитотрона с фотопериодом 12/12 (день/ночь). опыты проводили на растениях, имеющих 5–6 листьев. Растения были разделены на 2 группы. Растения 1-ой группы (контроль) постоянно находились при +24°C, а другой группы (опыт) переносили в холодную камеру с постоянной температурой +4°C и тем же фотопериодом. Адаптацию растений к холоду проводили в течение 5 суток, после чего возвращали в камеру на +24°C. Опыт заканчивали, определяя сахара и пролин через 4 суток проведенных растениями в тепле.

Для изучения влияния температуры окружающей среды использовали 3 – 4 лист сверху. В опыт брали по половинке листа. Материал взвешивали и для определения сахаров фиксировали 80 % этанолом, а для определения пролина вторую половинку листа замораживали в жидком азоте и хранили в низкотемпературном шкафу при –70°C. опыты были поставлены в двукратной повторности, использовали по 3 растения в каждом опыте.

**Определение содержания сахаров.** Экстракцию сахаров из растительной ткани проводили 80 % этанолом. Количественное определение фруктозы и сахарозы проводили с резорцином по Рос [2]. Интенсивность окраски полученного соединения определяли на спектрофотометре Pd-303 (Arel, Япония) при длине волны 520 нм. Глюкозу определяли глюкозооксидазным методом, используя готовый набор реактивов (Sigma, № 510, USA), по инструкции, прилагаемой к набору. Интенсивность окраски определяли при длине волны 530 нм на том же приборе. Содержание сахаров выражали в мкмоль на 1 г свежей массы.



**Определение содержания свободного пролина** проводили по методу Bates [3] с кислым нингидриновым реактивом. Проллин экстрагировали кипячением 200 мг тканей листа в дистиллированной воде, а затем добавляли нингидриновый реактив. Интенсивность окраски определяли на спектрофотометре «Specol-11» (Германия) (длина волны 520 нм). Содержание пролина определяли по калибровочной кривой, используя для ее построения пролин фирмы «Serva». Содержание пролина выражали в мкмоль на 1 г свежей массы.

**Результаты.** Известно, что в процессе адаптации к низким температурам в первую очередь в растениях происходит накопление осмолитов [15, 9].

Мы сравнили накопление растворимых сахаров и пролина при пониженной температуре у трансгенных и нетрансформированных растений. На вторые сутки экспозиции на холоде у нетрансформированных растений наблюдали увеличение содержания растворимых сахаров: количество сахарозы увеличилось в 8 раз, фруктозы в 13 раз. Больше всего возросло количество глюкозы – в 39 раз. На 5 сутки экспонирования растений на холоде количество сахарозы начинало понижаться, а содержание моносахаров продолжало возрастать: фруктозы в 37 раз, а глюкозы в 58 раз по сравнению с данными на начало опыта (табл. 1). У контрольных растений, остававшихся постоянно при +24°C (данные не приведены), содержание растворимых сахаров изменялось незначительно. При возврате растений в тепло (+24°C) содержание растворимых сахаров к 4 суткам значительно уменьшалось, возвращаясь к исходным величинам: сахарозы в 1,5 раза, фруктозы почти столько же, как и перед началом опыта. Показания по глюкозе отличались от исходных в 3 раза (сё количество уменьшилось более чем в 13 раз по сравнению с 5 сутками на холоду). Количество пролина увеличивалось по сравнению с сахарами незначительно (в 2–3 раза).

Таблица 1. Содержание сахаров и пролина в нетрансформированном растении рапса при адаптации растения к холоду

Услов. роста	сахароза		фруктоза		глюкоза		пролин	
	мкмол/г	%	мкмол/г	%	мкмол/г	%	мкмол/г	%
1.	2,83	100	1,5	100	0,288	100	0,2664	100
2.	21,48	759	33,47	2231	11,503	3994,1	0,8428	316,4
3.	19,98	706	56,56	3777,3	16,65	5781,3	0,8382	314,6
4.	4,66	164,7	1,78	118,7	0,87	302,1	0,435	163,3

Таблица 2. Содержание сахаров и пролина в трансгенных растениях рапса со встроенным геном трансфакторного белка OsMub4 при адаптации растений к холоду.

Услов. роста	сахароза		фруктоза		глюкоза		пролин	
	мкмол/г	%	мкмол/г	%	мкмол/г	%	мкмол/г	%
1	2,83	100	1,5	100	0,288	100	0,2664	100
2	3,61	127,6	1,92	128	0,633	219,8	1,9938	748,4
3	6,37	225	2,04	136	0,9	312,5	6,0324	2264,4
4	3,43	121,2	0,89	59,3	0,89	309	0,9607	360,6

Условия роста растений 1.- Контроль- +24°C; 2. при +4°C 2 суток; 3. при +4°C 5 суток; 4. 4 суток при +24°C.

Иначе происходили эти процессы в трансгенных растениях (табл. 2). При переносе их на +4°C содержание сахаров у растений изменялось в меньшей степени. В процессе адаптации к холоду количество сахарозы не более чем в 2 раза, количество фруктозы увеличивалось не более чем в 1,5 раза, а глюкозы к 5 дню увеличилось в 3 раза и осталось на этом же уровне к моменту окончания опыта. Однако в трансгенных растениях отмечалось значительное накопление пролина, чего не наблюдали у нетрансформированных растений. На вторые сутки пребывания при +4°C содержание пролина увеличилось почти в 8 раз, превышая в 22 раза уровень пролина перед началом эксперимента. При возврате растений на +24°C через 4 дня содержание пролина уменьшилось, но все-таки превышало его количество перед пребыванием на холоду в 3 раза.

Необходимо отметить, что начальный уровень сахарозы (2–3 мкмол/г сыр. массы ткани) был примерно одинаков в нетрансформированных и трансгенных растениях, и содержание сахарозы изменялось от 2,7 до 21 мкмол/г у нетрансформированных и было порядка 5 мкмол/г у трансгенных растений рапса. Содержание моносахаров и до опыта, и во время его проведения в трансген-

ных растениях были значительно ниже. Содержание фруктозы у нетрансформированных растений изменялось от 2 до 56 мкмол/г. В трансгенных растениях ее количество было ниже и не поднималось выше 2 мкмол/г. Глюкоза в нетрансформированных растениях поднималась от 0,6 до 16 мкмол/г, а в трансгенных не превышала 1 мкмол/г в течение всего опыта.

**Обсуждение.** Изучение действия на растения различных стрессовых факторов, показало, что ответом на эти воздействия являются многочисленные изменения клеточного метаболизма, при этом происходит накопление различных веществ, предохраняющих растения от гибели и, в частности, накопление органических осмолитов [8, 1, 15, 9]. Одним из природных сильно действующих стрессовых факторов является действие холода. При понижении температуры в растениях повышается содержание ряда сахаров, которые выполняют в растениях не только функции запасных веществ, но одновременно являются осмотиками и криопротекторами, защищающими клетки от механического разрушения кристаллами льда, уменьшая размеры образующихся кристаллов льда. Кроме того, они снижают температуру замерзания цитозоля и защищают ферменты от инактивации, поддерживая структурную целостность белка.

Известно, что пролин также может накапливаться в растениях в ответ на экологические стрессы и, играя роль осмолита, служить для стабилизации мембран и белков и т. д. [8, 1, 11].

Рапс, подобно многим видам растений, может адаптироваться к низким положительным температурам. У этих видов имеются защитные механизмы, позволяющие пережить неблагоприятный период и перейти к нормальному развитию после возвращения в комфортные условия существования. Известно, что рапс и некоторые другие виды рода *Brassica* устойчивы к кратковременным заморозкам, т. е. у них имеются механизмы для быстрого начала процессов адаптации к понижению температуры, во время которых происходит накопление свободных сахаров и пролина. [10, 12, 13]. При проведении данных исследований мы наблюдали такое накопление растворимых сахаров в нетрансформированных растениях рапса сорта Westar при понижении температуры.

Из данных, представленных в таблице 1, видно, что при адаптации растений к низкой положительной температуре (+4°C) уже на следующие сутки начинается накопление сахарозы, фруктозы и глюкозы. Причем количество моносахаров растет большими темпами, чем сахарозы. При этом количество сахарозы на 5 сутки пребывания растений при пониженной температуре незначительно снижается, а количество моносахаров продолжает увеличиваться. Возможно, это происходит за счет инвертирования сахарозы во фруктозу и глюкозу. Этот процесс накопления свободных сахаров является хорошо документированным механизмом, посредством которого растения могут адаптироваться к различным стрессам [4, 6, 9]. Накапливаясь в тканях в условиях стресса, сахара выступают в качестве осмопротекторов, защищая внутреннюю среду растения, а при возвращении в обычные условия эти сахара могут быть быстро израсходованы. Особенно сильно в тканях растет концентрация глюкозы, что может объясняться тем, что, по предположениям Carpenter and Crowe [5], именно глюкоза, в основном, поддерживает целостность мембран и защищает белки при замораживании. В контрольных растениях, оставшихся в течение всего опыта в теплице, не наблюдалось значительных колебаний уровня сахаров (данные не представлены).

В трансформированных растениях рапса, содержащих ген *OsMyb4* под *cor* промотором, действуют иные механизмы адаптации, о чем можно судить по данным о накоплении сахаров и пролина при низких положительных температурах. При воздействии холода на эти растения содержание сахарозы в первые двое суток изменялось незначительно по сравнению с содержанием этого сахара в растениях, которые оставались в тепле (табл. 2). Двукратное повышение содержания сахарозы наблюдали только на 5 сутки. Содержание фруктозы также почти не изменялось в течение всего времени адаптации. Содержание глюкозы меньше чем в нетрансформированном растении и при действии охлаждения плавно увеличивалось к 5 дню по сравнению с растениями, оставшимися в тепле. При последующей экспозиции при +24°C её содержание остается повышенным.

Таким образом, в полученных трансгенных растениях, содержащих ген *OsMyb4* под *cor* промотором, при пониженных температурах количество растворимых сахаров незначительно отличалось от содержания сахаров в трансгенных же растениях, но не подвергавшихся обработке холодом.

Однако при охлаждении в трансгенных растениях значительно увеличивается концентрация пролина (табл. 1, 2), которого у трансгенов больше, чем в нетрансформированных растениях рапса.

При возврате растений на +24°C содержание пролина возвращалось к норме. Проллин, как известно, накапливается в высших растениях в ответ на экологические стрессы и, играя роль осмолита, служит также для стабилизации мембран и белков [8, 1, 9]. Наши результаты по накоплению пролина в трансгенных и нетрансформированных растениях во время холодной обработки соответствуют данным, описанным в литературе.

В ответных реакциях растений на воздействие стрессовых факторов изменяется экспрессия множества генов, индуцируемых во многих случаях трансфакторными белками [4, 15, 5], в частности, белками MYB семейства. Vannini et al. [9] показали, что экспрессия гена *OsMyb4*, встроеного в растения *Arabidopsis*, индуцировалась под действием холода (4°C), в свою очередь индуцируя или ингибируя экспрессию других генов. При этом, по-видимому, усиливалась экспрессия генов, вызывающих синтез сахаров и пролина, что было авторами показано при изучении накопления этих веществ при охлаждении трансгенных растений арабидопсиса и яблони [16, 11].

Проведенные опыты показали, что в трансгенных растениях рапса под воздействием холода происходит активация ряда метаболических путей, отличных от традиционных путей в нетрансформированном растении. Вероятно, гиперэкспрессия гена *OsMyb4* активизирует другие возможные метаболические пути, индуцируемые в ответ на холодовой стресс, что планируется выяснить в ходе дальнейших работ.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Кузнецов В.В., Шевякова И.И. Проллин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 321–336.
2. Туркина М.В., Соколова С.В. Методы определения моносахаридов и олигосахаридов // Биохимические методы в физиологии растений. М., Наука, 1971. С. 7–34
3. Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid Determination of free Proline for Water Stress Studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39. P. 205–207.
4. Bray, E. A., Bailey-Serres, J., and Weretilnyk, E. Responses to abiotic Stresses // In: Biochemistry and Molecular Biology of Plants (B. B. Buchanan, W. Gruissem, and R. L. Jones, eds). American Society of Plant Physiologists, Rockville, Md. 2000. P. 1158–1203.
5. Carpenter J.F., Crowe J.H. The Mechanism of Cryoprotection of Proteins by Solutes // Cryobiology. 1988. Vol. 25. P. 244–255.
6. Dionne J., Castonguay Y., Nadeau P., Desjardins Y. Freezing tolerance and carbohydrate changes during cold acclimation of green-type annual bluegrass (*Poa annua* L.). // Crop Science. 2001. Vol. 41. P. 443–451.
7. Fulton T.M., Chunwongse J., and Tanksley S.D. Microprep Protocol for Extraction of DNA from Tomato and other Herbaceous Plants // Plant Molecular Biology Reporter. 1995. 13 (3): 207–209.
8. Groppa M.D. and Benavides, M.P. Polyamines and Abiotic Stress: Recent Advances. // Amino Acids. 2008. Vol. 34. P. 35–45.
9. Hare P.D., Cress W.A., Van Staden J. Dissecting the roles of osmolytes accumulation during stress // Plant Cell Environ. 1998. Vol. 21. P. 535–553.
10. Hurry V. M., Strand A., Tobiaeson M., Gardestrom P., Oquist G. Cold Hardening of Spring and Winter Wheat and Rape Results in Differential Effects on Growth, Carbon Metabolism, and Carbohydrate Content // Plant Physiol. 1995. Vol. 109. P. 697–706.
11. Mattana M, Biazzi E, Consonni R, Locatelli F, Vannini C, Provera S, Coraggio I. Overexpression of *Osmyb4* enhances compatible Solute Accumulation and increases Stress Tolerance of *Arabidopsis thaliana* // Physiol. Plant. 2005. Vol. 125. P. 212–223.
12. Nam J.H., Kang W.H., Kim I.S. Effect of Cold Acclimation and Deacclimation on freezing Tolerance, total RNA and soluble sugar in Chinese Cabbage // J. Bio-Environ. Control. 2001. Vol. 10. P. 244–250.
13. Sasaki H., Ishimura K., Odo M. Changes in Sugar Content during Cold Acclimation and Deacclimation of Cabbage Seedlings // Ann.Bot. 1996. Vol. 78. P. 365–369.
14. Smirnov N. Plant resistance to environmental stress // Curr Opin Biotechnol. 1998. Vol. 9. P. 214–219.
15. Thomashow M.F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. // Annu Rev Plant Physiol. 1999. Vol. 50. P. 571–599.
16. Vannini C., Locatelli F., Bracale M., Magnani E., Marsoni M., Osnato M., Mattana M., Baldoni E., Coraggio I. Overexpression of the Rice *Osmyb4* Gene increases Chilling and freezing Tolerance of *Arabidopsis thaliana* Plants // Plant J. V. 2004. Vol. 37. P. 115–127.
17. Viswanathan, C., Zhu, J.K. Molecular genetic analysis of cold-regulated gene transcription. // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. 2002. Vol. 357. P. 877–886.

18. Yamada M., Morishita H., Urano K., Shiozaki N., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Yoshida Y. Effects of Free Proline Accumulation in Petunias under Drought Stress // J. Exp. Bot. 2005. Vol. 56. P. 1975–1981.

## SOME FEATURES OF ADAPTATION THE SECONDARY XYLEM OF DWARF SHRUBS AND PROSTRATE DWARF SHRUBS TO ENVIRONMENT OF THE ARCTIC REGION

*Chavchavadze E.S., Sizonenko O.Yu., Volkova S.B.*

Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Science 197376, St. Petersburg, Russia, Prof. Popova St., 2.  
E-mail: echavcha@yandex.ru; peresmeshnik67@yandex.ru; vsb105@yandex.ru

**Abstract.** Dwarf shrubs and prostrate dwarf shrubs of the Arctic floristic region can be considered as an anomalous phenomenon, but on the other hand – as an usual biormorphs adapted to the extreme environment of high latitudes. Their formation with advancement toward the North is associated with a certain trend of morphological and microstructural changes and in particular wood which has some common features with anomalous structures: reduction the length of cambial initials, increase the volume of parenchyma (especially of radial rays), wavy growth of elements and so on. However, the secondary xylem of such dwarf shrubs has its own specific features: small cells and thin walls in all the elements, high level of their structural and functional correlation, a diversity of tracheal structures. Study of regularities of definitive xylem formation of the researched species convinces us that in the extreme environment conditions of the Arctic the abnormal growth of dwarf shrubs and prostrate dwarf shrubs becoming the norm and represent one of the ways of adaptation.

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ КУСТАРНИЧКОВ И СТЛАНИЧКОВ К УСЛОВИЯМ АРКТИКИ

*Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю., Волкова С.Б.*

Учреждение Российской академии наук Ботанический институт им. Вл. Комарова РАН  
197376, Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, дом.2.  
(812)234-06-73; (812)346-47-08;  
E-mail: echavcha@yandex.ru; peresmeshnik67@yandex.ru; vsb105@yandex.ru

Арктика – холодный физико-географический пояс, природные особенности которого определяются его высокоширотным положением. Ей свойственны явления полярного дня и полярной ночи, неравномерное распределение солнечного света в течение года, дефицит тепла, широкое распространение оледенения – морского, наземного, подземного, малая абсолютная и большая относительная влажность воздуха, туманы, иней, изморози. Растительный покров отличается бедностью видового состава и безлесьем суши [1].

Арктическая флористическая область, где собран наш материал (табл. 1), понимается несколько уже, чем тундровая зона; ее образуют острова и побережье Ледовитого океана, расположенные в районах сплошной многолетней мерзлоты. Здесь отсутствуют многие роды и семейства, характерные для boreальных флор, в том числе голососенные. Миниатюризация и нанизм сопровождаются у арктических растений высокой степенью кустистости и ветвистостью, долголетием и вегетативной подвижностью особей, что особенно ярко выражено у древесных видов [2]. Это обеспечивает им жизнеспособность и воспроизводство в условиях крайне напряженного режима света, тепла и почвенных ресурсов.

Формирование кустарничков и стланичков с продвижением на север связано с определенной направленностью не только их морфологических, но и микроструктурных изменений, в частности, водопроводящей ткани – древесины. Она имеет некоторые черты, которые можно наблюдать при образовании таких аномальных древесин, как «ведьмины метлы», капы, узорчатые текстуры. Это, прежде всего, уменьшение камбиальных инициалей, появление «ложных» (аномальных) слоев прироста, часто с неясными границами, (рис. 1.1–2) свилеватость ксилотомических элементов, увеличение доли паренхимы, в первую очередь, радиальных лучей (рис. 1.3). У многих рассмотренных нами видов лучевая паренхима занимает 25–30 % объема древесины (*Salix rotundifolia*, *Rhododendron adamsii*, *Ledum decumbens*, *Arctostaphylos erythrocarpa*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*), иногда даже свыше 35 % – *Loiseleuria procumbens* (вид, который нередко образу-

ет растения-подушки). При большой плотности и объеме радиальных лучей – гетерогенных, смешанно-гетерогенных и гомогенно-палисадных, аксиальная паренхима кустарничков и стланичков во многих случаях довольно скудная.

Таблица 1. Список исследованных видов

№ п/п	Семейство Название вида	Возраст (кол-во лет), dm образца	Место сбора
<b>Сем. Salicaceae Mirb.</b>			
1	<i>Salix arctica</i> Pall.	15–16 л. 4,7–5,2 мм	Зап. Таймыр, бухта Ефремов камень, край скалистого морского обрыва
2	<i>S. fuscescens</i> Anderss.	18–20 л. 3–4 мм	Вост. Чукотка, зал. Лаврентия, на песках в пойме р. Палваам
3	<i>S. fuscescens</i> Anderss.	19–22 г. 4,5–5 мм	Зап. Чукотка, р. Пинсейвим, юго-вост. склон, приверстная часть сопки
4	<i>S. nummularia</i> Anderss.	11–13 л. 2–3,5 мм	Таймыр, р. Лепивая, выход песка в пойме реки
5	<i>S. polaris</i> Wahlenb.	9–10 л. 1–2,5 мм	Чукотка, в 25 км к югу от Чукотской губы
6	<i>S. phlebophylla</i> Anderss.	10–15 л. 2,5–3 мм	Вост. Чукотка, вершина зал. Лаврентия, надпойменная терраса ручья близ его впадения в залив
7	<i>S. reticulata</i> L.	8–10 л. 3,5–4 мм	Полярный Урал
8	<i>S. rotundifolia</i> Trautv.	5–7 л. 1,5–2 мм	о. Врангеля, р. Неизвестная, кустарничково-моховая кальцефитная тундра
9	<i>S. sphenophylla</i> A. Skvorts.	18–20 л. 5–5,7 мм	Вост. Чукотка, прол. Сетелина, сухая щебнистая горная тундра
10	<i>S. tschuktschorum</i> A. Skvorts.	8–10 л. 3–4,5 мм	Чукотка, р. Павлам, пологий склон северной экспозиции, под стлаником
<b>Сем. Ericaceae Juss</b>			
11	<i>Rhododendron adamsii</i> Rehd.	15–16 л. 4–5 мм	Сев.-вост. Чукотка, п. Кюсвар
12	<i>Rh. camtschaticum</i> Pall.	7–9 л. 3–4 мм	Вост. Чукотка, прол. Сетелина, сухая щебнистая горная тундра
13	<i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud.	7–9 л, 2,5–3 мм	Зап. Таймыр, сфагновый бутор по краю небольшого озера на надпойменной речной террасе
14	<i>Phylodoce caerulea</i> (L.) Bab.	15–18 л. 2–3 мм	Чукотка, Северная Коржика, верховья р. Длинной, вблизи оз. Длинного
15	<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	15–17 л. 3–4 мм	Камчатка, колдера вулкана Узон, среди каменистых россыпей
16	<i>Arctostaphylos erythrocarpa</i> Small.	20–21 г. 4–5 мм	Чукотский п-ов, пос. Лаврентия
17	<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	10–16 л. 2,5–3 мм	Ниж. часть склонов гор Быррапта
18	<i>Vaccinium uliginosum</i> subsp. <i>microphyllum</i> Lange	14–16 л. 2,7–4 мм	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай; на поднятом участке низкой речной террасы
<b>Сем. Empetraceae S. F. Gray</b>			
19	<i>Empetrum nigrum</i> L.	9–10 л. 2,6–3 мм	Южный Ямал, пос. Стоптяйсаля
20	<i>E. subholarticum</i> V. Vassil.	8–10 л. 2,7–3,2 мм	Булун, низовья р. Лены
<b>Сем. Rosaceae Juss.</b>			
21	<i>Dryas integrifolia</i> Vahl	26–30 л. 2,5–2,9 мм	о. Врангеля, верховья р. Неизвестной, кустарничковая кальцефитная тундра
22	<i>D. octopetala</i> L. subsp. <i>subincisa</i> Jurtz.	17–19 л. 2,6–3 мм	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай, выходы щебня на пологом шлейфе гряды
23	<i>D. punctata</i> Juz.	15–17 л. 2,6–3,5 мм	Зап. Таймыр, среднее течение р. Сырдасай, на склоне горы, 315 м над у.м.



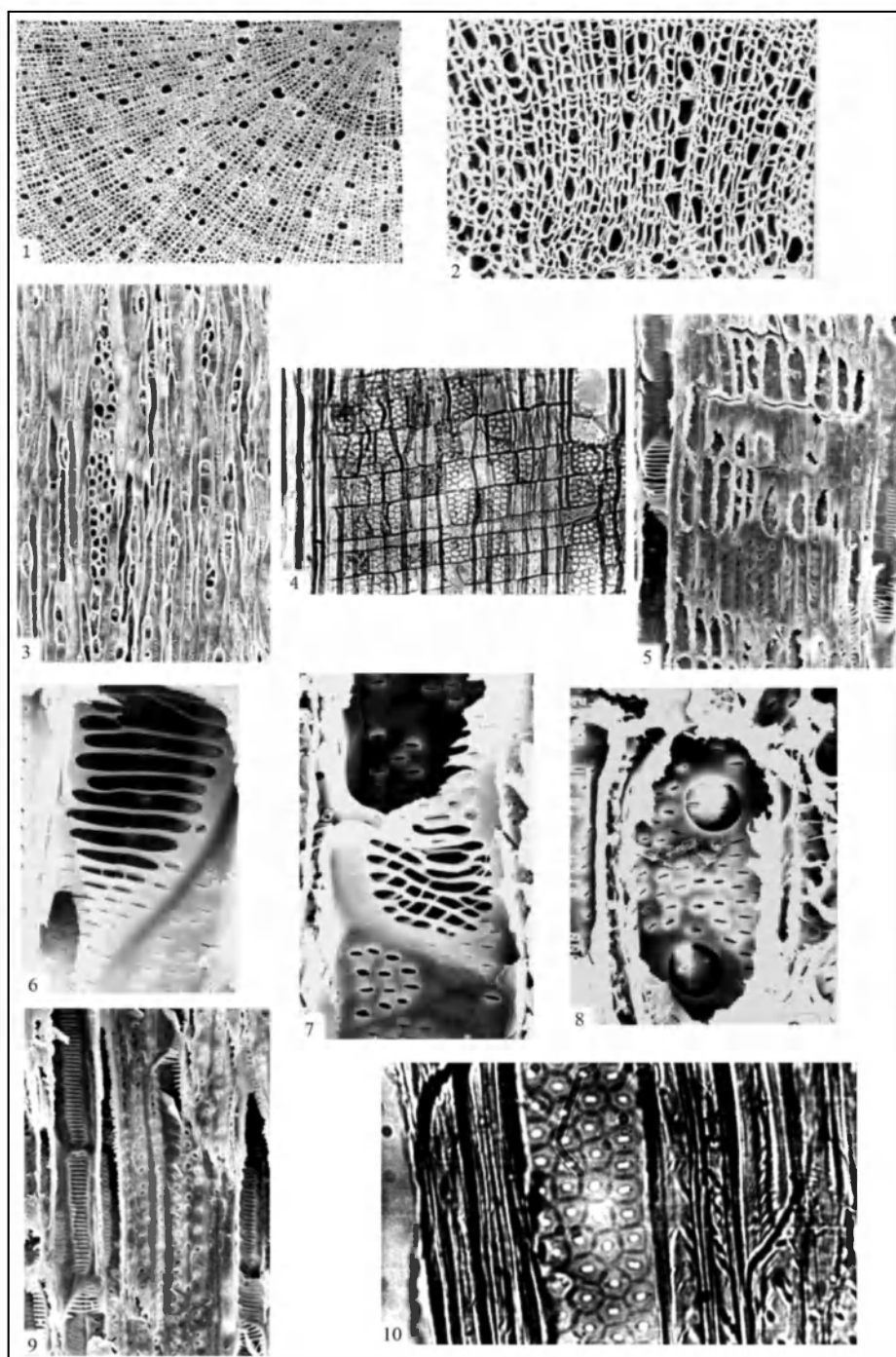


Рисунок 1.1–1.10. Некоторые структурные особенности вторичной ксилемы кустарничков и стланичков арктической флоры.

- 1.1 *Salix reticulata*. Ложный слой прироста с неясной границей, поперечный срез, ув. 200;  
 1.2 *Dryas punctata*. Тонкостенность элементов слоев прироста с невыраженной поздней древесиной, поперечный срез, ув. 400;  
 1.3 *Arctostaphylos erythrocarpa*. Повышенный объем древесинных лучей, тангентальный срез, ув. 250;  
 1.4 *Salix fuscescens*. Фрагмент гетерогенного луча, радиальный срез, ув. 350;  
 1.5 *Phyllodoce caerulea*. Фрагмент гомогенно-палисадного луча, радиальный срез, 450;  
 1.6 *Rhododendron camtschaticum*. Лестничная перфорационная пластинка, радиальный срез, ув. 2000;  
 1.7 *Vaccinium uliginosum*. Сетчато-лестничная перфорационная пластинка, радиальный срез, увел. 1800;  
 1.8 *Dryas octopetala*. Простые перфорационные пластинки, радиальный срез, ув. 1800;  
 1.9 *Phyllodoce caerulea*. Лестничная межсосудистая поровость, радиальный срез, ув. 550;  
 1.10 *Salix tschuktschorum*. Точечная очередная межсосудистая поровость, радиальный срез, 3000.

По справедливой оценке отечественных ученых [3], лучевые инициалы и клетки лучевой паренхимы наиболее тотипотентные и наименее специализированные элементы древесины, как в структурном, так и функциональном отношении, чутко реагирующие на стрессовые ситуации. Можно предположить, что высокая представленность лучевой паренхимы во вторичной ксилеме арктических кустарничков и стланичков имеет адаптивное значение, способствуя поддержанию в организме растения метаболических процессов при нарушении нормальной жизнедеятельности растения. Клетки лучевой паренхимы обладают высокой раневой реакцией, образуя каллус, что важно при заживлении повреждений стебля. Кроме того, в широких лучах закладываются меристематические очаги, необходимые для образования придаточных органов.

Преобладание в древесине гетерогенных (рис. 1.4) и гомогенно-палисадных лучей (рис. 1.5) связано с возрастанием их запасочной функции в условиях короткого вегетационного периода и бедных азотистыми элементами почв. С быстрой мобилизацией пластических веществ сопряжена повышенная степень контактов между лучом, сосудом и неперфорированными элементами – сосудистыми и волокнистыми трахеидами.

Однако, помимо сходства с аномальными образованиями, водопроводящая ткань арктических аэроксилных и простратных кустарничков имеет свои специфические черты, приобретенные в результате адаптации растений к условиям высоких широт: мелкоклеточность и тонкостенность всех элементов, повышенный уровень их структурно-функциональной сопряженности, ослабление механической функции; значительное разнообразие трахеальных структур – члеников сосудов, трахеидоподобных сосудов, сосудистых и волокнистых трахеид, либриформа; все существующие типы перфорационных пластинок – лестничных, сетчатых, простых (рис. 1.6–8) и межсосудистой поровости – лестничной, переходной, точечной (рис. 1.9–10).

При заселении северных регионов шел отбор видов с определенным типом онтогенеза, в процессе которого рано возникали признаки и свойства, обеспечивающие им выживание при коротком (2–2,5 месяца) вегетационном периоде. Выявлено, что с продвижением на север ритмы роста и развития растений убыстряются, а в наиболее жестких условиях Арктики наблюдается даже сокращение всех фаз онтогенеза при интенсификации смен побеговых систем [2, 10]. Это объясняется высокой активностью ферментов, ускорением окислительно-восстановительных процессов дыхания, а также фотосинтеза при низких температурах [4, 6].

В анатомии древесины давно выяснено, что темпы становления вторичной ксилемы контролируются внешней средой. В условиях высокогорий и высоких широт они замедляются, в аридных местобитаниях – ускоряются [5, 8, 11]. Эти закономерности свойственны, по-видимому, всем древесным растениям. При этом отмечено, что темпы становления ксилотомических признаков не одинаковы и зависят от уровня специализации таксона, условий обитания, жизненной формы и физиологической необходимости формирования определенного набора структурных элементов древесины. У большинства рассмотренных нами кустарничков и стланичков, независимо от их систематического положения, некоторые примитивные структуры, присущие водопроводящей системе молодого растения, в зрелом возрасте не заменяются полностью более специализированными, а присутствуют одновременно с ними, только в иных количественных соотношениях. Однако наличие в древесине признаков различной степени специализации говорит скорее об их физиологической необходимости, а не об эволюционном уровне таксона, подчеркивая тем самым, что в гидросистеме растений, находящихся на грани выживания, имеются сложные структурные механизмы, направленные на стабилизацию биологических процессов [8, 9].

Проведенное нами исследование закономерностей становления дефинитивной ксилемы в процессе онтогенеза рассмотренных видов убеждает в том, что в экстремальной экологической обстановке районов Арктики аномальный рост кустарничков и стланичков становится нормой, представляя собой одно из направлений адаптации [3, 9].

## ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас Арктики. М.: Изд-во ГУГК, 1985. 204 с.
2. Жмылев Ю.И. Сравнение онтогенезов трех видов камнеломок с Чукотки // Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, Изд-во «Дальнаука», 1983. С. 17–30.

3. Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: Изд-во МГУЛ, 2002. 258 с.
4. Мирославов Е.А., Буболо Л.С. Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1523–1530.
5. Сашина Г.С. Явления рекапитуляции в формировании древесины ели Шренка и влияние на них экологических условий // Моск. совещ. по физиологии растений. Тез. докл. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1964. С. 61–64.
6. Семихатова О.А. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен // Ботан. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 636–645.
7. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Изд-во «Высшая школа», 1962. 378 с.
8. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. Морфологические особенности, диагностическое значение. Л.: Изд-во «Наука», 1979. 190 с.
9. Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. С-Пб.: Изд-во «Росток», 2002. 272 с.
10. Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Изд-во «Наука», 1988. 212 с.
11. Яценко-Хмелевский А.А. Принципы систематики древесины // Тр. Ботан. ин-та АН Арм. ССР. 1948. Т. 5. № 9. С. 5–155.

## THE STUDY OF *COLEUS BLUMEI* VARIEGATION IN RELATION TO ONTOGENETIC DEVELOPMENT AND EPIGENETIC MEMORY IN PLANTS

*Chebotareva K.E., Gamalei Yu.V.*

Komarov Botanical Institute RAS, Prof. Popova St., 2, Sankt-Petersburg, 197376, Russia, E-mail: kseniachebotar@mail.ru

Abstract. Ultrastructure and physiological parameters of variegated leaves of *Coleus blumei* were studied to determine the nature of variegation, specific of its appearance in the ontogenesis and mechanisms of endogenous and exogenous control of development. It was shown that variegation in *Coleus blumei* is difficult to classify as an anomaly of ontogenetic development, rather it is his norm, supported stable by mechanism of epigenetic control of ontogenesis.

## ПЕСТРОЛИСТНОСТЬ *COLEUS BLUMEI* BENTH. В КАЧЕСТВЕ ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЙ НОРМ РАЗВИТИЯ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ПАМЯТИ РАСТЕНИЙ

*Чеботарева К.Е., Гамалей Ю.В.*

Ботанический институт РАН, С.-Петербург, 197376, ул.Проф.Попова, 2, E-mail: kseniachebotar@mail.ru

Явление пестролистности широко распространено в растительном мире. Оно может иметь разные причины и проявления. В представленной работе исследовались пестролистные растения *Coleus blumei* с целью выяснения природы пестролистности, специфики проявлений в онтогенезе, экзогенных и эндогенных механизмов контроля развития.

Тема представляет определенный теоретический и прикладной интерес: подобный тип пестролистности свойственен многим представителям семейства *Lamiaceae* [1]. Возможно, круг его распространения еще шире: «симпластные» двудольные, отличительной особенностью которых является транспорт и распределение фотосинтатов по симпластному пищевому тракту – непрерывному эндомембранному каналу (вакуому), берущему начало от хлоропластов мезофилла и заканчивающемуся в пластидах меристематических и запасующих тканей [1]. Донорно-акцепторные отношения и регуляция баланса пула фотосинтатов в органах, объединенных такой распределительной сетью, имеют определенную специфику, которая может быть отраженной в явлениях пестролистности, наблюдаемых у многих представителей этой группы растений.

У исследованной белопестрой формы *Coleus blumei* в зрелом листе белая зона расположена базипетально вокруг центральной жилки и окружена широкой полосой зеленой ткани.

Закончившие рост листья *Coleus* имеют листовую пластинку длиной примерно 4–5 см дорзигентального строения. Клетки мезофилла зеленой зоны листа имеют обычную для фотосинтезирую-

щей паренхимы структуру. Их пластиды – типичные хлоропласты с развитой гранальной структурой и значительным запасом крахмала. Мелкие жилки *C. blumei* открытого типа: три флоэмных блока имеют спутники с плазмодесменными полями и многочисленными расширениями эндоплазматического ретикулума, что свидетельствует об активном оттоке ассимилятов из зеленой зоны листа [2]. Пластиды в них представлены лейкопластами. Клетки мезофилла белой зоны менее дифференцированы по форме, чем в зеленой зоне. Структура пластид в них существенно отличается от хлоропластов зеленой – это пластиды овальной или округлой формы, имеющие слабо развитую ламеллярную структуру без гран. Одиночные ламеллы организованы параллельно длинной оси пластиды. Крахмал в пластидах отсутствует. Как и следовало ожидать, количество хлорофилла в зеленых участках существенно выше, чем в белых:  $\Sigma \text{хл}а + \text{хл}б = 1,7 \text{ } \mu\text{г/мг сыр.в.}$ , тогда как в белой –  $0,012 \text{ } \mu\text{г/мг сыр.веса}$ . Содержание углеводов в разных зонах пестрого листа вполне соответствуют наблюдаемой ультраструктуре – сумма водорастворимых сахаров, а также содержания крахмала значительно выше в зеленой зоне, чем в белой; количество моносахаров в зеленой зоне также несколько выше. Средние величины дыхательной способности (ДС) зеленой зоны листа в норме составили  $160 \pm 5 \text{ мкл } O_2/\text{г сыр. м. в час.}$ , тогда как величины дыхания белой зоны листа в норме были в среднем на 25 % ниже дыхания зеленой зоны и составили  $114 \pm 5 \text{ мкл } O_2/\text{г сыр. м. в час}$  [3]. Это может служить косвенным подтверждением отсутствия активных транспортных процессов в белой зоне.

Наблюдения за развитием пестрого рисунка в процессе роста листа *Coleus blumei* показали, что белая зона появляется не сразу. У молодых еще не полностью развернувшихся листьев (длина листовой пластинки 3–8 мм) белая зона визуально не выявляется. Паренхимные ткани листа плотные, все клетки содержат небольшое количество нормально развитых хлоропластов овальной формы. Хлоропласты уже имеют гранальную структуру и содержат 1–2 крахмальных зерна. Нам не удалось найти клетки, явно отличающиеся по структуре пластид и указывающие на наличие четко обозначенной альбиносной зоны в листе.

У листьев, достигших примерно половинного размера взрослого листа (длина листовой пластинки 2–2,5 см), белая зона уже довольно хорошо различима. Такие листья обычно имеют белую или желтоватую зону в базальной части и широкую зеленую кайму. Структура пластид и в белой, и в зеленой зонах аналогична наблюдаемой в соответствующих зонах зрелого листа.

Экспериментальное воздействие затемнения на пестрые листья проводилось для выяснения структурных и функциональных изменений в листе при подавлении фотосинтеза, т. е. в условиях, когда отличия зеленой и белой зон должны нивелироваться.

В эксперименте с полным 48-часовым затемнением листьев *Coleus* мы преследовали цель временно блокировать фотосинтез в зеленой зоне и удалить возможное влияние экспортного потока ассимилятов на белую зону. Но, так как закрывалось не все растение, то ассимиляты могли поступать в зеленую зону из других частей растения и, таким образом, ее положение сравнивалось с положением, в котором находится нефотосинтезирующая часть. В результате были получены данные, что после 2-х суток темноты ультраструктура зеленой зоны приобретает черты сходные с белой. В зеленой зоне структура пластид не изменяется, но крахмал в хлоропластах полностью исчезает. Клетки-спутники становятся сильно вакуолизированными, а митохондрии десконденсированными. В белой зоне после двух суток темноты структура пластид несколько изменяется. Происходит их «разбухание» и частичное раскручивание концентрических ламелл. В результате ламеллы могут располагаться в виде полуколец, параллельно друг другу или хаотично. Ультраструктура комплексов клетка-спутник – ситовидный элемент практически не изменяется относительно нормы.

Опираясь на данные о том, что у некоторых растений, у которых разная окраска листьев в кроне формируется под влиянием светового режима, при смене освещения происходят и структурные изменения пластид, в т. ч. и формирование зрелых хлоропластов при затемнении сильно освещенных листьев, мы наблюдали рост *Coleus* при разном освещении. У растений, выращиваемых в условиях притенения (под марлевым пологом), не наблюдалось сколь-либо заметных изменений. У листьев, помещенных в тень зрелыми, форма и размеры светлой зоны не изменялись. У растущих листьев также развивалась нормальная белая зона, и только в отдельных случаях мы наблюдали возникновение небольшого зеленого участка в основании листа в центре белой зоны. Растения, продолжившие свой рост после окончания эксперимента, практически ничем не отличались от контрольных.

Проведенные исследования показали, что пестролистность *Coleus blumei* трудно классифицировать как аномалию онтогенетического развития, скорее это его норма, которая устойчиво сохраняется механизмом эпигенетического контроля онтогенеза. Большинство экспериментальных попыток ликвидировать или усилить пестролистность завершались возвратом к исходной картине пестролистности. Модель пестролистности, основанная на донорно-акцепторном балансе фотосинтатов, по-видимому, может быть полезной для объяснения сдвигов, наблюдаемых в экспериментах. Восстановление исходной нормы пестролистности после снятия экспериментальных условий свидетельствует о наличии эпигенетической памяти, контролирующей донорно-акцепторный баланс фотосинтатов у растений *Coleus blumei* [4].

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. С-Пб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та. 2004. 424 с.
2. Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л. 1990. 144 с.
3. Чеботарева К.Е., Шерстнева О.А., Иванова Т.П., Пахомова М.В., Гамалей Ю.В. Характеристика ультраструктуры и дыхательного метаболизма белых и зеленых зон листа *Coleus blumei* в норме и в эксперименте // Труды Междун. конф. по анатомии и морфологии растений. 1997. С.211–212.
4. Rensing L., Koch M., Becker A. A comparative approach to the principal mechanisms of different memory systems // Naturwissenschaften. 2009. Vol. 96. P. 1373–1384.

#### L-ARGININE STORAGE IN SCOTS PINE NEEDLES UNDER THE INFLUENCE OF NITROGEN AND BORON

*Chernobrovkina N.P., Robonen E.V.*

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Pushkinskaya St. 11, Petrozavodsk  
E-mail: chernobrovkina@krc.karelia.ru

Abstract. Content of total and protein nitrogen, and free amino acids in Scots pine needles in relation to differences in nitrogen and boron availability was studied. Boron was found to enhance L-arginine storage in needles when nitrogen nutrition was excessive. We suggest utilizing needles rich in L-arginine as feedstock in amino acid production.

#### НАКОПЛЕНИЕ L-АРГИНИНА В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ АЗОТА И БОРА

*Чернобровкина Н.П., Робонен Е.В.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса Кар.НЦ РАН, г. Петрозаводск,  
ул. Пушкинская, 11, тел. (8142) 76-81-60, E-mail: chernobrovkina@krc.karelia.ru

Разбалансированность минерального питания хвойных растений приводит к изменению состава свободных аминокислот в их тканях [13–16]. При избытке азота, а также при дефиците фосфора у хвойных происходит накопление L-аргинина и других аминокислот с высоким содержанием азота. Изменения уровня L-аргинина и орнитина при дефиците серы, кальция, магния и микроэлементов не отмечено [13]. Известна полифункциональная роль бора у растений, в том числе в процессах трансформации аминокислот [5]. Представляло интерес выявить влияние бора при высоком уровне азотного питания на накопление L-аргинина в хвое сосны обыкновенной.

Исследования были проведены на территории Прионежского лесничества в южной части Карелии. Объектом исследования была сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Супесчаные почвы характеризовались оптимальной для роста хвойных растений кислотностью (pH 5,1). Содержание макро- и микроэлементов составляло (в % от веса сухой почвы): азота – 0,12, фосфора – 0,45, калия – 0,31, кальция – 0,42, бора – 0,0008, меди – 0,009, марганца – 0,027, цинка – 0,005, кобальта –  $44 \times 10^{-4}$  и молибдена –  $4 \times 10^{-5}$  % от сухой почвы.

В начале периода роста, в мас, было заложено два варианта опыта. Для каждого варианта были выбраны изолированные участки площадью 6 м<sup>2</sup> в трех повторностях. В опытных вариантах в почву в



первой половине вегетации вносили азот в дозе  $180 \text{ кг га}^{-1}$ . Два варианта опыта с внесением в почву азота отличались обеспеченностью растений бором. В первом варианте бор в почву не вносили (А), во втором (Б) в первой половине вегетационного периода в почву вносили бор в дозе  $1,5 \text{ кг га}^{-1}$  в виде водного раствора борной кислоты. Контролем для двух вариантов опыта служили соответствующие по уровню минерального питания участки, в почву которых азот и бор не вносили. В третьей декаде июля отбирали образцы хвои для определения содержания азота и свободных аминокислот. Хвою фиксировали методом лиофилизации. Общий и белковый азот в хвое определяли методом Кьельдаля, модифицированным для тканей хвойных растений [11]. Извлечение аминокислот из хвои осуществляли по методу Плешкова [8]. Очистку экстракта от сахаров проводили на колонке с катионитом (смола КУ-2). Аминокислотный состав хвои определяли с помощью автоматического аминокислотного анализатора ААА-339. Перед введением в анализатор упаренный экстракт растворяли в цитрат-литиевом буфере (рН 2,2). Разделение аминокислот проводили в различных системах буферных растворов, состоящих из пяти компонентов. Введенные смеси сорбировали на ионообменной смоле колонки. Затем каждую из аминокислот вымывали буферными растворами в определенной последовательности с последующей обработкой нингидрином и регистрацией спектрофотометрическим детектором в видимой области спектра. Идентифицировали аминокислоты по времени удерживания аминокислоты на сорбенте. Перед анализом проводили калибровку прибора путем разделения стандартной смеси аминокислот, содержащей по 2,5 мкл каждой из них в 1 мл стандартного раствора. Далее для каждой из аминокислот рассчитывали среднюю (из пяти измерений) площадь регистрируемого сигнала, приходящуюся на 1 нм, и получали константы для количественной оценки содержания аминокислот в опытных образцах. Общее содержание аминокислот высчитывали суммированием. В таблице и на рисунке приведены средние значения из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки. Для определения сухой массы хвои использовали по 100 растений в каждом варианте эксперимента. Содержание азота и L-аргинина в хвое рассчитывали на тонну сухой массы. Содержание элементов минерального питания (ЭМП) в почве определяли спектрофотометрическим и пламенно-фотометрическим методами [2].

При внесении в почву, под сосну обыкновенную азота и бора, согласно схеме эксперимента, сухая масса хвои повысилась в 2,7 (вариант А) и в 3,5 (вариант Б) раза (соответственно, на 167 и 246 % по сравнению с контролем) (табл.). Повышение прироста хвои под воздействием дополнительного обеспечения азотом и бором свидетельствовало о том, что почва характеризовалась их дефицитом для интенсивного роста сосны. Содержание общего и белкового азота в хвое при внесении азота, особенно в сочетании с бором, также повышалось.

Таблица. Сухая масса хвои сосны обыкновенной, содержание азота и аргинина в хвое в связи с обеспеченностью азотом и бором растений

Показатели	Контроль – без внесения в почву азота и бора	Опыт 1 – в почву внесен азот в дозе $180 \text{ кг га}^{-1}$	Опыт 2 – в почву внесены азот в дозе $180 \text{ кг га}^{-1}$ и бор в дозе $1,5 \text{ кг га}^{-1}$
Сухая масса хвои, % от контроля	100	267	346
Содержание общего азота в хвое, $\text{кг т}^{-1}$	$18,21 \pm 1,43$	$25,19 \pm 1,98$	$28,54 \pm 2,44$
Содержание белкового азота в хвое, $\text{кг т}^{-1}$	$17,40 \pm 1,35$	$23,02 \pm 1,84$	$25,47 \pm 2,06$
Содержание аргинина в хвое, $\text{кг т}^{-1}$	$0,10 \pm 0,01$	$1,26 \pm 0,10$	$2,03 \pm 0,17$

В контроле (без внесения азота и бора в почву) сумма свободных аминокислот в хвое составила  $0,82 \pm 0,07 \text{ кг т}^{-1}$  сухого вещества (рис.). В составе свободных аминокислот хвои определены 19 аминокислот. В наибольшем количестве были представлены глутаминовая кислота (15 % от суммы аминокислот) и аргинин (12 %). Глутаминовая кислота занимает центральное место в обмене аминокислот растений, синтезируется активнее, чем другие аминокислоты и является универсальным донором и акцептором аминогруппы и углеродного скелета в превращениях азотных соединений [6]. Аргинин является основной запасующей азот аминокислотой в хвое сосны обыкновенной в течение большей части года [16].

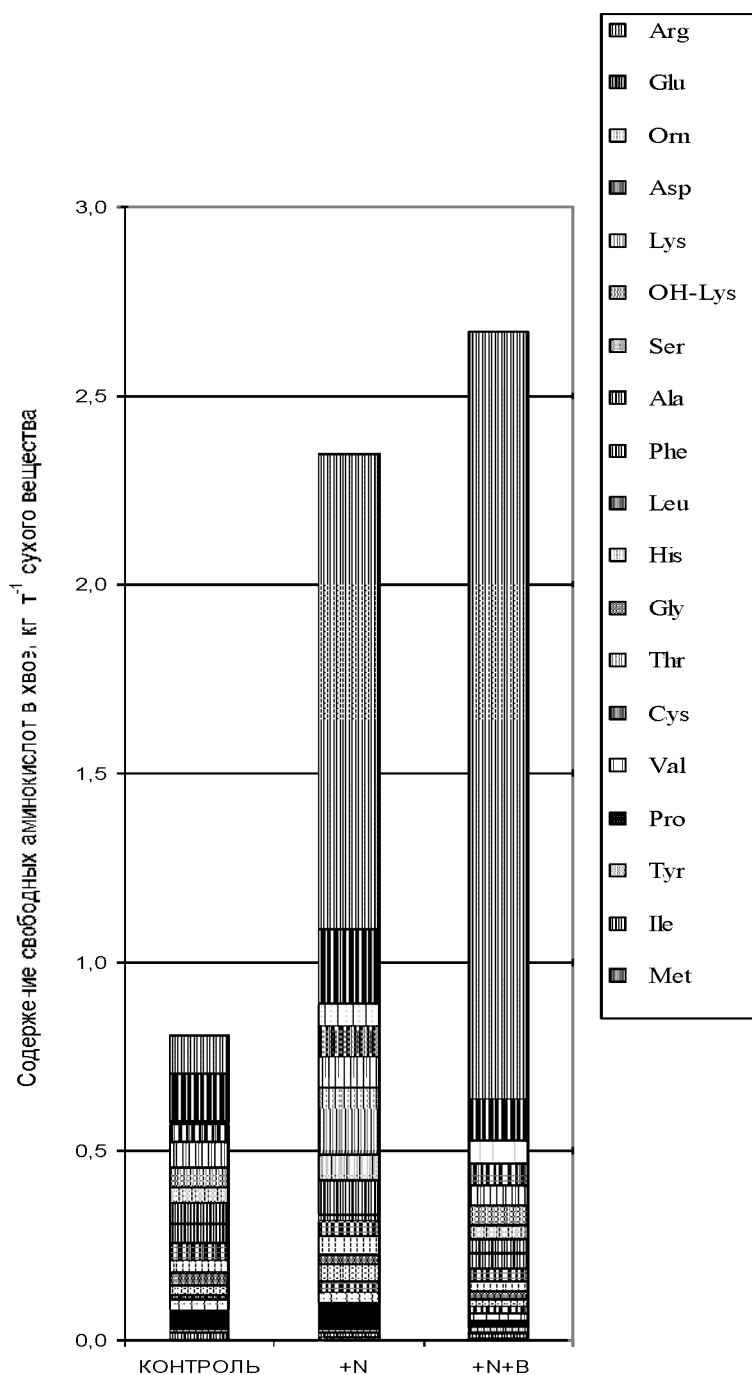


Рисунок. Влияние обеспеченности азотом и бором сосны обыкновенной на содержание свободных аминокислот в хвое, кг т<sup>-1</sup> сухого вещества

Дополнительное обеспечение растений азотом, особенно в сочетании с бором, повысило содержание суммы свободных аминокислот в хвое, соответственно, до  $2,35 \pm 0,21$  и  $2,67 \pm 0,24$  кг т<sup>-1</sup> сухого вещества. В опытных вариантах достоверно не изменялось содержание глицина, метионина, изолейцина, лейцина, тирозина и гистидина. В двух опытных вариантах содержание аргинина, орнитина, лизина и цистеина повышалось по сравнению с контролем. Уровень ОН-лизина, глутаминовой и аспарагиновой кислот, аланина, серина, треонина и пролина повышался при внесении в почву азота и снижался при использовании азота в сочетании с бором. Содержание валина достоверно не изменялось при внесении в почву азота, а при использовании азота и бора – снижалось. Количество

фенилаланина в хвое снижалось в варианте с внесением азота и повышалось в варианте с использованием азота и бора. При внесении в почву азота сумма свободных аминокислот без учета аргинина в хвое повысилась, а в варианте с внесением в почву азота и бора – понизилась. Предположительно, понижение суммы свободных аминокислот, без учета аргинина, происходило в результате стимуляции белкового синтеза, поскольку содержание белкового азота при этом повышалось.

Повышение суммы аминокислот в хвое опытных растений произошло преимущественно за счет L-аргинина. Его содержание в хвое составило в контроле  $0,1 \pm 0,01$  кг т<sup>-1</sup> сухой массы, в опыте с использованием азота –  $1,26 \pm 0,10$ , с использованием азота и бора –  $2,03 \pm 0,17$  кг т<sup>-1</sup> сухой массы (табл., рис.). Таким образом, уровень L-аргинина в хвое в расчете на единицу сухого вещества увеличился по сравнению с контролем при внесении в почву азота, а также азота и бора, соответственно, в 12,2 и 19,7 раз и составил 53 и 76 % от общего содержания аминокислот.

Распределение азота между растворимыми фракциями в значительной степени зависит от обеспеченности растений азотом, фосфором и другими ЭМП. Рибулозо-1,5-бисфосфат-карбоксилаза/оксигеназа (Рубиско), аминокислоты и аммоний могут рассматриваться как соединения, в которых преимущественно накапливается азот, но аккумулируются они в органах и тканях при различных условиях [17]. С увеличением обеспеченности растений фосфором содержание Рубиско увеличивается, а при высоких дозах азота и низкой обеспеченности фосфором, избыточный азот накапливается в форме азота аминокислот и аммония.

В случае незначительного или краткосрочного воздействия азотом растения реагируют увеличением интенсивности синтеза белка, если другие элементы питания доступны в достаточном количестве [15]. Высокие дозы азота или долгосрочные воздействия азотом в сосновых древостоях приводят к изменениям в механизме детоксикации избытка азотных соединений. Во избежание накопления токсичного аммиака в растительных клетках, ассимилируемые соединения азота включаются в состав свободных аминокислот, преимущественно в состав L-аргинина, имеющего наиболее низкое по сравнению с другими аминокислотами отношение C/N (1,5) [15]. В литературе показано, что семена сосны обыкновенной накапливали и запасали до 80 % азота в форме L-аргинина в случае, если синтез белка был ограничен факторами, отличными от доступности азота [14]. Увеличение содержания аргинина и глутамина в хвое сосны обыкновенной, наблюдавшееся в 25-летнем и в 60–80-летнем древостоях, указывало на поступление избыточного количества азота в хвойное растение [15]. Необходимо учитывать, однако, что состав и содержание свободных аминокислот в хвое может варьировать в пределах кроны, имеет сезонную, суточную динамику, зависит от внешних воздействий [14, 16, 11, 10]. При внесении в течение 17 лет избыточного количества азота под деревья сосны обыкновенной в условиях Северной Швеции отмечалось значительное повышение уровня L-аргинина в хвое [16]. Максимальное количество аминокислоты в хвое в сезонной динамике было отмечено в феврале. Содержание свободного L-аргинина в хвое сибирской (Picea abies), выращиваемой в вегетационных сосудах с уровнем азотного питания, в 4 раза превышающем оптимальное, значительно увеличивалось (до 2 % сырого веса) [13]. Отмечалось увеличение содержания и других аминокислот с высоким содержанием азота – орнитина и лизина. При дефиците фосфора у сосны обыкновенной также повышалось содержание L-аргинина в хвое [16].

Высокий уровень L-аргинина и других аминокислот в органах растений можно рассматривать как чувствительный биохимический индикатор разбалансированности их минерального питания. При высоком по сравнению с другими ЭМП поступлении азота в хвойное растение, часть его органы и ткани не способны использовать для синтеза белков и запасают в форме аминокислот с высоким содержанием азота, прежде всего в форме L-аргинина. Дополнительное обеспечение бором хвойного растения ускоряет процессы роста и вместе с тем усиливает дефицит других ЭМП, что приводит к повышению накопления L-аргинина в хвое.

Регулирование азотного и борного обеспечения сосны обыкновенной позволяет в десятки раз повысить содержание свободного L-аргинина в хвое за один вегетационный период. При этом повышается также прирост биомассы хвои и содержание в ней общего и белкового азота. Древесная зелень, обогащенная L-аргинином, может использоваться для производства биологически активных препаратов лечебно-профилактического и кормового назначения [1, 17]. Повышение содержания L-аргинина в хвое путем регуляции минерального питания растений открывает новые возможности использования древесной зелени в качестве сырья для получения биологически активных веществ.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аминокислоты в медицине. Киев. 1982. 200 с.
2. Аринушкина С.В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1970. 487 с.
3. Волкова Т.Г. Биотехнология. Новосибирск. 1999. 252 с.
4. Дахно П.С. Влияние иммуностимуляторов L-аргинина и РНК на иммунный статус коров при фасциозе // Вісник Полтавського державного сільськогосподарського інституту. 2000. № 5. С. 32–34.
5. Кибаленко А.И. Значение бора в метаболизме растительной клетки // Микроэлементы в обмене веществ растений. Киев, 1976. С. 93–125.
6. Кретович В.И. Обмен азота в растениях. М., 1972. 528 с.
7. Левин Э.Д., Ренях С.М. Переработка древесной зелени. М., 1984. 120 с.
8. Плесиков Б.И. Практикум по биохимии растений. М., 1976. 256 с.
9. Рыбак К.В., Сливинская Е.А., Саврасова Е.А., Ахвердян В.З., Клячко Е.В., Машко С.В., Дорошенко В.Г., Айрих Л.Г., Леонова Т.В. Способ получения L-аминокислот с использованием бактерий, принадлежащих к роду *Escherichia* // Патент на изобретение № 2304615, РФ. 2005.
10. Чернобровкина И.И. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб., 2001. 175 с.
11. Чикина И.Ф. Азотный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л., 1985. С. 57–82.
12. Ягодни В.И. Основы химии и технологии переработки древесной зелени. Л., 1981. 224 с.
13. Engvild K.C. The «Red» Decline of Norway Spruce or «Røde Rødgraner» – Is it Ammonium Overload or Top-Dying? // Riso National Laboratory. April. 2005. 16 p.
14. Gezelius K., Nasholm T. Free amino acids and protein in Scots pine seedlings cultivated at different nutrient availabilities // Tree Physiology. 1993. Vol. 13. № 1. P. 71–86.
15. Huhn B.G., Schulz H. Contents of free amino acids in Scots pine needles from field sites with different levels of nitrogen deposition // New Phytol. 1996. Vol. 134. P. 95–101.
16. Nasholm T., Ericsson A. Seasonal changes in amino acids, protein and total nitrogen in needles of fertilized Scots pine trees // Tree Physiology. 1990. Vol. 6. P. 267–281.
17. Warren C. R., Adams M.A. Phosphorus affects growth and partitioning of nitrogen to Rubisco in *Pinus pinaster* // Tree Physiology. 2002. Vol. 22. P. 11–19.

## EFFECT OF INTRASPECIFIC COMPETITION ON THE ACTIVITY OF ENZYMES INVOLVED IN THE METABOLISM OF GLUTAMIC ACID IN KAMBIAL ZONE OF PINUS SYLVESTRIS L.

*Deych K.O., Sudachkova N.E., Milyutina I.I.*

V.N. Sukachev Institut of forest SB RAS, 660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok 50 – Institut of forest,  
8 (391) 2-49-46-14, E-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Abstract. The 6–7 aged biogroups of pine trees (*Pinus sylvestris* L.) with density 1, 10 and 40 tree·m<sup>-2</sup> were investigated. It is shown that an increase of density of planting causes a decrease in the linear and radial sizes of trees and change dynamic and level of enzymes activity of  $\gamma$ -aminobutyric and glutamic acids metabolism. The revealed specific change of dynamic  $\gamma$ -aminobutyric acid can be used as biochemical indicator of phytocenotic stress.

## ВЛИЯНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ НА АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В МЕТАБОЛИЗМЕ ГЛУТАМИНОВОЙ КИСЛОТЫ, В ПРИКАМБИАЛЬНОЙ ЗОНЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

*Дейч К.О., Судацкова Н.Е., Милюткина И.И.*

Институт леса им. В.И.Сукачева СО РАН, 660036, г. Красноярск, Академгородок 50, строение 28 – Институт леса,  
(391) 2-49-46-14, E-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Растительные сообщества, сформированные на территориях с нарушенным ландшафтом (гари, брошенные сельскохозяйственные угодья, урбанизированные и промышленные территории), приобре-

тают особое значение в связи с увеличением таких площадей. Особенно актуально это в лесостепной зоне Сибири. Поэтому весьма важным становится вопрос о восстановлении лесной растительности таких территорий лесообразующими древесными видами-эдификаторами, способными в дальнейшем дать полноценное лесное сообщество с ценными для лесовозобновления и лесозаготовки породами деревьев.

Рост древесных ценозов происходит на фоне разнообразных взаимодействий между растениями, основными из которых являются конкурентные отношения, в том числе внутривидовые. Степень и характер взаимодействий растений в сообществе зависит от густоты ценоза. [5]. Густота является определяющим фитоценоотическим фактором в жизни лесных экосистем и имеет важное хозяйственное значение, она определяет структурный состав молодняков и продуктивность. Взаимное угнетение растений в высокополнотных насаждениях увеличивается в чистых, одновозрастных насаждениях, вследствие чего, всегда встречаются господствующие, угнетенные и переходные между ними растения. Состояние деревьев при такой усиленной внутривидовой конкуренции можно рассматривать как фитоценоотический стресс.

В основе механизма ответных реакций растений на давление абиогенной и биогенной составляющих внешней среды лежат физиолого-биохимические процессы, детерминированные биологически (эволюционно и генетически) [1].

Важное место в ответных метаболических реакциях растений занимают превращения свободных аминокислот, среди которых ключевая роль принадлежит глутаминовой кислоте и её производным. Заманчивой представляется идея судить о состоянии растения по изменению активностей ферментов, контролирующих эти превращения.

В последнее время актуальным становится вопрос о биохимической индикации стрессового состояния на ранних стадиях роста и развития ценоза и появления в нем неконкурентоспособных особей. Такими индикаторами могут являться стрессовые метаболиты. К числу стрессовых метаболитов, являющихся производными глутаминовой кислоты, наряду с такими аминокислотами как пролин и аргинин [6], часто относят  $\gamma$ -аминомасляную кислоту (ГАМК) [7], которая является непротеиногенной аминокислотой и, очевидно, представляет собой менее доступный резерв аминного азота, так как она не используется непосредственно для синтеза белка. Глутаминовая кислота и ГАМК преобладают в составе свободных аминокислот сосны обыкновенной в некоторых тканях, например в камбии, где содержание этих двух кислот достигает 50–70 % от суммы свободных аминокислот [2, 3].

Увеличение содержания ГАМК наблюдается во многих растениях под влиянием разного рода стрессов: анаэробноз, затопления, недостатка воды или минеральных веществ, низкой температуры, радиации, физических воздействий, низких значений pH, раневого стресса [4, 5]. Показано, что ГАМК является модулятором ионного транспорта в растениях и участвует в передаче стрессовых сигналов [7].

Образование и взаимопревращения глутаминовой кислоты и ГАМК контролируется рядом ферментов, одни из которых участвуют в синтезе глутаминовой кислоты: глутаматсинтаза (глутамин + оксоглутаровая кислота  $\rightarrow$  глутаминовая кислота) (ЕС 1.4.1.14.) (ГС), глутаматдегидрогеназа ( $\alpha$ -кетоглутаровая кислота  $\rightarrow$  глутаминовая кислота) (ЕС 1.4.1.2.) (ГДГ), глутаминаза (глутамин  $\rightarrow$  глутаминовая кислота) (ЕС 3.5.1.2.) (ГА), другие обеспечивают ее дальнейшие метаболические превращения: глутаматдекарбоксилаза (катализирует реакцию глутаминовая кислота  $\rightarrow$   $\gamma$ -аминомасляная кислота) (4.1.1.15) (ГДК), глутаминсинтетаза (глутаминовая кислота  $\rightarrow$  глутамин) (ЕС 6.3.1.2.) (ГСТ), изоцитратдегидрогеназа (оксоглутарат  $\rightarrow$  изоцитрат) (ЕС 1.1.1.42) (ИДГ) [7, 8]. Благодаря совместному действию этих ферментов катализируется включение аминокрупп в состав аминокислот (схема).

Цель данного исследования – сравнительное изучение активности ферментов, контролирующих метаболизм глутаминовой кислоты и ГАМК в камбиальной зоне сосны обыкновенной в условиях внутривидовой конкуренции разной степени напряженности.

Объектом исследования служил 6–7-летний естественный самосев сосны (*Pinus sylvestris* L.), растущий на площади, вышедшей из сельскохозяйственного пользования, на серой лесной почве в 45 км севернее Красноярска. Опытные экземпляры отбирали по положению в биогруппах: свободно растущие (1 экз·м<sup>-2</sup>), средне загущенные (10 экз·м<sup>-2</sup>), сильно загущенные (40 экз·м<sup>-2</sup>).

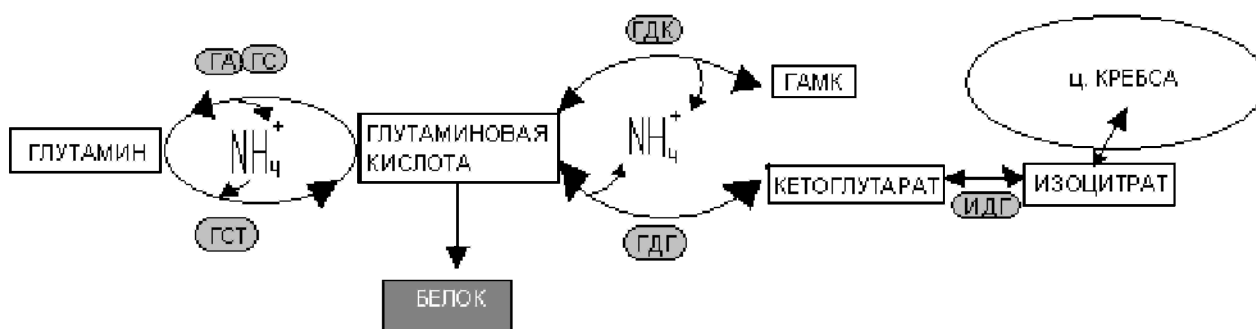


Схема. Метаболизм глутаминовой кислоты в тканях растений.

Для анализа в течение сезона вегетации 4 раза (июнь, июль, август, сентябрь) из разных биогрупп отбирали деревья, со стволиков которых удаляли кору с флоэмой, собирали слой камбия и неодревесневшей ксилемы и немедленно замораживали при  $-80^{\circ}\text{C}$ . Для определения активности ферментов навеску образца (2 г) растирали с трис-буфером pH 7,5 (для ГСТ, ГС, ГДГ, ИДГ) и pH 8 (для ГА), и цитрат-фосфатным буфером pH 6,5 (для ГДК). Далее образец экстрагировали 30 мин. при температуре  $8^{\circ}\text{C}$ , затем центрифугировали 30 мин. при 8000 g и очищали ферментный экстракт на колонке с Сефадекс-50. Далее в полученных элюатах определяли активность ферментов спектрофотометрически по образованию продуктов реакции.

При определении активности глутаматдекарбоксилазы нами был модифицирован метод О. Хьюда с соавторами [9], в основу которого заложена реакция образования ГАМК из глутаминовой кислоты при помощи фермента ГДК.

Повторность измерений трехкратная. Достоверность различий полученных результатов оценивали по критерию Стьюдента.

Как показал анализ морфометрических характеристик деревьев, с ухудшением условий роста происходило снижение радиального и линейного годовых приростов (табл.), причем различия в диаметре ствола в выделенных группах разной густоты достигали пятикратной величины. При этом показатели плотности и влажности древесины увеличивались в 1,4 и 1,2 раза, соответственно.

Результаты морфометрических измерений, позволившие четко разделить деревья по биогруппам, указывают на замедление радиального роста при усилении конкуренции. Наибольшее влияние стресс оказал на диаметр корневой шейки из-за уменьшения ширины годовичного кольца под давлением конкуренции.

Таблица. Морфометрические параметры модельных деревьев

Параметр	Густота, экз·м <sup>-2</sup>		
	1	10	40
Высота, см	257 ± 11	230 ± 5	95 ± 3
Диаметр корневой шейки, см	6,1 ± 0,1	4,1 ± 0,3	1,2 ± 0,1
Ширина годовичного кольца, мм	3,3 ± 0,2	1,9 ± 0,1	0,9 ± 0,1
Длина верхушечного побега, см	68,5 ± 5,0	54,5 ± 1,7	34,0 ± 1,6
Длина хвои, см	8,4 ± 0,1	6,4 ± 0,1	5,5 ± 0,1
Влажность древесины, %	38,7 ± 0,2	38,9 ± 0,2	46,9 ± 0,1
Плотность древесины, г·см <sup>-3</sup>	0,32 ± 0,02	0,38 ± 0,03	0,44 ± 0,09

Изучение активности ферментов при разной степени загущения насаждений показало, что пик активности глутаматдегидрогеназы за сезон приходится на середину июля у всех групп деревьев, причем у сильно загущенных деревьев активность в 2 раза ниже, чем у двух остальных групп. У средне загущенных деревьев активность ГДГ выше, чем у свободно растущих в 2 раза в июне и в 1,3 раза в июле, а к августу эта разница исчезает (рис. 1А). К середине сентября значения активности у выделенных групп деревьев различаются незначительно между собой, при этом происходит снижение активности в 1,2, 3,3 и 3 раза от начальной активности с усилением конкуренции между деревьями.



Для глутаматсинтазы пик активности приходится также на середину июля во всех исследованных биогруппах, при этом деревья со средней степенью угнетенности отличаются повышенной в 1,5 раза, а у самых загущенных пониженной в 1,5 раза активностью фермента в сравнении со свободно растущими деревьями (рис. 1Б). К концу сезона вегетации активность фермента значительно снижается – от стартового значения в начале сезона у свободно растущих и средне загущенных биогрупп деревьев (в 3,3 раза) и практически до нуля у самых загущенных деревьев.

Показатели активности глутаминазы по сезону различаются значительно и в крайних точках достигают 8-10-кратных перепадов значений с характерным пиком в середине вегетационного периода и резким снижением активности фермента к концу вегетации (рис. 1В).

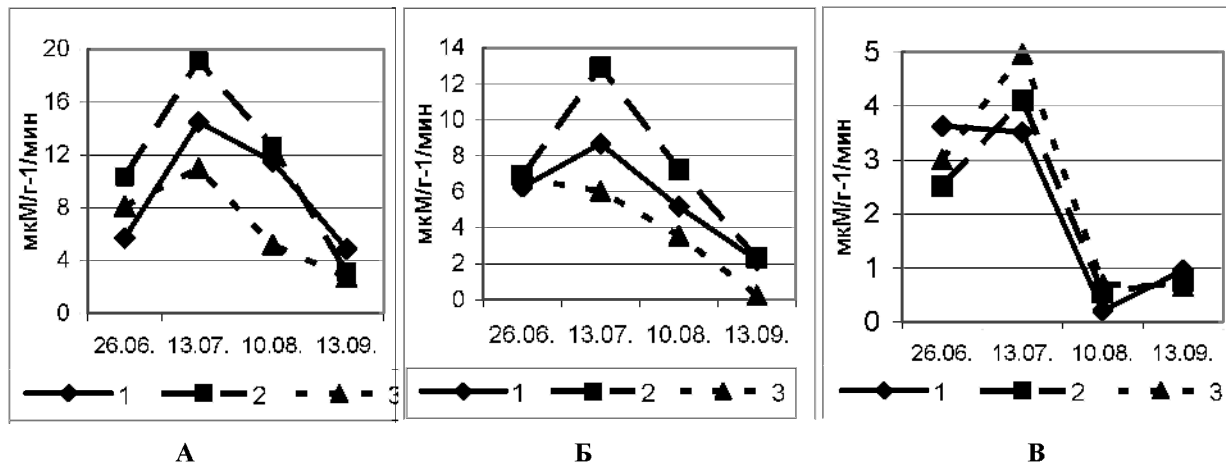


Рисунок 1. Активность глутаматдегидрогеназы (А), глутаматсинтазы (Б) и глутаминазы (В) в камбиальной зоне ствола в течение сезона.

(1 – свободно растущие, 2 – средне загущенные, 3 – сильно загущенные).

Таким образом, пик активности глутаматдегидрогеназы, глутаматсинтазы и глутаминазы, ответственных за синтез глутаминовой кислоты, приходится на период активной вегетации в июле у всех деревьев. Причем, если в камбиальной зоне деревьев с минимальной и средней густотой в биогруппах активности ГДГ и ГС существенно выше чем в условиях максимальной густоты, то для последних более существенным становится путь образования глутаминовой кислоты с участием глутаминазы.

Активность глутаминсинтетазы в конце июня у самых угнетенных деревьев превышена в 6 раз и на протяжении всего сезона остается выше, чем у остальных биогрупп деревьев (рис. 2А). При этом значения активности фермента у менее загущенных биогрупп различаются незначительно по сезону, и у всех деревьев происходит снижение активности ГСТ к концу сезона вегетации. Повышенная активность глутаминсинтетазы у наиболее угнетенных особей, катализирующая образование глутамина, свидетельствует об усиленном депонировании аминного азота в течение всего сезона. Источником свободных аминокрупп, освобождающихся в процессе лигнификации, является фенилаланин, к ним добавляются и неиспользованные для синтеза белка аминокруппы.

Активность глутаматдекарбоксилазы у свободно растущих и слабо загущенных деревьев различается незначительно за сезон. Пик активности фермента при любой густоте приходится на середину августа. У сильно загущенных деревьев минимальные отличия от двух предыдущих групп наблюдаются в июне и августе в 1,7 и 2 раза, максимальные – в июле в 3–4 раза от слабо загущенных и свободно растущих деревьев, соответственно (рис. 2Б.). К концу вегетационного периода активность фермента у свободно растущих и слабо загущенных деревьев возвращается на стартовый уровень начала сезона, а у сильно загущенных падает практически до нуля, что, по-видимому, объясняется более ранним завершением лигнификации и переходом в состояние покоя.

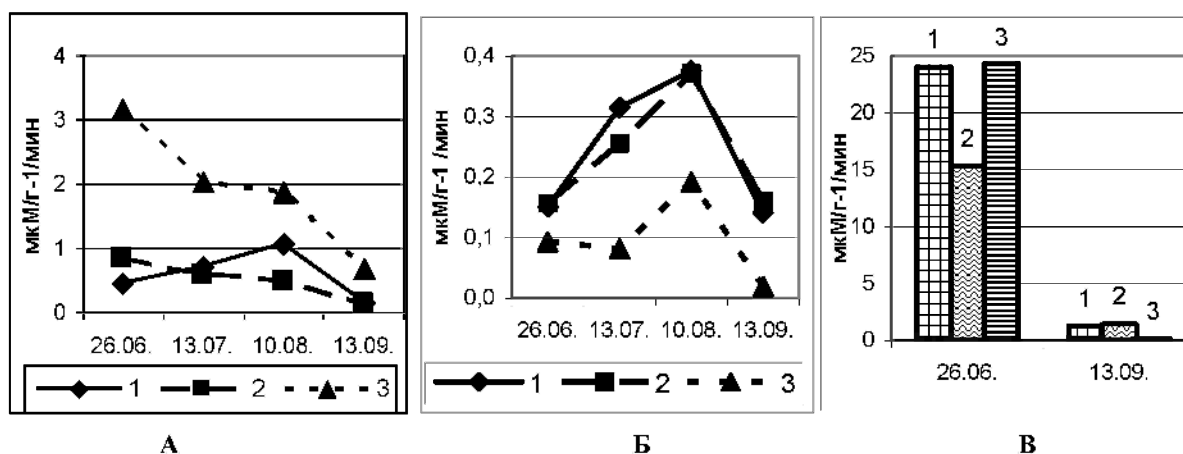


Рисунок 2. Активность глутаминсинтетазы (А), глутаматдекарбоксилазы (Б) и изоцитратдегидрогеназы (В) в камбиальной зоне ствола в течение сезона.

(1 – свободно растущие, 2 – средне загущенные, 3 – сильно загущенные).

Активность изоцитратдегидрогеназы в камбиальной зоне ствола резко снижена в конце сезона (рис. 2В), причем крайние по густоте биогруппы дают сходные значения, а промежуточная между ними биогруппа отличается пониженным в 1,6 раза показателем активности фермента в начале сезона вегетации. Высокий показатель активности изоцитратдегидрогеназы в начале сезона вегетации свидетельствует об активной выработке кетоглутарата – предшественника глутаминовой кислоты.

Все полученные особенности динамик ферментативных реакций могут рассматриваться как результат реакции растений на стрессовое воздействие внутривидовой конкуренции.

Разные по густоте биогруппы деревьев на метаболическом уровне адаптируются к возникшим условиям среды. Между биогруппами существует четкая градация, как по морфометрическим характеристикам, так и по степени активности ферментов глутаминового цикла в зависимости от давления конкуренции.

Для средне угнетенных деревьев активность ферментов в основном выше, чем у свободно растущих. Это может объяснять начальные этапы развития стресса, когда растение активно адаптируется к условиям стесненного роста. У сильно угнетенных деревьев основная ферментативная активность направлена на выживание в экстремальных условиях повышенной конкуренции путем связывания токсичного аминного азота, образовавшегося при синтезе лигнина и не использовавшегося в синтезе белка. При этом наблюдаются разные пути аккумуляции аминокрупп: через глутамин при максимальной густоте и через ГАМК при среднем и минимальном загущении.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С., Собачкин Д.С., Собачкин Р.С. Естественное изреживание разногустотных молодняков в экспериментальных посадках сосны. // Хвойные бореальной зоны. 2008. Вып. 25. № 3–4. С. 244–249.
2. Романова Л.И., Ермолаева М.В. Содержание свободных аминокислот в тканях сосны обыкновенной в зависимости от условий аэрации на верховом болоте // Лесоведение. 1999. № 4. С. 46–51.
3. Судацкова Н.Е., Милютин И.Л., Семенова Г.П. Влияние раннего стресса на состав свободных аминокислот и белков в тканях ствола сосны обыкновенной // Лесоведение. 2001. № 1. С. 32–37.
4. Судацкова Н.Е., Милютин И.Л., Семенова Г.П. Состав свободных аминокислот различных органов и тканей *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica* и *Larix gmelinii* // Растительные ресурсы. 2003. Т.39. Вып.1. С.19–31
5. Сукачев В.Н. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 574 с.
6. Шевякова Н.И. Метаболизм и физиологическая роль пролина при водном и солевом стрессе // Физиология растений. 1983. № 30. С. 768–783.
7. Bown, A.W. and Shelp, B.J. The metabolism and functions of g-aminobutyric acid // Plant Physiol. 1997. 115. P. 1–5.

8. Bowsher C.G., Lacey A.F., Hanke G.T., Clarkson D.T., Saker L.R., Stulen L., Ems M.J. The effect of Glc6P uptake and its subsequent oxidation within pea root plastids on nitrite reduction and glutamate synthesis // *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58. №. 5. P. 1109–1118.

9. Hude O., Wu J.-Y. A rapid method for assaying enzymes whose substrates and products differ by charge. Application to brain L-glutamate decarboxylase // *Journal of Neurochemistry*. 1976. Vol. 21. P. 83–86.

## PEROXIDASE ACTIVITY IN ORGANS AND TISSUES OF TREES OF GENUS BETULA

*Galibina N.A.*<sup>1</sup>, *Tselischeva U.I.*<sup>2</sup>, *Andreev V.P.*<sup>2</sup>, *Sofronova I.N.*<sup>1</sup>, *Fedorova A.P.*<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Forest Research Institute of Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, E-mail: ngalibina@sampo.ru

<sup>2</sup> Petrozavodsk State University, Petrozavodsk

**Abstract.** Curly birch trees with different degrees of manifestation of wood grain figure were studied for the activity of acid and alkaline peroxidases in the phloem and xylem parts of the cambial zone during the growing season. Peroxidase activity in phloem tissues was higher than in xylem tissues in both forms of silver birch. Correlations between peroxidase activity and the intensity of cambial growth were negative. By June, when growth processes commence in the trunk, peroxidase activity dropped significantly compared with May, when cambium was not yet active. Late in July, the prolonged high temperature period resulted in substantial inhibition of cambial activity. The activity of peroxidase, both acid and alkaline forms of the enzyme, rose in this period both in the xylem and in the phloem. High enzyme activity was found only in the tissues of curly-grained trunks. Peroxidase activity in straight-grained plants did not change. Possible pathways of peroxidase involvement in the processes of abnormal morphogeny of woody plants are discussed.

## АКТИВНОСТЬ ПЕРОКСИДАЗЫ В ОРГАНАХ И ТКАНЯХ ДЕРЕВЬЕВ РОДА BETULA

*Галибина Н.А.*<sup>1</sup>, *Целищева Ю.Л.*<sup>2</sup>, *Андреев В.П.*<sup>2</sup>, *Софронова И.Н.*<sup>1</sup>, *Федорова А.П.*<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пуупкинская 11, 185910, Факс: (8142)768160, тел. (8142)768160, E-mail: ngalibina@sampo.ru

<sup>2</sup> Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, пр.Ленина, 33

Исследования механизмов формирования тканей ствола древесных растений, выполненные в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского научного центра РАН, показали, что формирование структурных аномалий древесины и коры происходит под воздействием повышенных концентраций транспортных сахаров в тканях [6]. Известно, что у карельской березы при любом варианте скрещивания родительских форм в потомстве всегда имеют место особи как с узорчатой, так и обычной (безузорчатой) текстурой древесины. Для диагностики узорчатой древесины в потомстве карельской березы был разработан метод, основанный на определении активности пероксидазы лубяной ткани в однолетних сеянцах потомства карельской березы в фазе глубокого покоя [7]. О наличии признаков узорчатой древесины судят по скорости проявления активности пероксидазы, которая находится в обратно пропорциональной зависимости с признаком узорчатости. Пероксидаза (1.11.1.7) – это фермент, способный выполнять многообразные функции в живых организмах. Ему принадлежит ключевая роль в процессе лигнификации [2, 9, 12]. Пероксидаза, наряду с супероксиддисмутазой и каталазой, участвует в защите организма от окислительного стресса [1], контролирует рост растений, их дифференциацию и развитие [10]. Поскольку субстратами пероксидазы могут быть фитогормоны (абсцизовая кислота, гибберелловая кислота, ауксин), фермент может регулировать состав физиологически активных веществ в тканях растения [8, 11]. Несмотря на полифункциональность пероксидаз в растительном организме, исследования пероксидазной активности у взрослых растений карельской березы при формировании структурных аномалий ствола ранее не проводились. В связи с этим целью работы было: изучить активность пероксидазы в тканях ксилемы деревьев карельской березы с разной степенью узорчатости древесины.

Основными объектами исследования являлись деревья карельской березы с узорчатым строением древесины ствола и растения без признаков структурных аномалий. Возраст растений – 40 и 8

лет. Все деревья произрастали в одинаковых почвенно-климатических условиях на Агробиологической станции Карельского научного центра РАН вблизи г. Петрозаводска. Отбор образцов вели в течение вегетационного периода:

- май – распускание листьев (активный ксилемный транспорт);
- июнь – интенсивный прирост ксилемы (активный флоэмный транспорт ассимилятов к камбиальной зоне и ксилеме);
- июль – в связи с отсутствием дождей и высокими температурами в это время имело место преждевременное торможение камбиального роста;
- октябрь – затухание всех ростовых процессов, подготовка растений к состоянию покоя.

На анализ брали почки или листья, из ствольной части препарировали ткани флоэмы и ксилемы. В ткани флоэмы входили клетки камбиальной зоны, материнские клетки флоэмы, проводящая флоэма, в ткани ксилемы – материнские клетки ксилемы и ксилема текущего года. Растительный материал растирали в жидком азоте до однородной массы и гомогенизировали при 4°C в буфере следующего состава: 50 мМ Hepes (pH 7,5), 1 мМ ЭДТА, 1 мМ ЭГТА, 3 мМ DTT, 5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,5 мМ PMSF. После 20-минутной экстракции гомогенат центрифугировали при 10000 g в течение 20 минут. Осадок трехкратно промывали буфером. Объединенный супернатант диализовали при 4°C в течение 18–20 часов против буфера для гомогенизации, разбавленного в 10 раз. В полученном экстракте анализировали ферментативную активность. Активность пероксидазы определяли спектрофотометрически (СФ–2000, Россия) на примере окисления гваякола (орто-метоксифенола) и бензидина. Для определения активности пероксидазы в реакции окисления бензидина использовали реакционную смесь следующего состава: 60 мМ К, Na - фосфатный буфер (pH 7,8), 5,4 мМ перекись водорода и 33,6 мкМ бензидина. В ходе реакции пероксидазного окисления бензидина образуется промежуточное комплексное соединение – бензидиновый синий. Данное соединение является крайне неустойчивым и быстро разрушается. В связи с этим, определение активности пероксидазы производили по изменению концентрации исходного вещества – бензидина. Количество израсходованного бензидина определяли по градуировочной кривой ( $\lambda=282$  нм). Ферментативную активность пероксидазы выражали как: израсходовано мкмоль бензидина/ г сырой ткани. Состав реакционной смеси для определения активности пероксидазы в реакции окисления гваякола был следующий: 60 мМ К, Na - фосфатный буфер (pH 4,9), 2,7 мМ перекись водорода, 22 мМ гваякол. Ферментативную активность пероксидазы определяли по скорости образования продукта реакции тетрагваякола (с учетом коэффициента экстинкции  $\varepsilon_{470\text{нм}} = 0,0266\text{мкМ}^{-1}\text{см}^{-1}$ ) и выражали как: образовалось мкмоль тетрагваякола/ г сырой ткани. Крахмал извлекали из ткани флоэмы хлорной кислотой, его содержание определяли по количеству образованной в результате кислотного гидролиза глюкозы.

*Активность пероксидазы в тканях ствола карельской березы.* Индивидуальные пероксидазы различаются по субстратной специфичности, что связано с изменением заряда и конфигурации фермента и субстрата при разных значениях pH [3]. В нашей работе мы использовали два типа субстрата: бензидин, к которому более высокую специфичность имеют анионные пероксидазы, и гваякол, к нему более высокую специфичность имеют катионные пероксидазы.

У безузорчатых 40-летних растений во флоэме активность пероксидазы в мае была самой высокой, а к июлю наблюдалось снижение ее активности, как для анионных, так и для катионных пероксидаз. В ксилеме, наоборот, наибольшая активность пероксидазы отмечалась в конце июля. В этот период торможения деятельности камбия, вызванного погодными условиями, вероятно, усиливаются процессы дифференциации клеток ксилемы, и повышение активности пероксидазы может быть связано с ее непосредственным участием в лигнификации клеточных оболочек. В подтверждение этого, говорит тот факт, что у 8-летних безузорчатых растений, у которых не наблюдалось явного торможения активности камбия (растения дополнительно поливали в течение сезона) увеличения активности пероксидазы в конце июля не наблюдали. Следует отметить, что у безузорчатых 8-летних растений, активности катионных и анионных пероксидаз на протяжении периода роста (июнь, июль) были очень низкими (рис. 1, 2).

Другая картина наблюдалась в тканях ствола узорчатых деревьев, в них обнаружена высокая активность фермента. Между активностью пероксидазы и интенсивностью камбиального роста получены отрицательные корреляции. Так, к июню, когда в ствольной части начинаются ростовые

процессы, активность пероксидазы существенно снижалась по сравнению с маем, когда камбий еще не активен. В конце июля при торможении камбиальной активности в ксилеме и во флоэме наблюдалось увеличение пероксидазной активности, как для кислых, так и для основных форм фермента (рис. 1, 2). На протяжении вегетационного периода активность фермента в тканях флоэмы была выше по сравнению с тканями ксилемы.

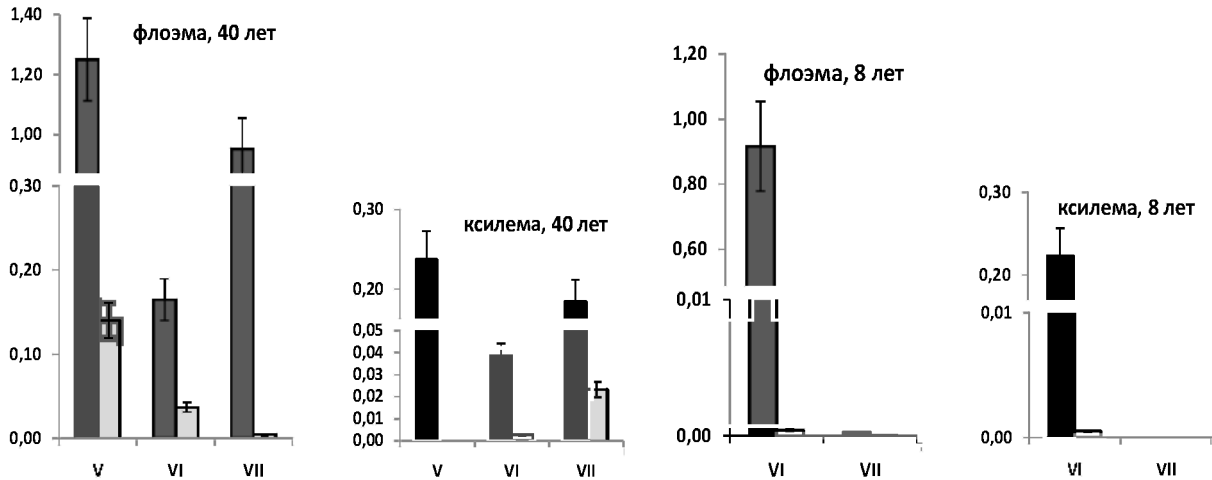


Рисунок 1. Активность пероксидазы (мкмоль образовавшегося тетрагваякола / г сырой ткани) в течение вегетационного периода в тканях ствола карельской березы.

Темные столбики – узорчатые растения, светлые – безузорчатые. По оси абсцисс – дата взятия образцов (месяц), по оси ординат – активность фермента.

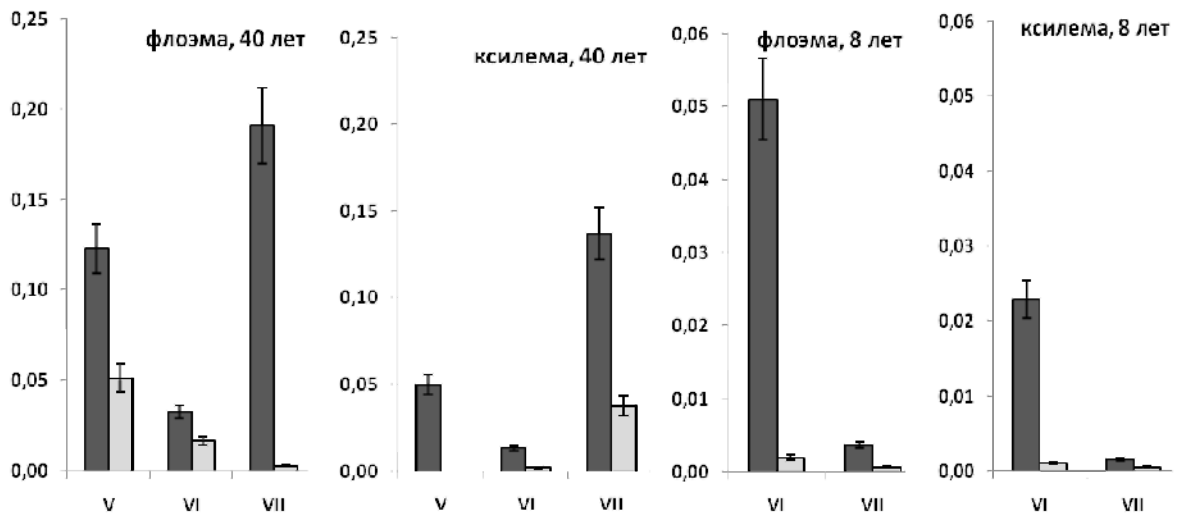


Рисунок 2. Активность пероксидазы (мкмоль израсходованного бензидина / г сырой ткани) в течение вегетационного периода в тканях ствола карельской березы.

Обозначения, как на рис. 1.

Активность пероксидаз сильно зависит от присутствия субстратов. Резкое повышение активности гваяколпероксидазы при торможении камбиальной активности в конце июля у узорчатых растений может быть связано с возрастанием содержания соединений фенольной природы. При изучении физико-химических свойств клеточных стенок тканей ствола было установлено, что у карельской березы с аномальной, узорчатой древесиной, жесткость структуры клеточной стенки выше по сравнению с обычной березой, что обусловлено как большей степенью лигнификации клеток ксилемы, так и увеличением доли поперечных диферуловых мостиков [4].

В опытах с каллюсной тканью табака было показано, что активность изопероксидаз в ней гораздо выше, чем в уже дифференцированных тканях, тогда как в процессе роста и дифференциации клеток гороха происходило увеличение количества изопероксидаз, особенно щелочных [2]. Таким образом, во флоэме у безузорчатых растений к концу июля реакции с участием пероксидаз, вероятно, практически снижаются, а избыток притекающих из листьев метаболитов временно откладывается в виде крахмала (рис. 3). У узорчатых растений, наоборот, высокая пероксидазная активность во флоэме может свидетельствовать об интенсивно идущих процессах роста и дифференциации клеток, об активном фенольном метаболизме и об интенсивном дыхании.

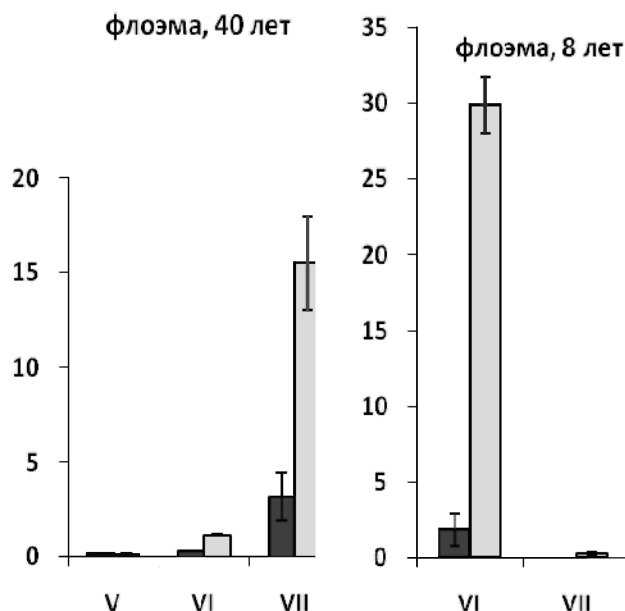


Рисунок 3. Динамика содержания крахмала в течение вегетационного периода во флоэме деревьев карельской березы.

Темные столбики – узорчатые растения, светлые – безузорчатые. По оси абсцисс – дата взятия образцов (месяц), по оси ординат – содержание крахмала (мг/г)

При снижении камбиальной активности у 40-летних растений во флоэме происходит накопление крахмала, причем количество его у безузорчатых растений было в 3,5 раза больше, чем у узорчатых форм.

У 8-летних растений существенное накопление крахмала отмечено только у безузорчатых деревьев в конце июня в период, когда у узорчатых деревьев наблюдалась высокая активность пероксидазы в ствольной части (рис. 3).

**Активность пероксидазы в листьях карельской березы.** У 40-летних деревьев наибольшая пероксидазная активность была в листьях в мае, в период роста листовой пластинки, и в почках в октябре, когда идет подготовка к состоянию глубокого покоя (рис. 4А). В периоды роста и дифференциации тканей ствола (июнь, июль), когда лист выступает в качестве донора вновь синтезированных органических веществ, активность фермента снижалась. В это время наблюдалось увеличение содержания крахмала (рис. 5А), что может свидетельствовать об интенсивном фотосинтезе. Отличия между двумя формами растений наблюдались только в период торможения камбиальной деятельности, у узорчатых деревьев была выше активность пероксидазы, и больше накапливалось крахмала в листьях.

У 8-летних растений динамика активности пероксидазы в листьях была схожей с таковой у взрослых деревьев (рис. 4Б). Следует отметить, что активность пероксидазы в листьях 8-летних и 40-летних растений была значительно ниже, чем в тканях ствола. В июне, в период предшествующий активному синтезу вторичной клеточной стенки в тканях ксилемы 8-летних растений, происходило существенное накопление в листьях крахмала, причем у узорчатых форм количество его было выше (рис. 5Б). Таким образом, можно заключить, что накопление сахаров в листьях сопровождалось снижением пероксидазной активности.

Известно, что на процесс дифференциации и рост клеток существенное влияние оказывают фитогормоны. Для развития проводящих элементов ксилемы необходим ауксин, а проводящих эле-



ментов флоэмы гиббереллин [13]. С одной стороны, ауксин, как регулятор многих физиологических процессов, является индуктором пероксидазы [5]. С другой стороны, ауксин относят к специфическим субстратам пероксидаз растений, и может подвергаться окислению кислородом, которое катализируется пероксидазой [8]. Окисление ауксина пероксидазой способствует генерации свободных радикалов, и, как следствие, активизации перекисного окисления липидов. В семенах эти процессы сопровождаются возрастанием дыхания, повышением общего уровня метаболизма [2, 8].

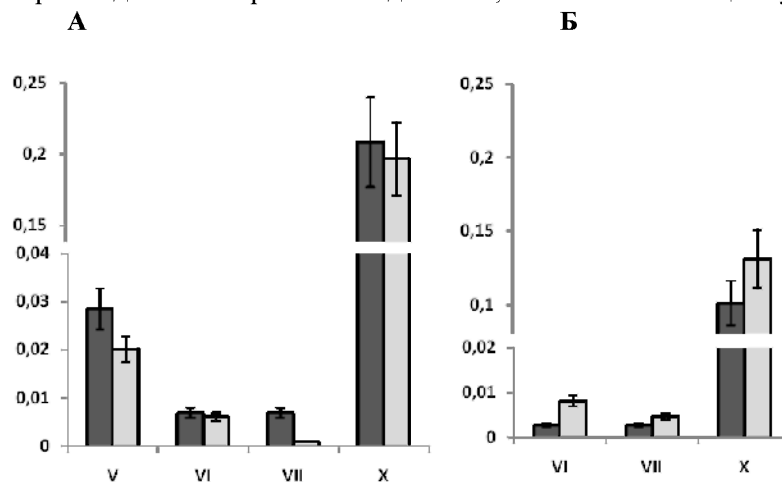


Рисунок 4. Активность пероксидазы (мкмоль образовавшегося тетрагваякола / г сырой ткани) в течение вегетационного периода в листьях 40-летних (А) и 8-летних (Б) деревьев карельской березы.

Обозначения, как на рис. 1.

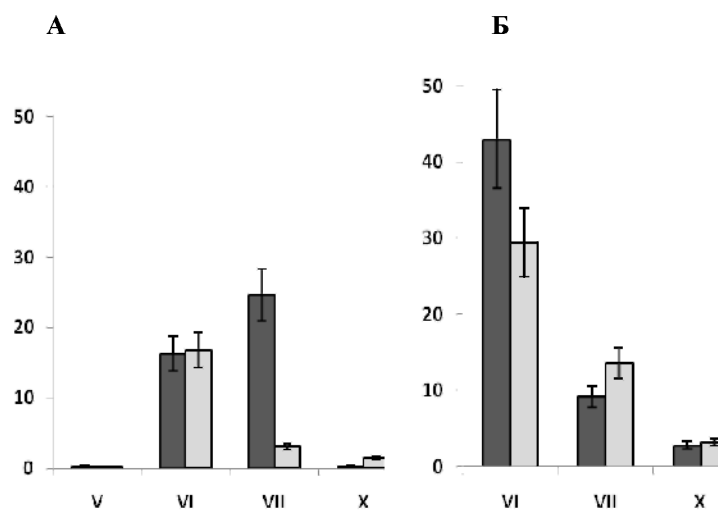


Рисунок 5. Динамика содержания крахмала (мг/г) в течение вегетационного периода в листьях 40-летних (А) и 8-летних (Б) деревьев карельской березы.

Обозначения, как на рис. 3

Таким образом, в тканях ствола с узорчатым строением была обнаружена высокая ферментативная активность пероксидаз, которая изменялась в течение вегетационного сезона. У безузорчатых растений активность пероксидазы так сильно не изменялась. Наблюдаемые нами изменения активности пероксидазы на разных фазах развития указывают на ее активное участие в метаболических процессах.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев И.М. Функции вакуоли в клетках высших растений // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 777–778.
2. Андреева В.А. Фермент пероксидаза: участие в защитном механизме растений. М.: Наука, 1988. 128 с.
3. Газарян И.Г., Хушпульян Д.М., Тишков В.И. Особенности структуры и механизма действия пероксидазы растений // Успехи биологической химии. 2006. Т. 46. С. 303–322.
4. Галибина Н.А., Терехова Е.Н. Свойства клеточных оболочек тканей ствола *Betula pendula* Roth // Мат. Всерос. конф. «Дендрэкология и лесоведение». Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. 2007.

5. Кулаева О.И. О регуляции экспрессии генов в растительных клетках // Физиология растений. 1978. Т. 25. № 5. С. 990–1008.
6. 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.
7. Попов В.К., Авраменко Р.С., Филоненко Е.В. Способ диагностики узорчатой древесины карельской березы // Описание изобретения к патенту российской федерации. 1996. № 2063679.
8. Рогожин В.В. Peroксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов. СПб.: ГИОРД, 2004. 240 с.
9. Шарова Е.И. Клеточная стенка растений. СПб.: СПбГУ, 2004. 156 с.
10. Borchert R. Time Course and Spatial Distribution of Phenylalanine Ammonia Lyase and Peroxidase Activity in Wounded Potato Tuber Tissue // Plant Physiol. 1978. Vol. 62. P. 789–793.
11. Gove J.P., Hoyle M.C. The isozymic similarity of indoleacetic acid oxidase to peroxidase in bich and horseradish // Plant Physiol. 1975. Vol. 56. P. 684–687.
12. Fry S.C. Phenolic components of the primary cell wall and their possible role in the hormonal regulation of growth // Planta. 1979. Vol. 146. P. 343–351.
13. Wareing P.F., Phillips I.D.J. Growth and differentiation in plants. Oxford: Pergamon Press. 1981. 343 p.

## ENZYMES OF SUCROSE METABOLISATION DURING FORMATION OF ABNORMALITIES IN CURLY BIRCH

*Galibina N.A.<sup>1</sup>, Krasavina M.S.<sup>2</sup>, Novitskaya L.L.<sup>1</sup>, Sofronova I.N.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Forest Research Institute of Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, ngalibina@sampo.ru

<sup>2</sup> Institute of Plant Physiology Russian Academy of Sciences, Moscow

**Abstract.** We studied the activity of apoplastic (ApIn), vacuolar (Vacln), cytoplasmic (Ctn) invertases and sucrose synthase (SS) in trunk tissues of curly birch trees with figured and straight grain over the growing season. ApIn activity in phloem tissues was higher compared with other enzymes that break down sucrose. Its values were the highest in May and during the plants' preparation for dormancy. During high cambium activity and secondary cell wall formation ApIn activity in the phloem dropped significantly. In this period, SS activity in the xylem grew notably. Differences in the distribution of enzyme activity were found between curly birch trees with figured trunk wood and the plants with no abnormalities. Abnormal sections featured high ApIn activity throughout the growing season. In plants with normal wood texture, the sucrose synthase pathway of sucrose metabolisation prevailed during active growth over the invertase pathway.

## ФЕРМЕНТЫ МЕТАБОЛИЗАЦИИ САХАРОЗЫ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ АНОМАЛИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

*Галибина Н.А.<sup>1</sup>, Красавина М.С.<sup>2</sup>, Новицкая Л.Л.<sup>1</sup>, Софронова И.И.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пушкинская 11, 185910, Факс: (8142)768160, тел. (8142)768160, ngalibina@sampo.ru

<sup>2</sup> Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, ул. Ботаническая, 35

Аномальная древесина карельской березы формируется в результате отклонений в деятельности камбия, ее рисунок образуется за счет характерных аномальных вкраплений прослоек паренхимной ткани. 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 [1, 2]. Была сформулирована гипотеза о том, что нарушение дифференциации камбиальных производных может возникать в местах с избыточным содержанием сахаров, в частности сахарозы [5]. Метаболизация сахарозы в растительных тканях происходит через ее ферментативное расщепление с участием инвертазы или сахарозосинтазы [3, 4, 8]. С одной стороны, эти ферменты участвуют в создании концентрационного градиента сахарозы в месте разгрузки флоэмы, необходимого для поддержания транспорта ассимилятов в камбиальную зону. С другой стороны, соотношение активностей этих ферментов

определяет включение расщепляемой ими сахарозы в различные метаболические пути и, как следствие, может определять направление дифференциации камбиальных производных. Мы предположили, что нарушения процессов дифференциации материнских клеток ксилемы и флоэмы у карельской березы связаны с изменением соотношения активностей инвертазы и сахарозосинтазы в отдельных участках ствола. Поэтому целью работы было выявление соотношения инвертазного и сахарозосинтазного путей метаболизации сахарозы в процессе формирования структурных аномалий тканей древесины карельской березы.

Исследование активности ферментов метаболизации сахарозы проводили на деревьях карельской березы с узорчатым строением древесины ствола и растениях без признаков структурных аномалий. Возраст растений 40 лет. Все деревья произрастали в одинаковых почвенно-климатических условиях. Отбор образцов вели в течение вегетационного периода:

- май – распускание листьев (активный ксилемный транспорт);
- июнь – интенсивный прирост ксилемы (активный флоэмный транспорт ассимилятов к камбиальной зоне и ксилеме);
- июль – в связи с отсутствием дождей и высокими температурами в это время имело место преждевременное торможение камбиального роста;
- октябрь – затухание всех ростовых процессов, подготовка растений к состоянию покоя.

Из ствола берез препарировали ткани флоэмы, ксилемы и камбиальной зоны, растирали в жидком азоте до однородной массы и гомогенизировали при 4°C в буфере следующего состава: 50 мМ Hepes (pH 7,5), 1 мМ ЭДТА, 1 мМ ЭГТА, 3 мМ DTT, 5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,5 мМ PMSF. После 20-минутной экстракции гомогенат центрифугировали при 10000 g в течение 20 минут. Осадок троекратно промывали буфером. Осадок и объединенный супернатант диализовали при 4°C в течение 18–20 часов против буфера для гомогенизации, разбавленного в 10 раз. Осадок использовали для определения апопластной (связанной с клеточными стенками) инвертазы, а супернатант – цитоплазматической и вакуолярной инвертазы и сахарозосинтазы. Активности ферментов определяли после инкубации полученного препарата при 30°C в течение 30 минут. Инкубационная среда для определения активности инвертазы содержала 100 мМ ацетатный буфер, pH 4,7 (апопластный и вакуолярный фермент) или 50 мМ Hepes, pH 7,5 (цитоплазматическая инвертаза), концентрация сахарозы – 25 мМ. Количество образовавшейся в процессе инкубации глюкозы определяли глюкозооксидазным методом. Инкубационная среда для определения активности сахарозосинтазы содержала 70 мМ Hepes (pH 7,4), 5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 1 мМ уридиндифосфат, 1 мМ пиродифосфат, 1 мМ НАДФ, 50 мМ сахарозу, 1 U глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, 2 U фосфоглюкомутаза. Активность сахарозосинтазы определяли в направлении распада сахарозы спектрофотометрически по восстановлению НАДФ [10]. Активность инвертазы и сахарозосинтазы выражали в нмоль распавшейся сахарозы на г сырой ткани. Крахмал извлекали из ткани флоэмы хлорной кислотой, его содержание определяли по количеству образованной в результате кислотного гидролиза глюкозы.

**Активность ферментов метаболизации сахарозы у безузорчатых деревьев.** На деревьях карельской березы с нормальным строением древесины в течение сезона вегетации в тканях ствола была исследована активность инвертазы (Инв, ЕС 3.2.1.26), фермента, гидролизующего сахарозу до моносахаров (глюкозы и фруктозы), и активность сахарозосинтазы (СС, ЕС 2.4.1.13), фермента, приводящего к расщеплению сахарозы до фруктозы и уридиндифосфоглюкозы (УДФГ).

В мае, когда основным акцептором ассимилятов являются распускающиеся листья, во флоэме были обнаружены высокие активности кислых инвертаз. Активность апопластной инвертазы достигала 13000 нмоль/г сырой ткани, вакуолярной инвертазы – 1100 нмоль/г сырой ткани, а цитоплазматической – только 316 нмоль/мг белка. Еще менее активной была сахарозосинтаза. В тканях ксилемы в этот период невысокую активность проявляли только кислые инвертазы, тогда как активности цитоплазматической инвертазы и сахарозосинтазы не определялись совсем (рис. 1).

В конце июня, в период активных ростовых процессов, во флоэме на фоне снижения активности апопластной инвертазы происходило возрастание активности цитоплазматических ферментов. В ксилеме активность апопластной инвертазы не изменялась, но проявлялась высокая активность сахарозосинтазы, которая не выявлялась в начале вегетации. Значения ее достигли 20000 нмоль/г сырой ткани (рис. 1). В это время основная масса вновь синтезированных ассимилятов тратится на процессы роста и формирования тканей ксилемы.

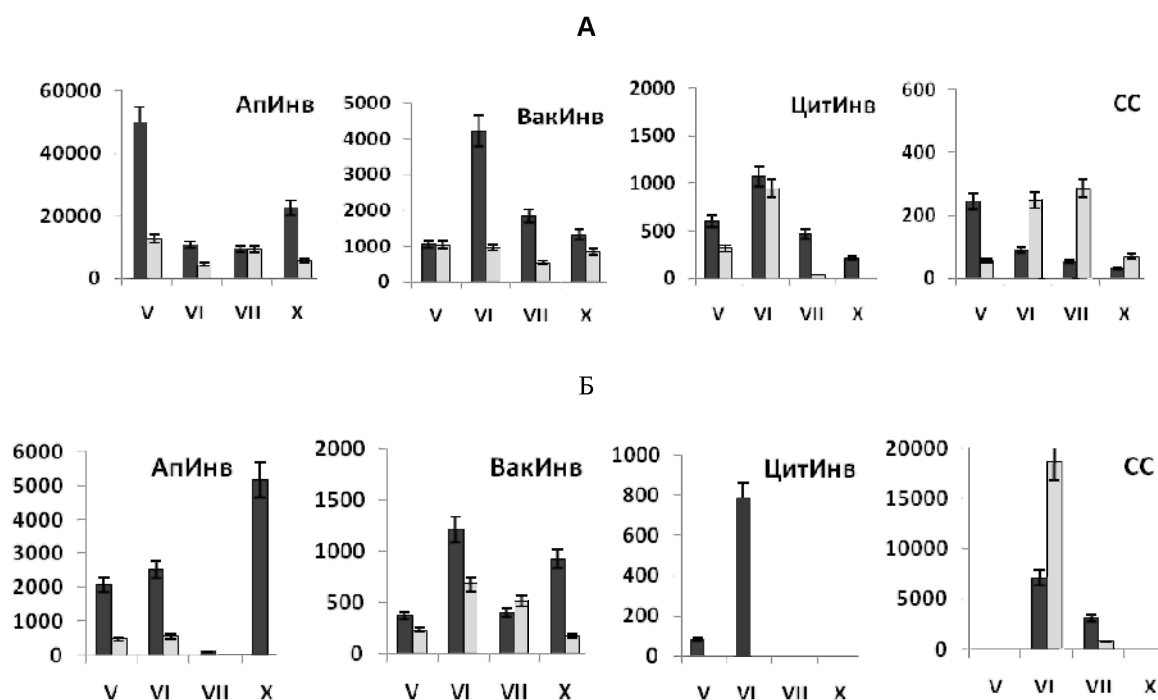


Рисунок 1. Активность ферментов метаболизма сахарозы в тканях флоэмы (А) и ксилемы (Б) 40-летних деревьев в течение вегетационного периода.

АпИнв, ВакИнв, ЦитИнв – апопластная, вакуолярная и цитоплазматическая инвертазы. СС – сахарозсинтаза. Темные столбики – узорчатые растения, светлые – безузорчатые. По оси абсцисс – дата взятия образцов (месяц), по оси ординат – активность ферментов (нмоль распавшейся сахарозы/г сырой ткани).

Середина и конец июля в нашем исследовании – это период торможения деятельности камбия, вызванного погодными условиями. Отсутствие дождей в течение июля и высокие температуры, вероятно, способствовали также снижению темпа развития вторичной стенки и лигнификации. Вероятно, этим можно объяснить снижение в ксилеме активности сахарозсинтазы (в 24 раза) и практически полное исчезновение апопластной инвертазы. Во флоэме апопластная инвертаза была даже более активной, чем в июне, но снижалась активность вакуолярной и, особенно, цитоплазматической инвертазы. Снижение активностей двух последних форм инвертазы соответствует затуханию процессов роста клеток растяжением. При этом заметно возросла активность сахарозсинтазы, что может отражать использование сахарозы для синтеза нерастворимых углеводов. Так, например, в этот период происходит накопление крахмала (рис. 2).

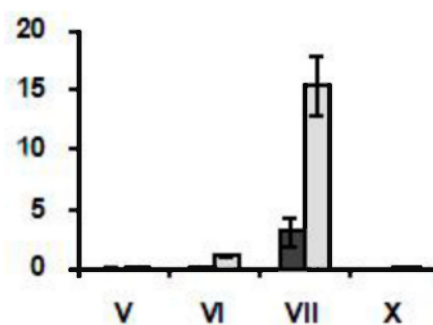


Рисунок 2. Динамика содержания крахмала в течение вегетационного периода в тканях флоэмы 40-летних узорчатых (темные столбики) и безузорчатых (светлые столбики) деревьев карельской березы.

В октябре во флоэме были активны только кислые инвертазы (вакуолярная и апопластная), но значения их активности были ниже, чем в мае. В ксилеме активность метаболизирующих сахарозу ферментов была близка к нулю за исключением вакуолярной инвертазы.

*Активность ферментов метаболизации сахарозы деревьев с узорчатым строением древесины.* В тканях ствола узорчатых растений также наибольшей активностью отличалась апопластная инвертаза. Во флоэме узорчатых деревьев ее активность значительно превышала таковую во флоэме безузорчатых растений. В мае значения ее были самыми высокими за весь сезон вегетации. Еще одна отличительная особенность узорчатых деревьев – это высокая активность вакуолярной инвертазы во флоэме, ее значения повышались в период активных ростовых процессов и достигали 4200 нмоль/г сырой ткани. В июле, в условиях торможения ростовых процессов, во флоэме узорчатых растений активности вакуолярной и цитоплазматической инвертазы снижались. В октябре происходило резкое падение активности этих ферментов.

На фоне высоких активностей инвертазы во флоэме активность сахарозосинтазы в ксилеме узорчатых деревьев была в 3 раза ниже по сравнению с безузорчатыми. Максимальную ее активность, как и у безузорчатых растений, наблюдали в июне, к июлю активность снижалась, но не столь резко, как у растений с нормальным строением древесины. Следует отметить, что у узорчатых растений высокая активность апопластной инвертазы наблюдалась и в тканях ксилемы, особенно в октябре месяце, когда ее значения достигали 5750 нмоль/г сырой ткани (рис. 1).

Изучение активности ферментов метаболизации сахарозы показало, что ярко выраженной характеристикой ферментативной активности тканей березы является высокая активность апопластной инвертазы, что свидетельствует о важной роли апопласта в разгрузке флоэмы. Особенно высокую активность инвертазы клеточной стенки обнаружили в тканях ствола узорчатых растений. И во флоэме, и в ксилеме на протяжении вегетационного сезона она значительно превышала активность в стволах без выраженного узорчатого строения древесины. Более высокая активность апопластной инвертазы – первое отличительное свойство ферментативной активности тканей ствола узорчатых растений.

Основная функция инвертазы клеточной стенки – участие в разгрузке флоэмы и поддержании тем самым концентрационного градиента между донором и акцептором ассимилятов. Активный флоэмный транспорт у древесных растений наблюдается с началом экспорта ассимилятов из листа. Лист березы становится донором ассимилятов после достижения 50 % своего окончательного размера [7], поэтому в мае у березы флоэма еще бездействует. Однако в это время идет интенсивный ксилемный транспорт. Вода восходящего ксилемного потока поступает в клетки и ткани всего ствола. При этом в цитоплазме активируется гидролиз полимерных компонентов, что может приводить к повышению концентрации сахарозы. Обнаруженные высокие значения активности апопластной инвертазы в мае свидетельствуют о большой концентрации сахарозы в апопласте в этот период, особенно у растений с узорчатой древесиной. Вероятно, функция апопластной инвертазы в мае – это участие в мобилизации запасных веществ. Образующиеся моносахара могут возвращаться в клетку вместе с водными потоками, повышая тем самым тургорное давление и поддерживая дыхание. Однако основная масса сахарозы и образующихся при ее расщеплении гексоз по градиенту концентрации перемещаются по апопласту до ксилемы и с ксилемным потоком поступают к развивающимся листьям, главным акцепторам в этот период.

Характерно, что второй пик активности апопластной инвертазы наблюдался в октябре. Повышение активности апопластной инвертазы может быть связано с накоплением в стволе в результате осеннего оттока ассимилятов из кроны сахарозы. В этот период идет подготовка растения к состоянию покоя, и сахароза, которая у березы не является запасным метаболитом [6], расщепляется вакуолярной и апопластной инвертазами с образованием моносахаров, которые, вероятно, возвращаются в клетки паренхимы и идут на синтез запасных биополимеров. Этот процесс также более активен у узорчатых растений и, очевидно, способствует запасанию большего количества веществ в тканях ствола. Осенью наблюдали самую высокую активность апопластной инвертазы и в тканях ксилемы узорчатых растений, когда безузорчатые растения не проявляли активности этого фермента. Этот факт можно связать с наличием в тканях ксилемы узорчатых растений аномальных прослоек паренхимы, где также могут откладываться запасные вещества.

В период активных ростовых процессов бросается в глаза более высокая активность вакуолярной инвертазы флоэмы узорчатых растений. При торможении ростовых процессов в конце июля, активность вакуолярной инвертазы во флоэме узорчатых и безузорчатых растений резко снижалась. Высокая активность кислой инвертазы в течение длительного времени смещает соотношение

сахароза/гексозы в сторону накопления гексоз и тем самым способствует индукции клеточных делений [9]. В данной связи можно предположить, что высокая активность апопластной и вакуолярной инвертазы у узорчатых растений, возможно, является причиной увеличения числа паренхимных клеток в зоне проводящей флоэмы. Кроме того, образующиеся гексозы являются субстратом для внутриклеточных синтезов, что коррелирует с накоплением в паренхимных клетках проводящей флоэмы узорчатых растений большого количества липидных и танниновых включений [2, 5]. Таким образом, высокая активность инвертазы, очевидно, может приводить к усилению функции запасаения через образование запасных веществ и увеличение числа запасающих клеток.

В июне–июле активно фотосинтезирующие листья являются донорами ассимилятов, а основным местом потребления метаболитов становится камбиальная зона и формирующиеся клетки ксилемы и флоэмы. При дифференциации элементов вторичной ксилемы ведущим процессом является формирование клеточной оболочки. В этот период в ксилеме происходила активация сахарозосинтазы, активность которой у безузорчатой березы превышала активность всех форм инвертазы. Распад сахарозы по сахарозосинтазному пути в основном связан с анаболическими процессами, в которых УДФГ сразу поступает на синтез ряда структурных компонентов, например микрофибрилл целлюлозы [9, 11]. Можно заключить, что у узорчатых деревьев в местах аномалий формирование тканей ксилемы происходило менее интенсивно, чем у безузорчатых растений.

Наконец, можно заметить еще одну особенность активности ферментов во флоэме узорчатых растений. В тканях безузорчатых растений в течение вегетации происходило нарастание активности сахарозосинтазы, которая в конце периода активного роста даже превышала активность цитоплазматической инвертазы. Наоборот, у узорчатых растений цитоплазматическая инвертаза всегда была более активной, чем сахарозосинтаза. Такое различие в соотношении активности цитоплазматических ферментов может быть связано с различными путями использования сахарозы в паренхимных клетках флоэмы узорчатых и безузорчатых растений. У узорчатых берез в период активного роста во флоэмной паренхиме, по данным электронной микроскопии [5], накапливаются липиды и таннины, а у безузорчатых – крахмал, последнее подтверждено результатами наших исследований.

Сравнение растений по суммарной активности ферментов, метаболизирующих сахарозу, во флоэме и ксилеме показало, что количество расщепленной сахарозы у узорчатых форм значительно превосходило таковое у безузорчатых растений в обеих тканях (табл.). Исключение составлял июнь, когда наблюдали высокие значения активности сахарозосинтазы у безузорчатых деревьев. Можно заключить, что у узорчатых форм карельской березы количество сахаров во флоэме на протяжении всего периода вегетации было более высоким. Это может быть связано с более интенсивным притоком сахарозы из ассимилирующих и запасающих тканей, причину которого предстоит выяснить.

Таблица. Суммарное количество метаболизированной сахарозы за 30 мин, нмоль/мг белка

40 лет	Узорчатые растения		Безузорчатые растения	
	флоэма	ксилема	флоэма	ксилема
Май	51768,9	2547,5	14198,1	727,9
Июнь	16063,1	11632,8	6653,5	19889,3
Июль	11718,9	3652,5	10392,4	1276,4
Октябрь	24091,4	6100,2	6662,5	172,3

Таким образом, между деревьями карельской березы с узорчатым строением древесины ствола и растениями без признаков аномалий обнаружены отличия в распределении активности расщепляющих сахарозу ферментов. Можно предположить, что в аномальных участках высокая активность апопластной инвертазы в начале вегетации способствует более активной мобилизации запасных метаболитов ствола, в период активного роста – интенсивной флоэмной разгрузке, при подготовке к периоду покоя – синтезу запасных питательных веществ. Накопление гексоз в результате активности апопластного, вакуолярного и цитоплазматического ферментов вызывают индукцию деления клеток паренхимы и активизацию в них синтеза запасных метаболитов. У растений с нормальным строением древесины преобладание в период активного роста сахарозосинтазного пути метаболизации сахарозы над инвертазным способствует появлению большего количества УДФГ-глюкозы, которая идет на формирование оболочек клеток ксилемы и не приводит к разрастанию паренхимной ткани коры.



Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 09-04-01643-а, № 09-04-90735-моб\_ст и № 10-04-90834-моб\_ст.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Барильская Л.А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботанический журнал. 1978. Т. 63. № 6. С. 805–811.
2. Барильская Л.А., Ахтио И.Т. Особенности строения коры березы карельской // Проблемы комплексного использования древесины и охраны природы. Петрозаводск. 1981. С. 4–5.
3. Кретович В.И. Биохимия растений. М.: Высш. шк., 1986. 503 с.
4. Курсанов А.И. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
5. Новицкая Л.И. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Рос. акад. наук, Карел. науч. центр, Ин-т леса. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
6. Новицкая Л.И., Галибина И.А. Транспортная и запасная формы сахаров у березы повислой (*Betula pendula* Roth) // Матер.междун.конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск. 2011.
7. Цельшикер Ю.И., Малкина И.С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев // Физиология растений. 1986. Т. 33. № 5. С. 935–940.
8. Copeland L. Enzymes of sucrose metabolism // Methods Plant Biochem. 1990. № 3. P. 73–85.
9. Sturm A., Tang G-Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning // Trends Plant Sci. 1999. № 4. P. 401–407.
10. Xu D.-P., Sung S.-J. S., Loboda T., Kormanik P. P., and Black C. C. Characterization of sucrolysis via the uridine diphosphate and pyrophosphate-dependent sucrose synthase pathway // Plant Physiol. 1989. Vol. 90. P. 635–642.
11. Winter H., Huber U. Regulation of sucrose metabolism in higher plants: localization and regulation of activity of key enzymes // Crit Rev. Plant Sci. 2000. Vol. 19. P. 31–67.

### BIOCHEMICAL AND STRUCTURAL FEATURES OF TREES OF GENUS *BETULA* AT INITIAL STAGES OF ITS ONTOGENY

*Galibina N.A., Sofronova I.N.*

Forest Research Institute of Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, E-mail: ngalibina@sampo.ru

**Abstract.** On two-year-old seedling plants of genus *Betula* it is shown, that a silver birch and a downy birch already at early stages ontogeny, differ among themselves on strategy of distribution metabolite. At silver birches of both forms the bulk of assimilates are directed toward trunk tissues to satisfy cambial growth demands. Formation of conducting system goes on a background of the high metabolic status. At a usual silver birch accumulation of carbohydrates results in formation of thick-walled vessels of xylem with strong lignified cellular walls. At the Karelian birch intensive accumulation of saccharose in phloem can break cambial activity, resulting in the future to formation of structural anomalies of wood. At a downy birch the attracting cent of photoassimilate the crone is fluffy. Accumulation of carbohydrates in leaves can lead to decrease in intensity of photosynthesis and as consequence to reduction of intensity of transpiration and water-conductivity of xylem. In result, in a trunk are formed less lignified cells of xylem, in comparison with a silver birch.

### БИОХИМИЧЕСКИЕ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ РОДА *BETULA* L. НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

*Галибина Н.А., Софронова И.Н.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пуупкинская 11, 185910, Факс: (8142)768160, тел. (8142)768160, E-mail: ngalibina@sampo.ru

Весь жизненный цикл древесных растений, делится на большое количество качественно различающихся, с характерными морфологическими особенностями периодов – этапы онтогенеза: эмбриональный, ювенильный, имматурный, виргинильный, зрелости, старости. Ювениль-

ный, имматурный, виргинильный периоды составляют период молодости растений – это период, когда происходит заложение, рост и развитие вегетативных органов. Известно, что общие изменения возникают на основе свойственного данному виду растения генетически обусловленного хода жизненных процессов в онтогенезе, но они могут существенно изменяться под влиянием внешних условий. Многолетние исследования представителей рода *Betula* L. показали, что повышение уровня сахарозы в проводящей флоэме приводит к нарушению деятельности камбия и формированию в этих зонах аномальных по строению проводящих тканей [5]. Именно на ранних этапах онтогенеза ярко проявляется роль компетенции, т. е. готовности специфически реагировать на то или иное индуцирующее воздействие. Исходя из этого, исследование проводили на растениях рода *Betula* второго года жизни. Целью исследования было изучить некоторые показатели водного обмена и содержание метаболитов углеводной природы в органах и тканях сеянцев рода *Betula*.

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 использовали растения березы пушистой (*B. pubescens* Ehrh.). Возраст исследуемых растений – 2 года. Растения были выращены из семян, полученных в результате контролируемого опыления деревьев с ярко выраженными признаками узорчатости (Финляндия), в одинаковых почвенно-климатических условиях на Агробиологической станции КарНЦ РАН. На этом этапе онтогенеза у растений карельской березы еще не выражены признаки узорчатой древесины. Отбор образцов проводили в июле, в период активного роста. Биологическая повторность составляла 5 деревьев.

Для определения интенсивности транспирации у срезанных листьев использовали модернизированный весовой метод [6], водопроводимость побегов определяли по [2], для анатомического исследования тканей коры и древесины использовали краситель красильный прочный фиолетовый (0,05 %-й водный раствор) [1].

Для биохимического анализа листья отбирали с укороченных (брахибластов) и ростовых (ауксибластов) побегов, ткани флоэмы и ксилемы препарировали со ствольной части. Фиксацию растительного материала проводили жидким азотом с последующим лиофильным высушиванием. Для выделения углеводов сухую навеску образца измельчали, помещали в выпарительную чашечку и экстрагировали дважды 80 % этиловым спиртом при 50°C в течение 30 минут. Спиртовые экстракты объединяли и упаривали на водяной бане при температуре 35–40°C [3]. Полученный сухой остаток, содержащий моно-, ди- и олигосахариды растворяли в 3–5 мл (в зависимости от предполагаемого количества углеводов) бидистиллированной воды и фильтровали через бумажные фильтры. Полученный фильтрат подвергали тщательной очистке методом твердофазной экстракции (ТФЭ), для освобождения от мешающих компонентов, таких как пигменты, полисахариды, различные соли и органические кислоты. Для этого растворы образцов пропускали через мембранные фильтры (d=25mm, 0.45µm, Nylon) (ProFill, Германия), а потом через картриджи для ТФЭ (NH<sub>2</sub>, 500mg/6ml, 55µm, 70A) (Phenomex Strata, USA). Содержание растворимых углеводов в фильтрате анализировали на ВЭЖХ (высокоэффективной жидкостной хроматографической) системе серии «Стайер» (Аквион, Россия) при следующих условиях: колонка – Rezex RCM-Monosaccharide (Phenomex, США), элюент бидистиллированная вода, скорость потока элюента – 0,6 мл/мин, детектор – рефрактометр. Критерием идентификации пиков служило время удерживания стандартных веществ (Panreac, Испания). Крахмал из листьев извлекали хлорной кислотой, его содержание определяли по количеству образованной в результате кислотного гидролиза глюкозы.

**Лист – как донор ассимилятов.** Содержание растворимых углеводов в листьях у березы пушистой было выше по сравнению с березой повислой как с ауксибластов, так и с брахибластов (рис. 1). При этом в листьях березы пушистой преобладала арабиноза. Известно, что арабиноза образуется при декарбоксилировании галактуроновой кислоты, относится к пентозам и не может участвовать в синтезе сахарозы. В растении арабиноза представлена, главным образом, в составе высокомолекулярных полисахаридов арабианов, арабиногалактанов и арабиногалактановых белков, а в составе 3-гликозида кверцетина (авикулярин) присутствует в листьях расте-

ний [4]. Возможно, накопление арабинозы у березы пушистой может быть связано с переводом избыточного количества фотосинтантов в листьях в гемицеллюлозы и гликозиды. Помимо арабинозы, в листьях с брахибластов у березы пушистой накапливается ксилоза. Ксилоза в растениях содержится в качестве эргастического вещества («пассивные продукты» протопласта), а также в составе гемицеллюлоз клеточных стенок [4]. В листьях с ауксибластов ксилоза не накапливалась, зато было высокое содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы. В отличие от брахибластов, на которых развернувшиеся листочки сразу приступают к обеспечению ассимилятами вторичного (камбиального) роста ветвей и ствола, ауксибласты растут в длину в течение всего вегетационного периода, и основную массу ассимилятов тратят на обеспечение собственного роста и развития [8]. Вероятно, в активно растущих ауксибластах ксилоза используется для построения клеточной стенки, а накопление в большом количестве углеводов может свидетельствовать об их активном притоке.

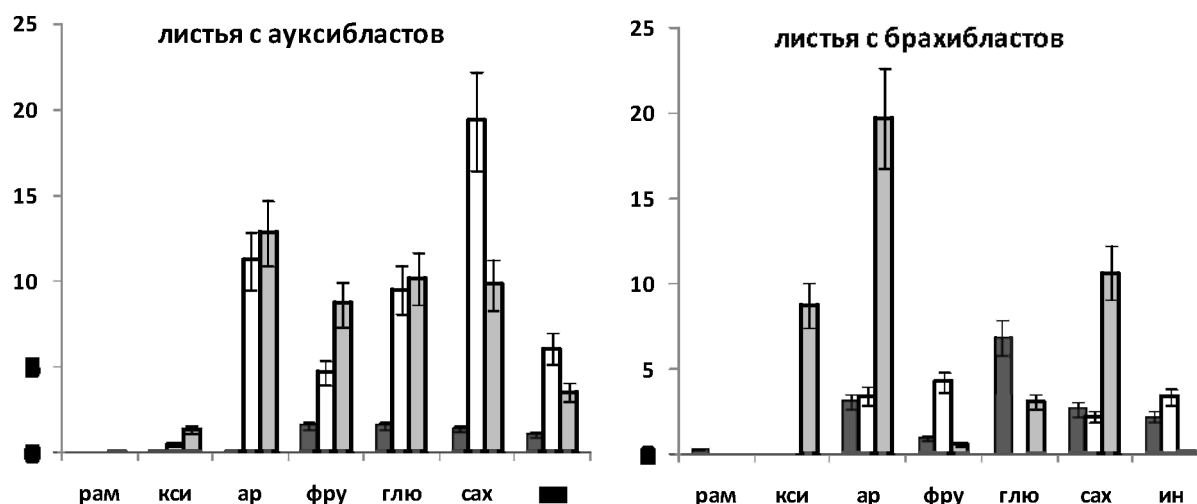


Рисунок 1. Содержания растворимых углеводов (мг/г) в листьях с брахибластов и ауксибластов у сеянцев 2-го года.

*B. pendula var. carelica* – черные столбики, *B. pendula var. pendula* – белые столбики, *B. pubescens Ehrh.* – серые столбики.

У обычной березы повислой в листьях, взятых с брахибластов, в небольших количествах присутствовали арабиноза, фруктоза, сахароза и инозит. В листьях с ауксибластов, наоборот, содержание углеводов было высоким, особенно сахарозы, количество которой достигало 20 мг/г. Преобладание сахарозы, основной транспортной формы углерода у березы, может свидетельствовать об ее активном поступлении в растущие ауксибласты.

У карельской березы содержание углеводов, особенно в листьях с ауксибластов, было самым низким. Лишь в листьях с брахибластов присутствовали глюкоза (7 мг/г), арабиноза (4 мг/г), сахароза (3 мг/г).

Таким образом, у березы пушистой основное количество углеводов было сосредоточено в листовом аппарате в виде моносахаров. У березы повислой, вероятно, преобладает отток ассимилятов в стволую часть.

Изучение интенсивности устьичной транспирации листа у сеянцев березы показало, что максимальные ее значения были у растений карельской березы ( $150\text{--}200 \text{ гН}_2\text{О} \times \text{см}^{-2} \times \text{час}^{-1}$ ). У обычной березы повислой интенсивность транспирации равнялась  $120\text{--}170 \text{ гН}_2\text{О} \times \text{см}^{-2} \times \text{час}^{-1}$ , а у березы пушистой ее значение было минимальным –  $110\text{--}150 \text{ гН}_2\text{О} \times \text{см}^{-2} \times \text{час}^{-1}$  (рис. 2А). Транспирация листа зависит от устьичной проводимости. Накопление избытка метаболитов в листьях может оказывать отрицательное влияние на активность фотосинтетического аппарата, и как результат, приводить к ограничению устьичной проводимости [7]. Нами было установлено, что в листьях березы пушистой содержание крахмала значительно выше по сравнению с карельской и обычной березой повислой (рис. 2Б).

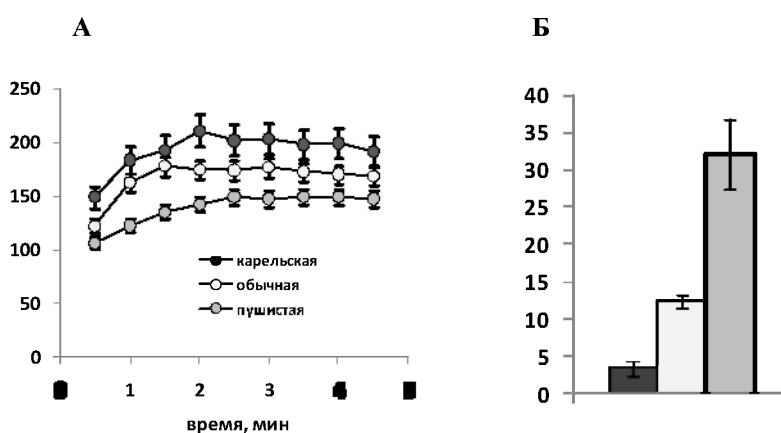


Рисунок 2. Интенсивность транспирации ( $\text{гH}_2\text{O} \times \text{см}^{-2} \times \text{час}^{-1}$ ) (А) и содержание крахмала (мг/г) (Б) в листьях деревьев рода *Betula*.

**Ствол – как акцепторная зона.** Изучение состава углеводных соединений в тканях ствола деревьев березы показало (рис. 3), что у березы повислой по сравнению с березой пушистой содержание углеводов было выше. Между двумя формами березы повислой наблюдались различия в распределении углеводов по тканям ствола. Так, у обычной березы углеводы в виде моносахаров равномерно распределялись по тканям флоэмы и ксилемы, с преобладанием в ксилеме, где в этот период идут активный рост и утолщение клеточных оболочек. В тканях ствола карельской березы основная масса углеводов накапливалась в виде сахарозы во флоэме, причем распределение моносахаров между тканями ствола было такое же, как и у обычной березы. Таким образом, уровень метаболитов, притекающих по флоэме в камбиальную зону, у березы повислой выше, чем у березы пушистой.

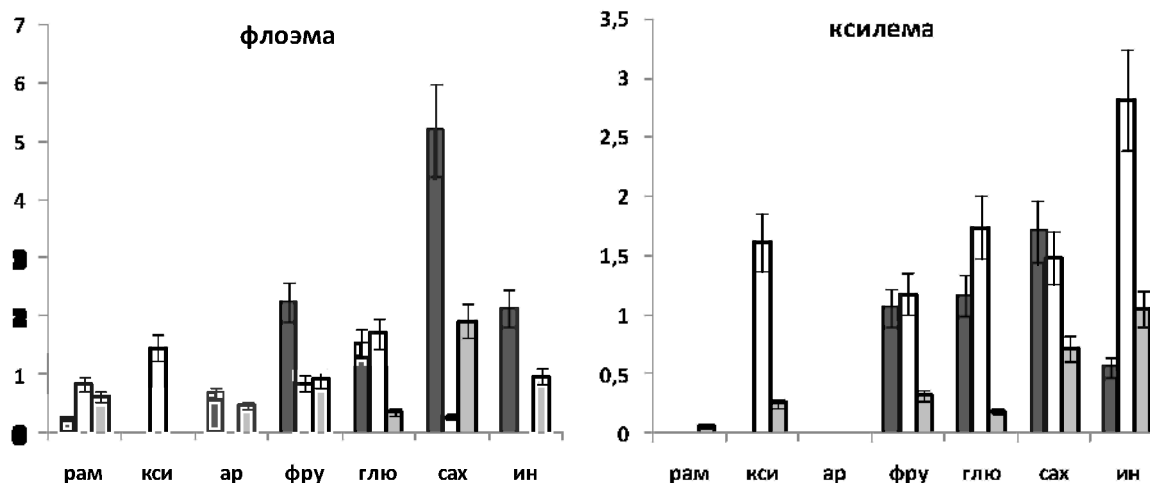


Рисунок 3. Содержания растворимых углеводов (мг/г) в тканях флоэмы и ксилемы у сеянцев 2-го года. Обозначения как на рис. 1.

Высокое содержание метаболитов в стволе карельской березы могло быть причиной того, что водопроводимость побегов у нее была самая большая и составила  $3,12 \text{ г воды за час через } 1 \text{ см}^2$ . В проведение воды у карельской березы была задействована, в основном, древесина второго года жизни (рис. 4). У березы пушистой водопроводимость была самая низкая ( $2,57 \text{ г воды за час через } 1 \text{ см}^2$ ), проводящие элементы у нее равномерно размещались по стволу. Водопроводимость побега обычной березы повислой составила  $2,93 \text{ г воды за час через } 1 \text{ см}^2$ , в проведении воды задействована древесина как второго, так и первого года жизни.

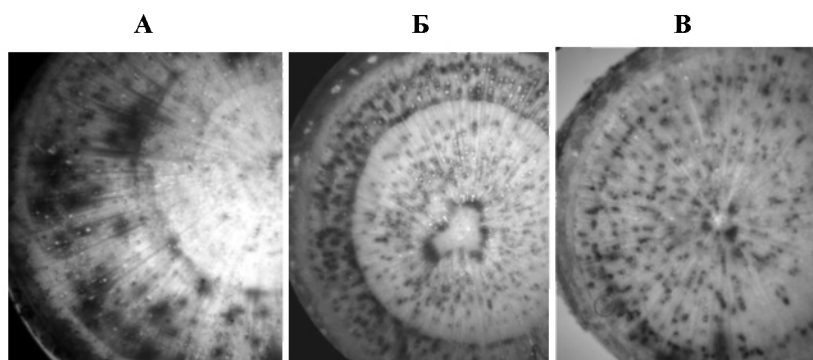


Рисунок 4. Распределение водопроводящих элементов в ксилеме 2-летних сеянцев карельской (А), обычной (Б) березы повислой и березы пушистой (В).

Для исследования анатомического строения тканей использовали метакроматический краситель креазильный фиолетовый. При этом лигнификация определяется по появлению синей окраски. Недревесневающие паренхимные элементы древесины (лучи) имеют красно-фиолетовую окраску. У клеток камбиальной зоны оболочки окрашиваются в красно-фиолетовый цвет, а цитоплазма в фиолетовый. Вторичные утолщения клеточных стенок флоэмных элементов не окрашиваются, тогда, как срединная пластинка становится красно-фиолетовой, а склереиды становятся голубыми [1]. Окраска креазильным прочным фиолетовым показала, что в стволе карельской березы в древесине первого года жизни было больше сосудов с высокой степенью лигнификации, в коре обнаружено множество сильно лигнифицированных склереид. В стволе обычной березы повислой также много проводящих элементов, но степень их лигнификации меньше, чем у березы карельской. Склереиды в коре присутствуют в меньшем количестве, чем у карельской березы. У берёзы пушистой по сравнению с берёзой повислой обеих форм меньше проводящих элементов ксилемы, ниже степень лигнификации и толщина клеточных оболочек. Таким образом, окрашивание креазильным прочным фиолетовым позволило установить, что в стволе берёзы повислой обеих форм больше сосудов по сравнению с берёзой пушистой, и сосуды более толстостенные.

Отбор растительного материала приходили на период активных ростовых процессов, из листьев ассимиляты по флоэме транспортируются к тканям ствола, где тратятся на рост, дифференциацию, лигнификацию клеточных оболочек (ткани ксилемы). У карельской березы в этот период на фоне высокой устьичной транспирации в листьях было низкое содержание углеводов, что может быть связано с интенсивным оттоком метаболитов в ствольную часть, в которой на фоне высокой водопроводимости в ксилеме во флоэме происходило накопление углеводов в виде сахарозы.

У обычной березы повислой высокие концентрации углеводов были обнаружены только в листьях с ауксибластов, которые, наряду с камбиальной зоной, могут выступать в качестве аттрагирующего центра. В стволе содержание углеводов было высоким, основная их часть в виде моносахаров равномерно распределялась по тканям флоэмы и ксилемы, с преобладанием в ксилеме, где в этот период идут активный рост и утолщение клеточных оболочек.

У сеянцев березы пушистой на фоне низкой транспирации в листьях содержание растворимых углеводов и крахмала было самым высоким по сравнению с березой повислой. В стволе, напротив, количество углеводов было невысоким, а водопроводимость ксилемы имела самые низкие значения.

Таким образом, проведенное нами исследование позволило предположить, что береза повислая и береза пушистая уже на ранних этапах онтогенеза различаются между собой по стратегии распределения метаболитов. У берёзы повислой обеих форм аттрагирующим центром фотоассимилятов является ствол, и, вероятно, формирование проводящей системы идёт на фоне высокого метаболического статуса. У обычной березы повислой равномерное распределение моносахаров по тканям ствола приводит к формированию толстостенных сосудов ксилемы с сильно лигнифицированными клеточными стенками. У карельской березы интенсивное накопление сахарозы в тканях флоэмы в дальнейшем может привести к нарушениям камбиальной деятельности и формированию в будущем структурных аномалий древесины. У берёзы пушистой, вероятно, аттрагирующим центром фотоассимилятов является крона. Накопление углеводов в листьях может привести к снижению интенсивности фотосинтеза и как следствие уменьшению интенсивности транспирации и водопроводимости

тканей. В результате, в стволе формируются менее лигнифицированные клетки ксилемы по сравнению с березой повислой.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 09-04-01643-а*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Антонова Г.Ф., Шебеко В.В. Использование кризилового прочного фиолетового при изучении образования древесины // Химия древесины. 1981. № 4. С. 102–105.
2. Викторов С.В., Востокова Е.А. Основы индикационной геоботаники. М.: Изд-во Госгеолтехиздат. 1961. 86 с.
3. Гляд В.М. Определение моно- и олигосахаридов в растениях методом нормально-фазовой высокоэффективной хроматографии. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 1999. 16 с.
4. Кретович В.Л. Биохимия растений. М.: Высш. шк., 1986. 503 с.
5. 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.
6. Плотникова И.В., Живухина Е.А., Михалева О.Б. Практикум по физиологии растений. Изд-во Academia. 2001. 144 с.
7. Расулов Б.Х., Карпушкин Л.Т., Каспарова П.С. Изучение взаимосвязи фотосинтетической и ростовой функции целого куста хлопчатника // Тез. Межд. конф. «Физиология растений – наука III тысячелетия». IV-съезд Общества физ. раст. России, Москва, 1999. Т.1. С.24.
8. Kozłowski T.T., Clausen J.J. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants // Can. J. Bot. 1966, V. 44 P.827–843.

## THE ORIGIN OF TRANSPORT SYSTEM IN VASCULAR PLANTS. ONTOGENETIC CONTROL OF THEIR DEVELOPMENT

*Gamalei Yu.V.*

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 St-Petersburg, Prof. Popov St. 2,  
E-mail: ygamalei@mail.ru

Abstract. Historically, transport networks are derivatives of buffer zones for symbiotic exchange of prokaryotic pro-cursors. Two symbiogenetic acts (prochlorophytes + protists → algae; marine algae + fungi → land vascular plants) are presented in plant body by two networks for water transport. Descending phloem arises in phylogenesis from membrane capsule of prochlorophytes. Rising xylem is the special part of the apoplast. It starts from mycelium channels of fungi. Conducting elements of phloem and xylem are formed by transport fluxes which are not homologous. Cyanobacteria photosynthesis is the source of phloem flux, fungal proteolysis is the same for xylem flux. In spite of similar form of the conducting elements of phloem and xylem, they are differed by the cell compartments and topics of movement, pH, <sup>1</sup>K and <sup>1</sup>Na concentration. These differences are rising to ancestral environments and buffer zones of symbiogenesis. Ontogenetic development of phloem and xylem under the control of environmental factors is discussed on this theoretical base.

## ПРИРОДА ТРАНСПОРТНЫХ СЕТЕЙ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ. КОНТРОЛЬ ИХ РАЗВИТИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

*Гамалей Ю.В.*

Ботанический институт им. В.Л.Комарова Российской академии наук, 197376 Санкт-Петербург,  
ул. Проф. Попова, 2, E-mail: ygamalei@mail.ru

Исторически транспортные сети сосудистых растений – производные буферных зон симбиотического обмена прокариотных предшественников. Их число соответствует числу актов симбиогенеза, имевших место в ходе эволюции. Одна транспортная сеть высших водорослей – флоэма (лептом) ассоциируется с освоением морской литорали. У высших (сосудистых) растений, колонизировавших сушу, их две, и им предшествовали два симбиогенетических акта: цианси + протисты →



высшие водоросли; водоросли + грибы → сосудистые растения. Нисходящая флоэма – производная эндоплазматической сети, берущей начало от мембранной камеры хлоропластов (цианей). Восходящая ксилема – специализированная часть апопластной сети, стартующей от мицелиарных каналов грибов. Сформировавшие флоэму и ксилему транспортные потоки не гомологичны: источник одного – фотосинтез цианей, другого – протеолиз микоризных грибов. Обсуждаются факторы, контролирующие развитие каждой из тканей в онтогенезе.

**Происхождение.** Структура проводящих тканей и транспортных потоков отражает основные вехи эволюции сосудистых растений. Предшественницами транспортных сетей растений (и эукариотов вообще) были буферные зоны метаболического обмена организмов, вступивших на путь симбиотического партнерства. Идея симбиогенетического происхождения растений возникла более ста лет назад [8, 11], сегодня она общепризнанна.

Симбиогенез различных форм жизни обычно свидетельствует о появлении новой среды обитания и освоении ее живыми организмами. Его причина – неспособность ни одной из групп организмов-предшественников освоить вновь возникающую и потому экстремальную среду самостоятельно. Ниша, недоступная для обитания, осваивается коллективными усилиями нескольких участников, организацией ими геномных взаимодействий и коллективного метаболизма [13, 14]. Функционально роль симбиогенеза сводится к обеспечению выживания за счет объединенного ресурса нескольких геномов и метаболизм. Его сходство с процессом формирования экосистем очевидно. Но в отличие от экосистем, результатом становится новый таксон, поэтому процесс правильнее называть симбиогенезом, уподобляя таксоногенезу [7, 8]. Смена сред – столь кардинальное событие, что изменения не могут ограничиваться только сменой таксонов низкого уровня, радикально меняется и форма, и внутренняя организация. В результате возникает новая форма жизни, адаптированная к новой среде.

В случае симбиогенеза цианей и протистов новой таксономической группой и биоморфой стали морские (высшие) водоросли. Цианси и протисты, вступившие в симбиогенез, вероятно, существовали в пресноводных водоемах («лужах») до появления в докембрии Мирового океана (3,0–3,5 млрд лет [10]). В ходе формирования океана вновь появившаяся соленоводная среда могла быть экстремальной, недоступной для самостоятельного освоения каждой из групп организмов. Для большинства современных цианей и протистов оптимальный уровень солености находится в диапазоне 5–10 промилей. Современная соленость океана – выше 20. Результатом симбиогенеза стали высшие водоросли, освоившие литораль на глубину нескольких десятков метров. Их транспортная сеть – аналог нисходящей флоэмы (лептома) наземных растений.

Переселение в обратном направлении, из моря на сушу, началось в девоне (0,5 млрд лет) с симбиогенеза морских водорослей и грибов [5, 6]. Суша тоже была непригодной средой для обеих групп организмов. В результате симбиогенеза она стала обитаемой. Симбиогенезу морских водорослей и грибов биосфера обязана происхождением сосудистых растений, колонизацией ими суши, развитием на их базе наземных экосистем, подаривших биосфере огромное разнообразие форм жизни не только растительной, но и животной. Наземные сосудистые растения имеют проводящую систему, составленную из двух транспортных сетей – нисходящей флоэмы и восходящей ксилемы. Они устроены аналогично. Структурообразующая роль транспортной функции проявляется в сходной форме клеток и наборе клеточных элементов. При значительном сходстве, флоэма и ксилема наземных растений сохранили в ходе эволюции радикальные различия не только мембранных сетей и направлений движения экссудатов по ним, но и различия pH, содержания ионов калия и натрия, восходящие к средам происхождения и буферным зонам симбиогенеза. На основании этих уже достаточно твердо установленных исторических событий, акты симбиогенеза можно использовать в качестве индикатора смены сред обитания, а число проводящих тканей – для определения числа таких переходов в эволюции таксонов [2, 3].

**Флоэма.** Специализированная часть пищевого тракта, возникающего как буферная зона симбиогенеза, представлена ситовидными клетками или составленными из них ситовидными трубками флоэмы. Исследования полости ситовидных трубок методами электронной и флуоресцентной конфокальной микроскопии подтвердили их идентичность полостям эндоплазматического ретикула и вакуолям соседних паренхимных клеток [1]. С помощью GFP-маркера показана структурная непрерывность и функциональная преемственность вакуолей клеток-спутников и полостей ситовидных трубок. Вызывавший острые споры специалистов вопрос о локализации органелл (пластид и

митохондрий) внутри транспортной (буферной) зоны на материале ситовидных трубок разрешается сам собой. В отличие от паренхимных клеток эндоплазматическая мембрана (тонопласт) в этих клетках ограничивает не вакуоль, а клеточную полость. Пластиды и митохондрии лежат внутри нее и имеют одну собственную ограничивающую мембрану. Это означает, что внешняя мембрана их оболочки в других клетках тоже является частью эндоплазматической сети.

Все локусы стартового от хлоропластов пищевого тракта – эндоплазматическая сеть, вакуоли, плазмодесмы, полости ситовидных трубок – при всем многообразии их форм представляют собой последовательный ряд структурных модификаций единой распределительной сети [1]. Все эти структуры идентично окрашиваются флуоресцентным белком (GFP) после того, как ответственный за его синтез ген вводится в хлоропластный геном. Приведенные эксперименты свидетельствуют в пользу того, что пищевой тракт (вакуоль), возникший в ходе эволюции как буферная зона симбиогенетических отношений, стержнем проходит внутри цитоплазмы паренхимных клеток и остается единственным клеточным компонентом в зрелых ситовидных трубках после завершения их дифференциации в качестве проводящих элементов флоэмы [1]. Основная функция пищевого тракта – обеспечение донорно-акцепторных трофических отношений органов. Доказанная методами конфокальной микроскопии производительность эндоплазматической сети, плазмодесм, вакуолей и ситовидных трубок флоэмы от фотосинтетической активности хлоропластов позволяет вернуться к ряду нерешенных или неправильно решенных в прошлом вопросов.

Для многоклеточных систем, в том числе и растительных, тип питания является признаком ключевым. Мир растений автотрофен, но автотрофия – тип питания прокариотов [9]. Раздел между автотрофными и гетеротрофными организмами проходит по границе царств прокариотов и эукариотов. Растения – не исключение из правила. К автотрофии способны не растения, а включенные в них цианей-хлоропласты. Сходства свободно живущих цианей и цианей-симбионтов по мере развития исследований все очевиднее. Фотосинтез, вытекающая из него автотрофия, флоэма в качестве ткани, распределяющей фотосинтаты, привнесены в мир растений создавшими и населившими их распределительную систему цианобактериями [1–3]. Есть и существенные различия. Например, для свободно живущих цианобактерий главным фактором, контролирующим функционирование, является свет. Для несвободно живущих таковым может быть любой фактор, контролирующий развитие внешнего партнера. Большинство факторов, контролирующих фотосинтез растений в естественных условиях, относится к тем, которые лимитируют не сам фотосинтез, а состояние системы распределения фотосинтатов. К таким, в первую очередь, относится фактор температуры [1].

В филогенезе растений набор структур буферной зоны развивается по мере ее специализации в качестве пищевого тракта. Первые плазмодесмы зарегистрированы в колониях вольвоксовых. Первые растения, обладающие ситовидными клетками, – ламинариевые (бурые водоросли). Настоящая флоэма в виде проводящей ткани со всеми присущими ей структурами свойственна наземным сосудистым растениям.

**Ксилема.** В доказательствах непрерывности (но, конечно, не одинаковой природы) мицелярных каналов гриба и ксилемных каналов растения нет недостатка. Публикуется множество снимков, иллюстрирующих мицелярные сети, связующие корневые системы растений [5, 16]. В 80–90-е годы проводились интенсивные исследования распространения изотопов и меченых флуоресцентных красителей в теле растения, которые показали, что границами распространения метки оказываются не индивидуальные растения, а их сообщество. Роль межорганизменных каналов перемещения меток выполняют мицелии грибов. В контролируемых условиях эксперимента на проростках табака часть проростков методами молекулярной биологии может быть модифицирована в бесхлорофильные мутанты, которые должны гибнуть. При заражении субстрата грибным компонентом этого не происходит [15]. Бесхлорофильные проростки не только не гибнут, но обнаруживают способность к росту. Грибной партнер обеспечивает функцию перераспределения фотосинтатов в общей для всей группы проростков осмотической системе их передвижения.

Интенсивность ксилемного транспорта, диаметр и длина трахсальных элементов ксилемы коррелируют с оводненностью среды обитания: влажностью почвы, количеством осадков, уровнем грунтовых вод. Пики ксилемного транспорта, устанавливаемые по величине клеток ксилемы, точно отражают периоды наиболее интенсивного водного насыщения почвы, наиболее высокого уреза во-

ды в озерах и наибольшего речного стока. Минимальный размер клеток совпадает с годами минимальных горизонтов стояния воды. Эти же годы по вполне понятным причинам оказываются и периодами максимального или минимального развития грибных партнеров растений. Ксилохронология (дендрохронология) основана на метеоуависимости признаков структуры ксилемы в период формирования, ее консервации в ходе дальнейшей жизни и после смерти растений. Косвенно по ксилотомическим параметрам растений можно оценивать цикличность развития грибного мицелия.

**Факторы развития.** Опыт сравнительных исследований и экспериментальных наблюдений концентрирует внимание на двух ведущих факторах управления развитием проводящих сетей: температурном режиме – для флоэмы, и водном – для ксилемы. С их неблагоприятностью связаны наиболее часто встречающиеся отклонения от нормального развития и этих тканей, и всего растения [4].

Вершиной эволюции сосудистых растений были древесные формы, сформировавшие в «оранжерейном» климате палеогена многоярусные лесные экосистемы (мгматермальные тропические и муссонные леса дождевого типа). К концу эоцена они покрывали все материки, достигая полюсов. Их экониши наиболее благоприятны, а сами растения наиболее эффективны по функциональным показателям (фотосинтез и рост). Структура их водных сетей наиболее совершенна и специализирована для нисходящего (флоэма) и восходящего (ксилема) транспорта [4].

Альтернативой древесным формам палеогена стали появившиеся в неогене вторичные погружено-водные (обитание в пресных водоемах), древесные растения сезонного климата (периодически прерываемая вегетация), многолетние поликарпические травы (погружение многолетних органов в почву, ежегодная смена надземных). В отличие от древесных сосудистых растений гумидных территорий они имеют в той или иной степени редуцированные проводящие ткани. Их появление в ходе эволюции было связано с частичной редукцией растительного покрова материков.

Один из вариантов деколонизации суши связан с возвратом растений в водную среду. В процессе развития сравнительных исследований микоризы список наземных растений, обеспеченных ею, постепенно расширялся, и, в конце концов, выяснилось, что единственной группой, которой не свойственен симбиотический контакт с грибами, являются погруженно-водные растения [6, 16]. Их корневая система обычно редуцирована до ризоидов, сохраняющих механическую функцию, но теряющих функцию корневого питания. Для них же характерна и та, или иная степень потери атрибутов апопластной системы: сосудов ксилемы, устьичного аппарата, кутикулярного покрова, транспирации. Минеральное и азотное питание у этой группы растений осуществляется из водной среды всей поверхностью тела. Об этом свидетельствуют появляющиеся на поверхности эпидермальных клеток лабиринты клеточной оболочки, многократно увеличивающие площадь обмена с водной средой. Кутикулы вдоль этой поверхности нет, ее наличие препятствовало бы поглощению воды и ионов. Эксперименты с введением через ксилему флуоресцентного красителя НРТС (для световой микроскопии) или лантана (для трансмиссионной электронной) у наземных растений фиксируют их выход в апопласт листа (диагностика наличия восходящего транспорта). Аналогичные эксперименты с погруженно-водными растениями не обнаруживают движения растворов в восходящем направлении. Ксилемного транспорта у них нет, так же как корневого питания и транспирации. По этим признакам, так же как и по отсутствию грибного партнера, погруженно-водные сосудистые растения демонстрируют сходство с морскими водными обитателями (бурыми водорослями). Возврат части сосудистых растений к водной среде можно рассматривать как откат назад к предковым формам жизни. Для исследователя эта группа растений дает редкую возможность наблюдать последовательность эволюционных преобразований структуры тела в ходе освоения суши, но в обратном порядке. Есть примеры, когда такие преобразования осуществляются в онтогенезе (затопляемые в раннем возрасте растения водной мяты, водного лютика).

Адаптогенез к сезонному климату с явно выраженной амплитудой колебания климатических параметров привел к появлению среди наземных растений групп с отчетливой периодичностью вегетации: периоды активного функционирования и роста чередуются с периодами покоя разной степени глубины. Показательно, что в периоды покоя агглютинирована клеточная популяция хлоропластов, нет фотосинтеза и экспорта фотосинтатов, соответственно, временно не формируются эн-

доплазматическая сеть, плазмодесмы, вакуом, флоэма. Новый сезон начинается с дробления пластид, активации фотосинтеза, вслед за этим сетевые структуры, распределяющие фотосинтаты, формируются вновь. Периодичность функционирования растений выражена предельно четко сезонным ритмом формирования структур распределительных сетей, и, в конечном счете, годовыми кольцами флоэмы и ксилемы.

Еще один сценарий адаптогенеза сосудистых растений: переход от теплой «оранжерейной» биосферы палеогена к холодной «ледниковой» неогена, начало которого датируется олигоценом. Он ознаменован сменой лесных сообществ травяными на более чем половине территории материков [4, 12]. Первыми показателями некомфортности суши для растений стали сезонная вегетация и увяд многолетних органов под землю. Далее последовал отказ от эндоплазматического распределения фотосинтатов в ходе вегетационного сезона. Экспериментально показано, что понижение температуры и водный дефицит ведут к изменению пластичности цитоскелета и снижению ритма пульсации плазмодесм [1]. Элиминация плазмодесм начинается с наиболее чувствительных к холоду тканей листа (транспирация вызывает дополнительное охлаждение листьев). Непроходимость эндоплазматического канала в плазмодесмах становится причиной избыточного накопления сахаров и осмотического давления в вакуолях клеток мезофилла. Проблемы с оттоком фотосинтатов вызывают повышение уровня пloidности клеток [4, 12]. Тонoplast теряет способность быть барьером для сахаров. Их выход в апопласт знаменует переход на апопластную загрузку флоэмы. Это легко диагностируется и по величине ядерного генома, и по появлению апопластных лабиринтов в спутниках ситовидных элементов (их модификации в «transfer cells» [4]). Передвижение сахаров по апопласту ассоциируется с большими энергетическими потерями на трансмембранный их перенос. Но этот вариант распределения сахаров менее зависим от влияния холода, водного и минерального дефицита. Для трав, обитающих именно в таких условиях, это выход (вероятно, единственно возможный). Энергетические проблемы, вызванные фрагментацией эндоплазматического пищеварительного тракта, привели к редукции биоморф и клеточных систем сосудистых растений [4, 12].

Рост содержания ДНК в ядерном геноме может рассматриваться в качестве одной из вынужденных антистрессовых стратегий [12]. Цена адаптогенеза по этому пути зависит от глубины климатического стресса, зависимость может быть нелинейной. На порядок больший геном и значительно более широкий экологический диапазон трав неогена относительно древесных форм палеогена не вызывают удивления. Травы и кустарники оказались менее специализированными, чем деревья. Они способны обитать в тех климатических условиях, где деревьям нет места. Их более крупный геном требует большей продолжительности клеточного цикла и, соответственно, ассоциируется с меньшим потенциалом роста. Если общую тенденцию климатических изменений на остывающей планете определить как ступенчатое похолодание, то на каждой ступени можно прогнозировать рост генома и частичный сброс структурно-функциональной специализации.

Фрагментация транспортной системы с частичной заменой эндопласта апопластом ведет к травяным и кустарниковым формам аркто-альпийских и аридных зон [4, 12]. Травы и кустарники неогеновой генерации могли формироваться в молодых горных системах в условиях их подъема в миоцене и затем распространяться по долинам на равнины. Травяные биомы вытеснили в неогене лесные на значительных территориях по причине большей устойчивости их представителей не только к холоду и водному дефициту, но и большей требовательности к наличию интенсивного света. Совокупность этих требований к среде вполне соответствует горным условиям формирования таксонов. Вероятность такого происхождения и экспансии трав подтверждена сравнительными исследованиями их генезиса и радиации в горных системах Средней и Центральной Азии, в Альпах, Андах [4]. Миоценом и плиоценом датируются появлением и быстрым распространением лугово-степной растительности на месте лесной в Евразии, саванн в Африке, прерий и памп в Америке. Дальнейшее охлаждение или аридизация климата по этому сценарию может вести к развитию опустынивания континентов. Освоение суши появившимися в девоне сосудистыми растениями происходило от береговой линии вглубь континентов. Обратный процесс в самом общем виде начинается с глубинных районов и движется к побережьям в колебательном режиме, задаваемом колебательным характером климатических изменений.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Гамалей Ю.В. Природа пищевого тракта сосудистых растений // Цитология. 2009. Т. 51. № 5. С. 375–387.
2. Гамалей Ю.В. Роль симбиогенеза в происхождении сосудистых растений и колонизации ими суши // Ранняя колонизация суши. М.: ПИН РАН. 2011. в печати.
3. Гамалей Ю.В. Происхождение сосудов и сосудистых растений // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 7.
4. Гамалей Ю.В., Шереметьев С.И. Филогения биоморф двудольных в кайнозой // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 6. С. 777–800.
5. Дьяков Ю.Т. Грибы и растения // Природа. 2003. № 5. С. 73–78.
6. Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 116 с.
7. Козо-Поланский В.М. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л., М.: Пучина, 1924. 84 с.
8. Мережковский К.С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза и нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909. 102 с.
9. Питевич А.В., Аверина С.Г. Кислородная фототрофия. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 250 с.
10. Розанов А.Ю. Когда появилась жизнь на Земле? // Вестник РАН. 2010. Т. 80. № 5–6. С. 533–541.
11. Фаминцын А.С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Тр. Имп. Акад. наук, физ.-мат. отд. 1907. Т. 20. С. 3–35.
12. Gamalei Yu.V. Evolution of cell systems and plant life forms // Palaeontol. J. 2010. Vol. 44. № 12. P. 1540–1551.
13. Margulis L. Symbiosis in cell evolution. San Francisco: Freeman, 1981. 328 p.
14. Margulis L. Serial endosymbiotic theory (SET) and composite individuality. Transition from bacterial to eukaryotic genomes // Microbiol. Today. 2004. Vol. 31. P. 172–174.
15. Müller J., Dulieu H. Enhanced growth of non-photosynthesizing tobacco mutants in the presence of a mycorrhizal inoculum // J. Exper. Bot. 1998. Vol. 49. P. 707–711.
16. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis. London: Acad. Press. 1997. 240 p.

**THE THICKENED UNDERGROUND SYSTEM OF *JACARANDA OXYPHYLLA* AND THE MAINTENANCE OF GENETIC DIVERSITY IN PRESERVED AND DISTURBED HABITATS IN BRAZILIAN SAVANNA**

*Guimarães, E<sup>1</sup>., Bortolotto, T<sup>2</sup>., Marino C. I.<sup>2</sup>., Machado S. R.<sup>1</sup>., Marina Aparecida de Moraes Dallaqua<sup>1</sup>, Rita de Cássia Sindrônia Maimoni-Rodella<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>Department of Botany and <sup>2</sup>Department of Genetics, Institute of Biosciences, UNESP - Univ Estadual Paulista, Botucatu 18618-970, SP, Brazil.

**Introduction.** Global changes, specially the landscape human modifications, have transformed continuous habitats into small and isolated remnants that can show a decrease of population size and disruptions in mating system and gene flow, resulting in a reduction in genetic diversity within populations [11, 1].

The Brazilian savanna is an important centre of vegetal diversity [15] and is included among the 25 hotspots considered a priority for the conservation of global biodiversity [14]. This has been one of Brazil's most threatened ecosystems during the last few decades [5] due to deforestation, introduction of monocultures and pastures, and fire. However, several disturbed areas of Brazilian savanna show an intense and rapid regeneration when the causative agents of disturbance are removed or minimized.

This is particularly due to the strong bud-forming potential of many plants that provides the ability to re-sprout after unfavourable or disturbed periods [16, 6] and to spread by vegetative propagation [10, 2], which is a characteristic of several herbs, subshrubs and trees of Brazilian savanna. These capabilities can lead to important long-term effects on population genetic diversity, including preventing local extinction of several species.

Based on this, we selected *Jacaranda oxyphylla*, a non-arboreal heliophyte, with developed underground system, which occurs in preserved [9] and in disturbed savanna habitats, as a model. We hypothesize that the thickened underground system may have an important role in maintaining the genetic process in a repeatedly and intensely disturbed habitat. So, here we investigated the morphology of underground system and the occurrence of vegetative propagation and compared the genetic structure of populations occurring in two distinctive habitats.

**Material and Methods.***Study populations and morphology of underground system of adult plants*

We compared two populations of *Jacaranda oxyphylla* Cham. (Bignoniaceae), one situated in a fragment of savanna (22°57'38"S and 48°31'22"O), herein named *savanna area*, and another in one area of a recently cut eucalyptus culture, which was originally covered by savanna vegetation (22°57'02"S and 48°26'24"O), called *disturbed area*. The two populations are located in the municipality of Botucatu, state of São Paulo, South-eastern, Brazil and are about 12 kilometres apart. Voucher specimens were included for taxonomic documentation in the «Irina Delanova Gemtchujnicov» Herbarium (BOTU) at the UNESP – São Paulo State University, Institute of Biosciences of Botucatu, Botany Department (record nos. 24408, 24409, 24410, 24411, 24412).

Holes were dug around 10 specimens to analyse the morphology of the underground system. The occurrence of vegetative propagation and re-sprouting of aerial branches from these structures was evaluated.

*Molecular analysis*

Total genomic DNA extraction was performed on fully extended young leaves from 46 plants, 23 from each of the populations under study, using the CTAB method described by Doyle & Doyle [7], with modifications. Eight primers were tested (Operon Technologies – OPH04, OPH11, OPH19, OPA12, OPA16, OPM10, OPM16, and OPR12). The DNA samples of each genotype were used in the amplification reactions and the fragments were separated by horizontal electrophoresis in 1,5 % agarose gel, following standard methods. The results were viewed under ultraviolet light and the images were captured with a video camera using the EagleSightII<sup>®</sup> software program (Stratagene<sup>®</sup> v.3.2). The gels were interpreted and each individual was genotyped according to the presence or absence of a band for each analyzed primer. These data were employed to build the binary matrix used in the statistical analysis.

*Statistical analysis of the molecular data*

To analyze the distribution of genetic variability among and within populations of *J. oxyphylla*, only the amplified DNA fragments of greater intensity and reproducibility were used. The percentage of polymorphic loci, with a 95 % probability, was estimated and the distribution of the genetic variation among ( $\Phi_{ST}$ ) and within ( $1 - \Phi_{ST}$ ) populations was evaluated by analysis of molecular variance – AMOVA [8], using the GENES software program (Bioinformática, UFV, [4]). In addition, the genetic similarities between the populations and among the individuals of each population were calculated with the help of the TFGA (Tools for Population Genetic Analysis) version 1,3 software program [13]. A dendrogram was built by the UPGMA (Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic Averages) algorithm developed by Sokal & Michener [17], using Jaccard's similarity coefficient.

**Results.***Morphology of underground system of adult plants*

The underground system of young plants is an orthotropic axis that consists of the elongated, sinuous hypocotyl, the stem-root transition region and a primary root that is tuberous in their proximal region. Lateral plagiotropic roots arise below the tuberous region.

In the adult plants, the stem portion of the underground system develops in a woody, strongly thickened perennial organ (up to 13cm) with numerous adventitious buds, morphologically characterized as xylopodium. These resting buds are localized on the up region of the xylopodium and possess the ability for sprouting after disturbance. Plants displaying carbonized vestiges of branches at ground level produced new aerial twigs, indicating the species' ability to re-sprout from the xylopodium after being burned and losing its aerial portion. The root system of these adult plants is formed by a thickened, orthotropic tap root that presented around 10 cm diameters at 2 meters deep indicating it can grow several meters deep. Thickened, woody, lateral plagiotropic roots were observed 30–40 cm deeper in the soil and presented adventitious buds, which were observed sprouting only after root mechanical injury. Thus, adult plants of *J. oxyphylla* show an underground cauline system (xylopodium), which originates aerial stems and a well-developed primary root system. No connection was observed among neighbour dug up plants, indicating absence of vegetative propagation in the *J. oxyphylla* studied populations.

*Genetic diversity*

The seven selected primers were OPH04, OPH11, OPH19, OPA12, OPA16, OPM16, and OPM10. A total of 138 bands were found, of which only 73 were suitable for analysis. The percentage of

polymorphic loci was 65,7 %, considering the loci whose frequency of the most common allele did not exceed 0,95. The number of polymorphic fragments per primer varied from 4 (OPH04) to 14 polymorphic bands (OPA16).

No clones were detected based on RAPD analysis corroborating the previous findings in plants dug up. The analysis of molecular variance (AMOVA) revealed that most of the genetic diversity occurred within populations. RAPD revealed significant genetic subdivision ( $G_{ST} = 0,1011$ ;  $P < 0,001$ ) and a moderate differentiation between savanna and disturbed area. The *J. oxyphylla* populations exhibited considerable levels of genetic diversity, 89 % of it within populations. The mean similarity (Jaccard coefficient) among the 23 plants representing the savanna population was 0,4224 and that of the 23 plants representing the population of the disturbed was 0,4087, while the magnitude of similarity between the populations was higher, showing a mean value of 0,8288, revealing a little mean distance between populations.

**Discussion.** The underground structures for storage or vegetative propagation are common in several Brazilian savanna species [10]. Peculiarities of this environment favour species with renewing buds protected at the level of the soil surface, as the hemicryptophytes, or under the ground as the cryptophytes [3], as is the case of *J. oxyphylla*.

The subterranean buds of *J. oxyphylla*, mainly located on xylopodium, allow the reiteration of aerial organs after disturbances, like fire or vegetation cut, or even under natural conditions, in the absence of mechanical injury. On the other hand, the root-buds appear to be stimulated only after serious damage to the plagiotropic roots, considering that we have just found root-sprouting plants in disturbed areas. Similar findings are referred by Klimesová and Klimes [12] for other disturbed communities.

According to parameters established by Wright [18], the populations of *J. oxyphylla* evaluated here showed the most of the genetic variability within populations.

It is therefore possible to suppose that, the maintenance of interpopulation genetic divergence at moderate levels can be due to the maintenance of original genotypes present in a continuous population existing in the past, which was supported through a perennial bud bank, which persisted in the underground system of this species, notwithstanding anthropic pressures. In this context, we suggest that xylopodium and root buds in *J. oxyphylla* can be considered as a potential germplasm bank, allowing the maintenance of original population genetic variability in rigorously and repeatedly disturbed savanna habitats.

## LITERATURE

1. Aguilar, R. et al. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches // *Molecular Ecology*. 2008. 17. P. 5177–5188.
2. Alonso, A.A., Machado, S.R. Morphological and developmental investigations of the underground system of *Erythroxylum* species from Brazilian cerrado // *Austr. J. Bot.* 2007. 55. P. 749–758.
3. Batalha, M.A., Martins, F.R. Life-form spectra of Brazilian cerrado sites // *Flora*. 2002. 197. P. 452–460.
4. Bioinformática. UFV. *Bioinformática como Ferramenta nas Pesquisas Atuais*. In: <  
<http://www.genmelhor.ufv.br/materiais>. 2004.
5. Carvalho, F.M.V. et al. The Cerrado into-pieces: habitat fragmentation as a function of landscape use in the savannas of central Brazil // *Biological Conservation*. 2009. 142. P. 1392–1403.
6. Coutinho, L.M. O bioma do cerrado // In: Klein, A.L. (Org.) *Eugene Warming e o cerrado brasileiro: um século depois*. Ed. UNESP, 2002. P. 77–91.
7. Doyle, J.J., Doyle, J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // *Focus*. 1987. 12. P. 13–15.
8. Excoffier, L. et al. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA halophytes: application to human mitochondrial DNA restriction data // *Genetics*. 1992. 131. P. 479–491.
9. Gentry, A., Morawetz, W. Bignoniaceae. Tribe Tecomae // *Flora Neotropica Monographs*. 1992. 25. P. 51–105.
10. Gottsberger, G. and Silberbauer-Gottsberger, I. *Life in Cerrado: origin, structure. Dynamics and plant use*. Reta Verlag. 2006
11. Jump, A.S. and Peñuelas, J. Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2006. 103. P. 8096–8100
12. Klimesová, J., Klimes, I. Bud banks and their role in vegetative regeneration: a literature review and proposal for sample classification and assessment // *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2007. 8. P. 115–129.



13. Miller, M.P. TFPGA: Tools for population genetic analysis, 1.3 A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Logan: Utah State University. In: <http://www.marksgeneticssoftware.net>, 1997.
14. Myers, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities // Nature. 2000.403. P. 853–858.
15. Ratter, J.A. et al. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity // Annals of Botany. 1997. 80. P. 223–230.
16. Rizzini, C.T., Heringer, E.P. Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas. with special references to xylopodium // Phytion. 1961.17. P. 105–124.
17. Sokal, R.R. Michener, D. A statistical method for evaluation of systematic relationships // University of Kansas Scientific Bulletin. 1958. 38. P. 1409–1438.
18. Wright, S. Evolution and the genetics of populations, variability within and among natural populations // Univ. Chicago Press. 1978. Vol. 4.

## EFFECTS OF INCLINATION ANGLE OF STEM ON GROWTH STRESS AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS IN THREE WOODY ANGIOSPERMS FORMING REACTION WOOD WITHOUT GELATINOUS FIBERS

Hiraiwa T.<sup>1,2</sup>, Takushima Y.<sup>1,2</sup>, Ishiguri F.<sup>2</sup>, Iizuka K.<sup>2</sup>, Yokota S.<sup>2</sup>, Yoshizawa N.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>United Graduate School of Agricultural Science, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183–8509, Japan

<sup>2</sup>Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, Utsunomiya 321–8505, Japan

In woody angiosperms, reaction wood is formed usually on the upper side of inclined stems or branches where excessive tensile growth stress causing large promotion of radial growth generates. In general, it can be characterized by the presence of gelatinous (G) layer being formed in wood fiber cell walls and the reduction in the number and diameter of vessels. On the other hand, in some species which possibly belong to the primitive angiosperms, the G-layer is not always formed in reaction wood fibers. The detailed nature of reaction wood without G-fibers in angiosperms has not been much investigated. In addition, there are less information concerning the effects of the inclination angle of stem from the vertical on the growth stress and anatomical characteristics in reaction wood. In the present study, the reaction wood was artificially formed with inclination angle of 30, 50, and 70 degrees from the vertical in the stems of *Paulownia tomentosa* Steud., *Liriodendron tulipifera* L., and *Osmanthus fragrans* Lour. var. *aurantiacus* Makino, of which reaction wood does not form G-layer in wood fibers. Vertically straight stems were used as normal wood in each species. The effects of inclination angle of stem from the vertical were investigated on the longitudinal-released strain and the change of anatomical characteristics.

In each species, generation of large negative longitudinal-released strain was confirmed on the upper side of all the inclined stems compared to the control stems having formed normal wood. Xylem formed with inclination angle of 30 degrees showed the largest tensile stress on the upper side of the inclined stem of *P. tomentosa*, whereas, in *L. tulipifera* and *O. fragrans*, inclination angle of the 50 degrees gave the largest tensile growth stress on their stems.

In all the three species examined here, radial growth was promoted on the upper side of inclined stems. The number of vessels in all the reaction woods formed significantly decreased in comparison with that of normal wood, suggesting that the influence of stem inclination angle is greater rather than growth promotion. On the other hand, the changes in the diameter of vessels and the length of wood fibers and vessel elements were different among species and among their different inclination angles. Reaction wood of *P. tomentosa* increased vessel diameter, whereas that of *O. fragrans* decreased it compared with normal wood, and *L. tulipifera* showed no difference in vessel diameter between normal and reaction woods. The length of wood fibers and vessel elements significantly increased in reaction wood of *P. tomentosa* and *O. fragrans*, while both of them decreased significantly in reaction wood of *L. tulipifera*.

The typical three-layered structure (S1+S2+S3) was confirmed in the secondary wall of normal wood fibers in three species. On the other hand, reaction wood fibers of *L. tulipifera* and *O. fragrans* lacked the S3 layer, whereas reaction wood fibers of *P. tomentosa* showed a three layered structure. In these species, reaction wood formed with the inclination angle of 30 and 50 degrees showed smaller microfibril

angles in the S2 layer of wood fibers than that of 70 degrees. In *L. tulipifera*, reaction wood fibers formed with the inclination angle of 30 and 50 degrees showed remarkably small microfibril angle less than 10 degrees, this fact being similar to G-layer of tension wood.

In these species, secondary wall of reaction wood fibers showed weaker coloration than that in normal wood after both phloroglucinol-HCl and Mäule stainings, indicating the decrease of lignin content in the secondary wall of wood fibers by reaction wood formation, especially the decrease in syringyl unit of lignins. Visible-light microspectrophotometric analysis gave smaller values in the maximum absorbance in the secondary wall of reaction wood fibers formed with the inclination angle of 30 and 50 degrees compared to that of 70 degrees in each species. Reaction wood of *L. tulipifera* caused the marked swelling of secondary wall in reaction wood fibers formed with inclination angle of 30 and 50 degrees after the treatment of both phloroglucinol-HCl and Mäule reagents. In addition, the secondary wall of wood fibers in normal wood of *L. tulipifera* was not stained with phloroglucinol-HCl reagent, whereas the secondary wall was stained in purple red with Mäule reagent, indicating that the secondary wall is predominantly composed of syringyl unit in lignins.

Based on the results obtained in this study, it is considered that *P. tomentosa*, *L. tulipifera*, and *O. fragrans* form tension wood-like reaction wood in terms of growth stress and anatomical characteristics except for the absence of G-layer. In addition, growth stress, number of vessels, microfibril angle of S2 layer of wood fibers, and lignin distribution in the secondary wall of wood fibers were different among reaction woods formed with three different inclination angles. It was suggested, therefore, that the inclination angle of stem affected the changes of growth stress, leading to the anatomical changes, that is, difference of stem inclination angle caused difference in degree of development in reaction wood severity.

## INTEGRATE-EPIGENETIC ORIGIN OF THE KARELIAN BIRCH: THE HYPOTHESIS AND THE FACTS

*Isakov Yu. N.<sup>1</sup>, Soustova N.M.<sup>1</sup>, Isakov I. Yu.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Institute of Forest Genetic and Selection, Voronezh (ph. +7 4732 53 87 17), E-mail: isakov@vmail.ru

<sup>2</sup> Voronezh state academy of forestry engineering, Voronezh, Russian Federation

Abstract. Viral and genetic hypothesis of Karelian birch origin and expressions of variability are discussed. The facts, confirming this points are given. They are based on the data of morphological, anatomical cytogenetic study of Karelian birch biomorphs and on the analyses of literature data.

## ИНТЕГРАЦИОННО-ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ: ГИПОТЕЗА И ФАКТЫ

*Исаков Ю.Н.<sup>1</sup>, Соустова Н.М.<sup>1</sup>, Исаков И.Ю.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> ФГУП «ИИЛ» ИС, г. Воронеж (тел. 4732-53- 87-17), E-mail: isakov@vmail.ru

<sup>2</sup> ГБОУ ВПО Воронежская государственная лесотехническая академия, г. Воронеж

Одной из актуальных проблем генетики является вскрытие природы фенотипической изменчивости, наблюдающейся в популяциях. Карельская берёза – таксономически не вполне определённая группировка. Локально занимая небольшие площади, она характеризуется исключительно высоким полиморфизмом по многим признакам. Одной из интересных особенностей карельской берёзы является то, что наследование признаков не подчиняется определённым закономерностям: при гибридизации вполне определённых форм в потомстве возникает практически всё разнообразие форм, но с разной частотой, в зависимости от типа скрещиваний. Такой своеобразный эффект расщепления не позволяет утверждать о наследовании какого-то определённого признака (в соответствии с менделевской теорией); вероятно, наследуется какой-то симбиотический комплекс. Сопоставление накопленных данных по биологии карельской берёзы и достижений молекулярной генетики [32] позволило предложить патогенно-генетическую гипотезу её происхождения. Высокий фенотипический полиморфизм объясняется «индукцией мутаций (генной и геномной природы) вследствие интеграции ДНК

патогена (например, вируса) и генетического материала дерева. Встроенный чужеродный генетический материал, в зависимости от места встраивания (эффект положения) и фазы развития, модифицирует характер расщепления потомства, затрагивая регуляторные функции» [12]. Впервые на вирусную причину возникновения карельской берёзы указал Hintikka [33]. Позже, когда было установлено наследование признака «карелистости», это привлекло сторонников мутационной гипотезы. В настоящее время противопоставлять инфекционную и мутационную гипотезы происхождения карельской берёзы не имеет смысла – открыто явление вирусного мутагенеза [9]. Даже в тех случаях, когда вирус не обнаружен, это ещё не свидетельствует об его отсутствии. Существует особое, скрытое его состояние, когда интеграция генома вируса или его части с геномом хозяина, приводит к неопластической трансформации тканей, и это проявляется в форме интеграционной болезни [10].

По современным представлениям, в роли постулируемого в гипотезе вируса может выступать ретровирус. «Ретровирусы представляют собой один из классов мобильных генетических элементов (МГЭ), а именно ретротранспозоны. Они размножаются с помощью обратной транскрипции, их ДНК-копии встраиваются в разные участки генома, вызывают там мутации. При своих перемещениях ретровирусы способны включать в свой состав другие гены» [7]. Встроенные в геном ретровирусные последовательности находятся в геноме многих организмов в качестве факультативного компонента. При определённых условиях начинаются массовые перемещения мобильных элементов, которые влекут за собой появление нестабильных инсерционных (вставочных) мутаций и разрывы хромосом. Эта нестабильность проявляется на клеточном, тканевом, организменном и популяционном уровнях.

Таким образом, предлагаемая гипотеза базируется на концептуально новых положениях современной генетики: 1 – принципе облигатности – факультативности в структуре и функции генотипа, что подразумевает: а) наличие в наследственной системе эукариот двух структурных компонентов генотипа – облигатного (ОК – совокупность генов ядра и цитоплазмы) и факультативного (ФК – одним из элементов которого являются МГЭ = транспозоны); б) наличие постоянной и оперативной наследственной памяти, различающихся способом кодирования, хранения и передачи наследственной информации; 2 – наличии трёх форм наследственной изменчивости: мутационной, вариационной и эпигенетической, соответствующих специфике взаимодействия компонентов триады: среда – ФК – ОК [7].

– Под *эпигенетической* изменчивостью понимают наследуемые изменения генной активности. От мутаций они отличаются тем, что меняют активность, а не структуру генетического материала. А от модификаций – тем, что вновь возникшие изменения генной активности наследуются в ряду поколений [7]. Единицей изменчивости служат эпигены – единицы динамической памяти. Эпиген – циклическая система из двух или более генов, которая имеет в простейшем случае два режима функционирования («включено» – «выключено») и способна сохранять каждый из режимов в последовательных клеточных поколениях [35]. Концепция эпигена позволяет понять явления, которые были установлены ранее, но не укладывались в рамки классической генетики. К ним относятся: длительные модификации, определённые наследственные изменения при стрессовых воздействиях (генотрофы и никотинотрофы), «поглощение» признаков при скрещивании, «мимикрия» эпигена под обычный менделевский ген [36], фенкопии и генокопии [5]. Эпигены позволяют при одном и том же генотипе иметь разные эпигенотипы, в результате чего особь оказывается химерной (мозаичной) по признакам, которые контролируются эпигенами.

Причиной возникновения эпигенетической изменчивости являются внешние и внутренние стрессы. Внешние стрессовые воздействия могут непосредственно имитировать признаки, характерные для карельской берёзы. Так, при изучении признаков древесины у 13-летних деревьев берёзы повислой и берёзы пушистой, выращенных из семян, подвергнутых гамма-облучению в дозах 1200, 2400, 3600 и 4800 рентген, выявлено следующее. Гамма-облучение вызывает формирование аномальных структур, идентичных структуре первичных аномалий узорчатой древесины карельской берёзы. Число и степень развития аномальных структур возрастают с увеличением дозы облучения. При 1200 рентген образуется 3, а при 4800 рентген – 8 аномалий на полный поперечный срез однолетнего побега [17].

Анализ анатомической структуры стебля берёзы повислой в условиях загрязнения деревьев радионуклидами после аварии на ЧАЭС, показал, что число и степень развития аномалий стебля тесно связаны с поглощённой дозой ионизирующего излучения. При поглощённой дозе 1 крад об-

разустя в среднем 20 аномалий; 0,5–0,7 крад – 12–14; 0,2–0,4 крад – 8–10; 150 рад – 6; 50 рад – 2 и 25 рад – 1 аномалия. С уменьшением радиационной нагрузки на вновь образуемых побегах нового прироста число аномалий уменьшается [14].

В серии замечательно продуманных опытов Л.Л. Новицкой изучались особенности камбиального роста берёзы повислой в зонах с искусственно повышенным содержанием эндогенной сахарозы и при введении растворов экзогенной сахарозы возрастающей концентрации: 0 % (контроль – вода), 1,0 %, 2,5 %, 5,0 %, 10 %, 20 %, 40 %. Для каждого из типов развития тканей на стволах обычной берёзы введением растворов сахарозы разной концентрации были найдены чёткие аналоги в аномальных участках ствола узорчатых форм карельской берёзы. Продемонстрирована возможность получения у берёзы повислой структурных аномалий типа аномалий карельской берёзы с помощью использования определённых концентраций сахарозы [26].

Во всех приведённых выше примерах внешние стрессы действуют на берёзу повислую так, что у неё происходит переключение программ развития на другие, изменяющие типы дифференциации клеток камбиальной зоны и приводящие к образованию фенокопий – ненаследственных изменений, сходных с проявлением признаков аномальной структуры древесины и коры карельской берёзы [15]. Что касается берёзы карельской, признак узорчатости древесины детерминируется заложённым в её геноме внутренним фактором – МГЭ и, самое главное, наследуется по эпигенетическому сценарию в поколениях.

Нестабильность генома карельской берёзы, индуцируемая ретротранспозициями, отмечается на разных уровнях.

– *Клеточный уровень.* Детальные цитологические исследования различных форм карельской берёзы – высокоствольной, короткоствольной (полукустовидной) и кустовидной – были проведены в 1981–1985 гг. [27]. При изучении мейоза при микроспорогенезе у узорчатых форм, помимо нарушений общего характера, был отмечен ряд необычных аномалий. Среди них: 1 – изменение части клеток спорогенной ткани, сопровождающееся лизисом клеточных оболочек и образованием структур типа симпластов за счёт слияния протопластов микроспороцитов. Этот процесс наблюдался на всех стадиях мейоза, а на стадии тетрадогенеза сливались микроспоры; 2 – необычный характер образования диад и монад вследствие слияния ядер (кариомиксиса) внутри своей же клетки на завершающей стадии мейоза; 3 – образование многоядерных клеток – ценоцитов за счёт миграции ядер в процессе цитомиксиса на стадии ТII, а также большого разнообразия цитомиктических полиад, сильно изменённых по форме и размерам; 4 – наличие особых внутриклеточных структур – включений (условно так названных) – сферических, с редким выходом за пределы клетки. Интенсивность этих процессов была в наибольшей степени выражена у короткоствольных и кустовидных форм [13]. Дальнейшие исследования подтвердили нестабильный характер мейоза и расширили ранее установленный спектр генетических аномалий. Отмечены характерные изменения структуры веретена деления в первом делении – образование трёхполюсной метафазы-анафазы I, серповидного веретена, трёхполюсной A II, различные нарушения цитотомии, структуры хромосом – от частичной фрагментации до полной пульверизации хроматина [31]. Аналогичные аномалии (повреждение акромаминового веретена, центромерной области хромосом, резко выраженная фрагментация структуры хромосом) фиксировали многие авторы в инфицированных вирусами культурах клеток животных и растений [2]. Согласно современным представлениям, веретено деления и цитоскелет являются эпигенетическими структурами, ответственными за передачу наследственной информации от одного клеточного поколения к следующему – в митозе, либо от родителей потомкам – в мейозе [19]. В основе нарушений сегрегации наследственного материала, возможно, лежит эпигенетический механизм репрессии генов, управляющих кинетическими стадиями [6]. Описанные специфические аномалии, как следует из анализа литературных данных, отмечены у других видов растений в условиях воздействия стрессовых факторов: при техногенном воздействии [16], при отдалённой межвидовой гибридизации [18]. Эффект пульверизации хромосом воспроизведён в опыте при ингибировании репликативного синтеза ДНК в G1-S стадии клеточного цикла [1]. А.К. Буторина [4] у сеянцев, полученных от деревьев, произрастающих в зоне Чернобыльской АЭС, установила неизвестное ранее у дуба явление – пуффинг хромосом, завершающийся выбрасыванием ядрышкоподобного тельца в цитоплазму, которое рассматривается как цитологическое проявление практиче-

ски непрерывной экспрессии рибосомных генов на протяжении митоза (феномен «остаточного ядрышка»). В настоящее время это трактуется как один из способов быстрой реорганизации генома в ответ на стрессовый фактор, когда участок хромосомы, где расположен ген устойчивости, многократно умножается (амплифицируется) и затем может переходить в экстрахромосомное состояние. Такое поведение остаточного ядрышка относят к проявлению эпигенетической изменчивости [7].

– *Организменный уровень.* Растениям присуща поливариантность индивидуального развития (онтогенеза). Одной из важных особенностей растений является их популяционно-подобная структура. Вместо понятия индивидуум, особь, для них более корректен термин «мультивидуум», под которым понимается полисистема, состоящая из множества повторяющихся единиц – фито- или метамеров, каждый из которых можно рассматривать как отдельный субиндивидуум и который аналогичен отдельной особи. Каждый субиндивидуум реализует собственную программу индивидуального развития и имеет собственный зародышевый путь клеток. Поэтому эмбриогенез у растений в ходе их онтогенеза осуществляется многократно, и это приводит к формированию ярусности и разновозрастности различных частей мультивидуума [20]. Разновозрастность частей индивидуума – причина появления внутрииндивидуальной изменчивости, связанной с взаимодействием генотип-среда.

У видов берез разнообразие субиндивидуумов представлено резко дифференцированными четырьмя морфологическими типами побегов: удлинённые вегетативные (долихобласты), удлинённые генеративные с мужскими сережками, укороченные вегетативные (брахибласты) и укороченные генеративные с женскими сережками [23]. В кронах отдельных мультивидуумов частота встречаемости этих типов побегов изменяется в индивидуальной жизни. Такая популяционно-подобная структура и мультивидуальная изменчивость присуща и карельской берёзе. Незавершенность проблемы корректной оценки генотипа отдельного дерева как мультивидуума, т. е. с учетом разнообразия входящих в него субиндивидуумов, может быть ответственна за такие явления, которые часто встречаются при исследовании карельской берёзы, как «выздоровление», «скрытое состояние», а также быть причиной получения неоднозначных, а часто и противоречивых данных при генетическом анализе, при вовлечении в гибридизацию материала, представленного с разных ветвей одного дерева [11]. Для преодоления этого необходимо использовать аппарат статистического анализа, разработанный для изучения популяционной (групповой) изменчивости [5].

У карельской берёзы мультивидуум включает набор эпигенетических программ развития. Это наглядно демонстрируют опыты с её размножением в культуре *in vitro*. У отдельных генотипов проявляется эффект прямой регенерации из апикальной меристемы соматических клеток при отсутствии или минимальной стадии каллусообразования, у других – только через стадию каллусообразования. Однако такая изменчивость наблюдается и внутри мультивидуума. Образец, взятый с отдельного дерева при культивировании *in vitro*, привёл к появлению соматического варианта, образовавшего и стабильно поддерживающего в течение нескольких лет вместо корней каллусообразную структуру. Другой образец из кроны этого же дерева дал другие результаты [25]. Это подтверждает химерное строение карельской берёзы по эпигенетической изменчивости.

У карельской берёзы выявлен широкий полиморфизм по многим признакам. В любой выборке можно встретить узорчатые и безузорчатые особи. Н.О. Соколов разделил карельскую берёзу по внешнему виду и хозяйственной ценности на три типа: высокоствольную, короткоствольную и кустообразную, отметив, что имеются и переходные вариации [30]. Позднее их стали называть формами, приравняв к широко распространённому в лесной селекции понятию, просто учитывающему какую-то особенность деревьев («гроздшишечная» форма сосны обыкновенной, грубокожая форма берёзы и т. п.). Однако, выделенные Н.О. Соколовым типы, по нашему мнению, отражают более существенную и необычную особенность карельской берёзы – наличие у неё разных жизненных форм (деревьев, кустарников и переходных форм). Появление в одной или в разных популяциях растений разных жизненных форм (биоморф) является крайним проявлением морфологической поливариантности онтогенеза [8]. Кроме карельской берёзы, примером подобного рода являются биоморфы липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill., которые включают одноствольные, немногоствольные, многоствольные, куртинообразующие, деревья–кусты, факультативные стланики [34]. Такое резкое увеличение спектра морфологической поливариантности онтогенеза липы связано с проявлением экологического стресса, который и является причиной подъёма уровня внутривидового разнообразия. В осно-

все классификации жизненных форм лежат разные типы ветвления – вертикальный и латеральный. Для деревьев характерен первый тип ветвления, для кустарников – второй [21]. Именно наличие в одной популяции разных жизненных форм – от кустарника до дерева первой величины при отсутствии влияния внешних стрессовых факторов – один из наиболее поразительных фактов, присущих карельской берёзе. Дело в том, что в систематике берёз жизненная форма является одним из наиболее важных диагностических признаков. Так, например, по одной из классификаций берёзы подсемейства *Albae* отличаются от подсемейства *Fruticosa* как раз тем, что первые – деревья, а вторые – кустарники [29]. Выходит, что в одной популяции присутствуют подвыборки, которые могут быть приравнены как бы к разным видам? Такая необычная «многовидовая» структура популяции карельской берёзы является предметом продолжающегося спора об её систематическом положении.

– Молекулярно-генетический анализ соматоклонального варианта, полученного в культуре *in vitro*, показал отсутствие различий по электрофоретическим спектрам изученных микроклональных растений в клоне и между SSR-профилями этих растений и исходного дерева при наличии существенных фенотипических различий в последнем случае [24]. К таким же выводам привело изучение возможности паспортизации клонов карельской берёзы методом ПЦР с полуслучайными праймерами – semi-RAPD [22]. Сравнение нуклеотидных структур 16 S р ДНК берёзы повислой (в том числе карельской берёзы) и берёзы пушистой также не выявило между ними различий [28]. Идентичность нуклеотидных структур при существенных фенотипических различиях образцов свидетельствует об эпигенетическом характере этих фенотипических различий и подтверждает эпигенетический статус соматоклонального варианта карельской берёзы [15]. Возможно, более перспективным, с учётом предлагаемой гипотезы, может быть использование IRAP-метода классификации геномной ДНК между близко расположенными последовательностями ретротранспозонов и его модификаций, с помощью которого удалось выявить структурные элементы геномов некоторых травянистых и одного древесного вида [3].

Таким образом: 1. Представленные факты не противоречат вирусно-генетической гипотезе происхождения карельской берёзы.

2. Карельская берёза может быть использована в качестве эпигенетической модели для изучения одного из вариантов естественной генетической инженерии древесных растений, когда в качестве вектора-переносчика, способного к введению и встраиванию чужеродной ДНК (РНК) в растительные клетки, выступает вирус.

3. Популяционно-подобная структура деревьев карельской берёзы и «многовидовая» структура её популяций требует разработки методологических подходов для корректного проведения генетического анализа и решения прикладных вопросов селекции.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Азатян Р.А., Авакян В.А., Захарян М.С. Образование перестроек хромосом на рубеже фаз G-S под действием больших доз 5-фтор-2-дезоксинурина (ФУДР) // Цитология и генетика. 1983. Т. 17. № 1. С. 27–30.
2. Блюмкин В.И., Жданов В.М. Влияние вирусов на хромосомный аппарат и деление клеток. М.: Медицина, 1973. 268 с.
3. Боротникова С.В. Молекулярно-генетический анализ генофондов редких и исчезающих видов растений Пермского края // Автореф. дис... докт. биол. наук. Уфа. 2009. 44 с.
4. Буторина А.К., Исаков Ю.И. Пуффинг хромосом в метафазе-телофазе митотического цикла у дуба черешчатого // Доклады Академии наук СССР. 1989. Т. 308. № 4. С. 987–989.
5. Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и популяционный онтогенез // Популяционный семинар, Йошкар-Ола, 1998. С. 13–23.
6. Вершинин А.В. Эпигенетика специфических районов хромосом // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1200–1214.
7. Голубовский М.Д. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости эукариот // Молекулярные механизмы генетических процессов: Молекулярная генетика, эволюция и молекулярно-генетические основы селекции. М.: Наука, 1985. С. 146–162.
8. Жукова Л.А., Глотов И.В. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 455–461.
9. Засухина Г.Д. Система вирус – клетка как модель для изучения регуляции процессами репарации и мутагенеза // Мутагенез и репарация в системе вирус – клетка. М.: Наука, 1983. 232 с.
10. Зильбер Л.А. Вирусно-генетическая теория возникновения опухолей. М.: Медицина, 1968. 242 с.

11. *Исаков Ю.Ю.* Карельская береза как объект генетических исследований // Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології // Зб. наук. пр. / Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова. К.: Логос. С. 78–81.
12. *Исаков Ю.Ю.* О природе исключительно высокого фенотипического полиморфизма берёзы карельской // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. «Фенетика популяций». М. 1985. С. 65–66.
13. *Исаков Ю.Ю., Пожиддаева И.М.* Генетическая нестабильность карельской березы // Тез. докл. конф. «Молекулярные механизмы генетических процессов». М. 1987. С. 77–78.
14. *Исаков Ю.Ю., Косиченко П.Е., Буторина А.К., Пожиддаева И.И.* Генетика и селекция в лесоводстве // Сб. научн. тр. Воронеж. ЦНИИЛГиС, М. 1991. С. 65–72.
15. *Исаков Ю.Ю.* О возможности эпигенетического проявления и наследования некоторых признаков у древесных растений // Матер. IX Всеросс. популяц. семинара. «Особь и популяция – стратегия жизни». Уфа: Изд. Дом ООО «Вилли Окслер». 2006. Ч. II. С. 439–443.
16. *Калашиник Н.А.* Оценка степени техногенного воздействия на хвойные насаждения по уровню хромосомных нарушений в соматической ткани // Матер. междунар. конф. «Мониторинг и оценка состояния растительного мира». Минск: ИОО «Право и экономика», 2008. С. 314–317.
17. *Косиченко Н.Е., Исаков Ю.Ю., Щетинкин С.В.* Проявление признаков узорчатой древесины в потомстве берёзы при гамма-облучении семян // Матер. IV Всесоюз. совещ. «Фенетика природных популяций». М. 1990. С. 129–130.
18. *Лучникова С.В.* Цитогенетические механизмы образования нередуцированных мужских гамет у отдаленного гибрида сливы // Тез. докл. II съезда ВОГиС. Санкт-Петербург. 2000. С. 217.
19. *Малецкий С.И.* Полиплоидия и аналоговая форма наследственности у растений // Факторы экспериментальной эволюции организмов. Киев: Логос, 2008. В 4-х т. Т. 4. С. 19–24.
20. *Малецкий С.И.* Семантическая структура понятий «наследственность» и «эволюция» // Вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 4. С. 819–852.
21. *Малецкий С.И.* Введение в популяционную биологию и генетику растений. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. 1995. 155 с.
22. *Матвеева Т.В., Машкина О.С., Исаков Ю.Ю., Лутова Л.А.* Молекулярная паспортизация клонов карельской берёзы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экологическая генетика. Т. VI. № 3. 2008. С. 18–23.
23. *Магомедмирзаев М.М.* Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука. 1990. 232 с.
24. *Машкина О.С., Баранов О.Ю., Исаков Ю.Ю.* Морфологические, цитологические и молекулярно-генетические особенности мутантного клона карельской берёзы // Матер. междунар. научн.-практич. конф. «Наука о лесе XXI века». Гомель. Институт леса НАН Беларуси. 2010. С. 244–248.
25. *Машкина О.С., Исаков Ю.Ю., Недосекина В.Ю., Землянухина О.А.* Некоторые особенности размноженных *in vitro* клонов карельской берёзы на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях // Матер. междунар. научно-практич. конф. «Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов в системе устойчивого развития». Гомель. Институт леса НАН Беларуси. 2007. С. 283–286.
26. *Новицкая Л.Л., Кушпир Ф.В.* Экспериментальная индукция структурных аномалий тканей ствола древесных растений по типу карельской берёзы // Труды IV Международного симпозиума «Строение, свойства и качество древесины». Т. 1. Санкт-Петербург, 2004. С. 99–101.
27. *Пожиддаева И.М., Исаков Ю.Ю., Невлев В.В.* Изучение возможности увеличения генетического разнообразия в популяциях древесных растений путем использования моделей естественных интеграционных систем (на примере берёзы карельской) // Научный отчет по теме. Архив ЦНИИЛГиС, 1985. С. 1–29.
28. *Пантелеев С.В.* Секвенирование гена 16S рРНК хлоропластной ДНК берёз // Матер. междунар. научн. конф. «Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе». Гомель. Институт леса НАН Беларуси. 2009. С. 116–118.
29. *Пономарев Н.А.* Березы СССР. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1932. 247 с.
30. *Соколов Н.О.* Карельская берёза. Петрозаводск. 1950. 116 с.
31. *Соустова Н.М., Исаков Ю.Ю.* Особенности мейоза при микроспорогенезе у разных форм карельской берёзы // Проблемы лесоведения и лесоводства. Гомель: Институт леса НАН Беларуси. 2005. С. 179–181.
32. *Хесин Р.Б.* Непостоянство генома. М. Наука. 1984. 472 с.
33. *Hintikka T.N.* Die «visa» – Kraukheit der Birke in Finnland. Zeitsch.// Pflanzenkrankh und Gallenkunde. 1922. № 32. P. 193–210.
34. *Чистякова А.А.* О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Вып. 2. С. 129–138.
35. *Чураев Р.Н.* Гипотеза об эпигенезе // Исследования по математической генетике. Новосибирск: ИЦиГ АН СССР, 1975. С. 77–94.
36. *Чураев Р.Н.* Эпигенетика: гены и эпигенные сети в онто- и филогенезе // Генетика. 2006. Т. 42, № 9. С. 1276–1296.



## HABITAT AND MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF BIRCHES, GROWING ON ASHES NEAR THERMAL POWER STATION

*Kalashnikova I.V.*

The Botanical Garden, Urals Branch of Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia,  
E-mail: iren.kalachnikova@gmail.com

**Abstract.** Habitat and morphological parameters of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. were studied in forest stands and on ashes of Reftinskaya power station (near Yekaterinburg). Interspecies differences in relative height of stem, crown length and crown index have been shown. In cultures both species had lower relative height of stem and well developed crowns. In conditions of high density of forest stands maximum of relative height of stem and the most compact tree crown were observed. It was concluded, that at this age stage the main factors of *B. pendula* и *B. pubescens* developing are the level of competition load, edaphic conditions and ecological properties of species. Different contribution of this factors in summary influence of environment define habitat and morphological parameters of studied species.

## ГАБИТУАЛЬНЫЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ БЕРЕЗ В УСЛОВИЯХ ЗОЛОШЛАКООТВАЛОВ ТЕПЛОВЫХ ЭЛЕКТРОСТАНЦИЙ

*Калишникова И.В.*

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия, E-mail: iren.kalachnikova@gmail.com

Изучение особенностей адаптивного потенциала древесных растений является одной из фундаментальных основ создания устойчивых насаждений при решении проблемы оптимизации техногенных ландшафтов. Важное значение имеет оценка морфометрических показателей растений, произрастающих в специфических условиях техногенных земель.

Целью данной работы было исследование габитуальных и морфологических параметров надземных и подземных органов *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. при техногенной интродукции и естественном возобновлении берез на золоотвале Рефтинской ГРЭС Свердловской области. Была произведена закладка временных пробных площадей в естественных лесных насаждениях (ПП-1), на участке естественного возобновления берез на «чистой» золе (ПП-2), а также в культурах (ПП-3), созданных в 1993 г. в ходе выполнения биологического этапа рекультивации золоотвала. В соответствии с распределением деревьев по диаметру стволов и с учетом возраста формировалась систематическая выборка модельных и учетных деревьев с определением следующих морфометрических показателей: диаметр и высота ствола, диаметр и протяженность кроны, параметры корневых систем.

Были установлены высокие корреляции между диаметром кроны и стволов ( $R^2 = 0,72-0,78$ ), а также между протяженностью кроны и высотой ствола ( $R^2 = 0,65-0,83$ ).

Специфика условий роста культур (нанесение почвогрунта на поверхность золы, определенная густота, равномерность размещения деревьев, их разновозрастность и т. д.) оказывает прямое влияние на распределение деревьев по основным таксационным показателям [4]. Наблюдается меньшая дифференциация стволов по диаметру, более выраженная концентрация деревьев в центральных ступенях толщины с пониженным их числом в крайних и значительно меньшая амплитуда колебания относительных высот. Культуры отличаются также более высокими значениями абсолютной полноты и запаса древостоя, средних морфометрических параметров ствола (диаметра и высоты) по сравнению с естественными насаждениями (табл.).

В естественных березняках (ПП-1) и на зольном субстрате (ПП-2) кривая деревьев берез носит асимметричный характер со смещением максимума в сторону маломерных ступеней толщины. При этом значения среднего диаметра и высоты в лесных ценозах выше. Насаждения на золе отличались меньшими значениями абсолютной полноты и запаса и большей густотой, чем на лесных почвах.

В качестве показателей степени напряжения роста и связи видов с условиями среды использовали относительную высоту ствола ( $h/d$ ) и относительную протяженность кроны ( $Lkr/h$ ). Влияние густоты насаждения на таксационные показатели в разновозрастных древостоях проявляется в уменьшении размеров кроны, относительной протяженности кроны и увеличении относительной высоты дерева [1,3,4].

Таблица. Таксационная характеристика пробных площадей и модельных деревьев

ПП	Вид	N, тыс. шт/га	$\Sigma G$ , м <sup>2</sup> /га	M, м <sup>3</sup> /га	Средние показатели модельных деревьев				площадь корневой системы (Skc), м <sup>2</sup>
					ствол		крона		
					диаметр (d), см	высота (h), см	длина (Lkr), м	диаметр (Dkr), м	
1	<i>Betula pendula</i>	0,45	4,84	23,87	5,1±0,3	7,7±0,3	4,6±0,3	1,6±0,1	10,1±1,4
	<i>Betula pubescens</i>	0,11	0,60	2,32	4,6±0,2	7,2±0,2	4,4±0,2	1,5±0,1	14,4±2,8
	<i>Pinus silvestris</i>	0,12	2,71	13,15	–	–	–	–	–
	<i>Populus tremula</i>	0,09	0,05	0,16	–	–	–	–	–
	<i>Salix sp.</i>	0,24	2,73	15,72	–	–	–	–	–
	<b>итого</b>	<b>1,01</b>	<b>10,93</b>	<b>55,08</b>					
2	<i>Betula pendula</i>	4,33	0,70	2,13	4,0±0,2	4,7±0,2	3,4±0,2	1,7±0,1	25,3±2,9
	<i>Betula pubescens</i>	3,54	0,57	1,68	3,3±0,2	4,5±0,2	3,6±0,2	1,5±0,1	23,5±2,4
	<i>Populus tremula</i>	0,05	0,02	0,04	–	–	–	–	–
	<i>Salix sp.</i>	10,60	1,08	2,72	–	–	–	–	–
	<b>итого</b>	<b>18,52</b>	<b>2,37</b>	<b>6,56</b>					
3	<i>Betula pendula</i>	1,88	11,06	51,45	7,8±0,6	8,6±0,2	6,5±0,4	2,6±0,2	14,3±2,1
	<i>Betula pubescens</i>	0,31	1,31	5,94	6,9±0,5	7,9±0,3	6,6±0,2	2,7±0,2	11,7±2,3
	<b>итого</b>	<b>2,19</b>	<b>12,37</b>	<b>57,39</b>					

Примечание: N – число стволов на единицу площади (тыс. шт/га);  $\Sigma G$  – абсолютная полнота древостоя на единицу площади (м<sup>2</sup>/га); M – запас стволовой древесины на единицу площади (м<sup>3</sup>/га).

В наших исследованиях показано, что у обоих видов относительная высота имела максимальные значения в лесных насаждениях, минимальные – в культурах (рис.).

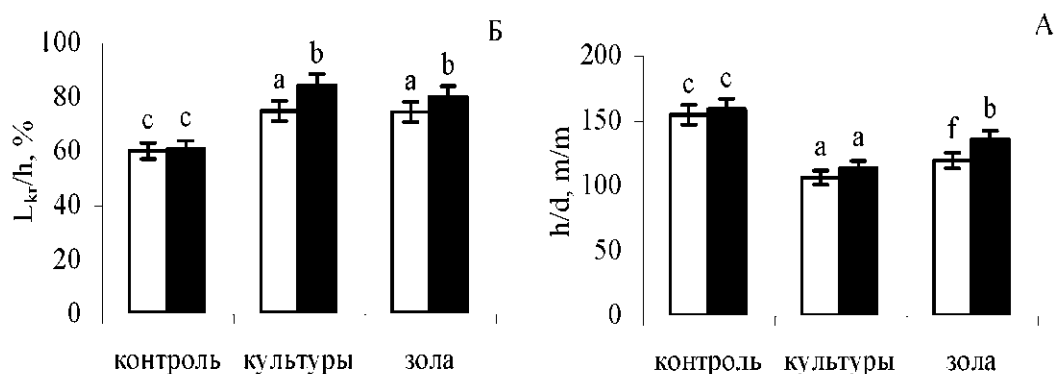


Рисунок. Относительные параметры ствола и кроны (А – относительная высота ствола, Б – относительная протяженность кроны) *B. pendula* (□) и *B. pubescens* (■) в зависимости от условий произрастания.

Буквами (a, b, c, f) указаны достоверности различий ( $p \leq 0,001$ )

Можно констатировать, что на данной возрастной стадии в естественных березниках под воздействием высокой конкурентной нагрузки происходит перераспределение общего прироста в пользу высоты [4, 5]. В условиях «чистой» золы насаждения испытывают более низкий уровень конкурентной нагрузки по сравнению с лесными ценозами, что обусловлено мозаичностью зарастания зольного субстрата и эколого-биологическими особенностями конкурирующих видов (березы и ивы). Доминирующее влияние на изменение морфометрических параметров деревьев на ПП-2, по нашему мнению,

играет низкое содержание элементов минерального питания и особенности гидрологического режима зольного субстрата. Заданные в культурах условия роста берез (схема посадки и нанесение почвогрунта на золу) способствовали улучшению водно-минерального режима по сравнению с «чистой» золой и снижению конкурентной нагрузки по сравнению с лесными насаждениями.

Сравнение относительных параметров крон на разных ПП показало, что деревья на золоотвале отличаются более высокими значениями длины и ширины кроны. В лесных насаждениях березы имеют самые компактные по диаметру и относительной протяженности кроны. Это согласуется с мнением ряда авторов [2, 5–8], полагающих, что в густых древостоях формируются более узкие и менее протяженные кроны.

На ПП-1 и ПП-3 индекс крон ( $Dkr/d$ ) не имел достоверных различий. В культурах деревья характеризовались раскидистыми кронами и большой толщиной ствола, а в лесных насаждениях – относительно тонкими стволами и компактной по ширине кроной. Разный вклад эдафических и ценологических факторов в суммарное воздействие условий среды на рост берез привел к изменению индекса крон, значения которого оказались более высокими на золе.

Анализ межвидовых различий морфометрических параметров деревьев показал, что в условиях золоотвала *B. pubescens* характеризовалась более высокими значениями относительной протяженности кроны, чем *B. pendula*. На ПП-2 деревья *B. pubescens* также имели более высокие значения относительной высоты ствола, а на ПП-3 – индекса кроны. Для *B. pendula* на «чистой» золе отмечены более высокие значения диаметра и площади кроны. В лесных насаждениях различий между видами по абсолютным и относительным показателям стволов и крон не наблюдались.

По линейным параметрам корней и их пространственному расположению у обоих видов наблюдалась высокая вариация. В корневой системе *B. pendula* и *B. pubescens* преобладают корни горизонтальной ориентации. Березы формируют от 6 до 16 хорошо развитых горизонтальных корней первого порядка, основная их масса располагается в 20–25-сантиметровом слое субстрата. На расстоянии 10–30 см от шейки корня наблюдалось интенсивное разветвление корней. При этом на всех участках *B. pubescens* характеризовалась большей степенью разветвленности и ажурности корневой системы в горизонтальной плоскости по сравнению с *B. pendula*. У обоих видов берез длина горизонтальных корней на ПП-1 составляла в среднем 2,4–2,5 м, на ПП-2 – 3,1–3,3 м, ПП-3 – 2,2–2,7 м. У обоих видов число вертикальных ответвлений, проникающих на глубину 0,6–2,0 м, составляло от 2 до 16. В большинстве случаев формируется хорошо развитая система стержневого корня с глубиной проникновения 0,5–1,6 м. По мере роста наблюдается разветвление центрального корня на большое число вертикальных и горизонтальных ответвлений. В зольном субстрате формировалось наибольшее количество корней высоких порядков ветвления в виде плотных образований всевозможной формы. В культурах на глубине 40–70 см в горизонте «чистой» золы отмечены случаи образования второго яруса горизонтально ориентированных корней с большим количеством корневых ответвлений. Плотность и каменистость привозного грунта и лесных почв приводили к формированию более плотной древесины и коры корней, вызывали различные деформации (резкие перегибы, сдавленность, срастание). Рыхлость и бесструктурность зольного субстрата способствовала формированию эластичных корней с более мягкой и тонкой корой, в большинстве случаев с правильной круглой формой сечения, при этом деформация тонких, горизонтально ориентированных корней наблюдалась только на значительной глубине вследствие давления верхнего слоя субстрата.

Оба вида формируют максимальную по площади корневую систему на участке естественного возобновления видов на «чистой» золе. Это может являться адаптивной реакцией на специфическую структуру и особенностями водного режима зольного субстрата. Деревья на ПП-1 и ПП-3 различались по площади корневой системы.

Найдены тесные корреляции между надземной и подземной частями деревьев. Отношение площади проекций корневых систем к площади проекций крон в культурах варьировало в пределах 2,3–3, на «чистой» золе – в пределах 10–12, в лесных насаждениях – значения данного параметра не превышали 6–8. На золе березы формировали наиболее раскидистую корневую систему площадью около 24 м<sup>2</sup>, в культурах и в лесных ценозах – более компактную (12–13 м<sup>2</sup> и 11–12 м<sup>2</sup>, соответственно).

Таким образом, на данной возрастной стадии основными факторами, определяющими рост и развитие *B. pendula* и *B. pubescens*, являются уровень конкурентной нагрузки, эдафические условия

местопрорастания и экологические свойства видов. Разный вклад этих факторов в суммарное воздействие среды определяет габитуальные и морфологические параметры изученных видов берез.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бузыкин А.И., Пиетичникова Л.С., Собачкин Д.С., Собачкин Р.С. Естественное изреживание разногустотных молодняков в экспериментальных посадках сосны // Хвойные борсальной зоны, 2008. № 3–4. С. 244–249.
2. Луганский П.А., Пагимов З.Я. Структура и динамика сосновых древостоев на Среднем Урале. Екатеринбург, 1994. 140 с.
3. Мойров С.И. Влияние первоначальной густоты словых культур на дальнейший рост насаждений // Лесное хозяйство, 1968. № 5. С. 26–29.
4. Попов В.К. Березовые леса центральной лесостепи России. Воронеж: изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2003. 424 с.
5. Усольцев В.А. Фитомасса крон спелых березово-осиновых насаждений в Северном Казахстане // Лесоведение, 1974. № 2. С. 86–88.
6. Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: изд-во Краснояр. ун-та, 1985. 192 с.
7. Mäkinen H. Effect of stand density on the branch development of silver birch (*Betula pendula* Roth) in central Finland. Springer-Verlag, 2002. Vol. 16. P. 346–353.
8. Prévosto B., Coquillard P. & Gueugnot J. Growth models of silver birch (*Betula pendula* Roth.) on two volcanic mountains in the French Massif Central // Plant Ecology, 1999. Vol. 144. P. 231–242.

### INFLUENCE OF DIFFERENT CONCENTRATIONS OF SUCROSE AND PRODUCTS OF ITS CLEAVAGE ON THE CONDUCTING TISSUES MORPHOGENESIS OF *POPULUS TREMULA* L., *ALNUS INCANA* (L.) MOENCH AND *BETULA PENDULA* ROTH.

*Karelina T.V., Novitskaya L.L.*

Forest Research Institute, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences,  
Pushkinskaya 11, Petrozavodsk 185910, Russia. Tel: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: karelt@mail.ru

**Abstract.** The work has based on the hypothesis that excessive assimilate storage in the trunk caused the formation of abnormal patterned wood in Karelian birch. We were interested in the influence of sucrose, fructose and glucose on the phloem and xylem differentiation of *Populus tremula*, *Alnus incana* and *Betula pendula*. Solution of sucrose and products of its cleavage (concentrations: 0 g L<sup>-1</sup>, 10 g L<sup>-1</sup>, 25 g L<sup>-1</sup>, 50 g L<sup>-1</sup>, 100 g L<sup>-1</sup>, 200 g L<sup>-1</sup>) was applied to the trunk tissues of aspen, alder and birch. In all studied tree species glucose solutions had no effect on the conducting tissues formation. Injection of additional sucrose and fructose in the stem induced abnormal development of conducting tissues only in *B. pendula* and had no effect on the structure of *P. tremula* and *A. incana* tissues. It has been suggested that sucrose level in birch tissues is already high, so additional sucrose induced abnormal tissues formation. The role of sclerenchyma in maintenance of sucrose gradients in the cambial zone is discussed.

### ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ САХАРОЗЫ И ПРОДУКТОВ ЕЕ РАСЩЕПЛЕНИЯ НА МОРФОГЕНЕЗ ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ ОСИНЫ, ОЛЬХИ И БЕРЕЗЫ

*Карелина Т.В., Новицкая Л.Л.*

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

Среди древесных пород только у березы может формироваться древесина с насыщенным узором, похожим на мрамор. Данная особенность присуща форме березы повислой – карельской березе (*Betula pendula* Roth var. *carelica*). Высказана гипотеза о том, что формирование структурных аномалий проводящих тканей ствола у карельской березы индуцируется избыточным уровнем сахаразы в проводящей флоэме и камбиальной зоне [4, 5]. Дальнейшее развитие данной гипотезы пред-

полагает получение ответа на вопрос, почему у других древесных пород не образуется узорчатая древесина по типу карельской березы. Цель настоящей работы заключалась в проверке, может ли повышение уровня сахарозы в камбиальной зоне осины и ольхи вызвать изменение структуры проводящих тканей аналогичные тем, что мы наблюдали у березы повислой [5, 15].

В 2006–2007 гг. мы заложили серию экспериментов по введению растворов экзогенных сахаров в ткани ствола осины (*Populus tremula* L.), ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.). Подбор объектов исследования проводили в посадках на Агробиологической станции КарНЦ РАН.

В качестве методического подхода использовали введение в ткани ствола растворов сахарозы (1) и образующих при ее расщеплении моносахаров – глюкозы (2) и фруктозы (3). Концентрации растворов включали: 0 % – дистиллированная вода, 1 %, 2,5 %, 5 %, 10 %, 20 %. Введение растворов сахаров в камбиальную зону ствола проводили в соответствии с опубликованной методикой [7, 15]. Растворы вводили ежедневно в течение 7 недель, начиная с 25 июня.

Образцы для фиксации брали в конце того же вегетационного периода (октябрь), когда проводили эксперимент. Для микроскопического анализа из зоны эксперимента вырезали блоки, включающие ткани флоэмы и ксилемы. Подготовку образцов для светооптического анализа клеток и тканей древесины и коры проводили по общепринятой методике – глутаральдегидом с последующей постфиксацией осмием [10]. Исследования осуществляли с использованием светового микроскопа AxioImager A1 (Germany) и программы обработки изображений ВидеоТест-Морфология 5.0.

Выбор времени отбора образцов был обусловлен следующими причинами: (а) октябрь – время листопада, отток ассимилятов из кроны уже закончился; (б) растения готовятся к состоянию покоя, следовательно, весь пул поступивших в ствол ассимилятов прошел стадию метаболизации; (в) клетки завершили процесс дифференцировки, и ткани приобрели присущие им специфические черты; (г) характер и количество запасных метаболитов в клетках дают возможность примерно оценить суммарный пул сахаров, метаболизированных в зоне эксперимента в процессе введения экзогенных растворов и при осеннем оттоке сахарозы из листьев.

**Результаты.** Микроскопический анализ образцов тканей ствола показал, что исследуемые породы имеют существенные различия в строении проводящей флоэмы, которые наиболее ярко проявляются при рассмотрении состава и степени развития склеренхимы. У осины камбий ежегодно откладывает 1–2 слоя волокон (рис. 1а). Для ольхи характерно присутствие склерейд в прикамбиальной зоне (рис. 1б), тогда как в проводящей флоэме березы повислой элементы склеренхимы в норме не встречаются (рис. 1в). Данные особенности строения проводящей флоэмы были отмечены также другими анатомами [1, 12].

Растворы глюкозы во всех вариантах опыта (концентрации от 1 % до 20 %) вызвали формирование приростов древесины и коры с относительно нормальным соотношением и расположением структурных элементов у всех трех пород.

Реакция исследованных пород на введение растворов сахарозы и фруктозы существенно различалась.

**Осина.** Введение растворов сахарозы и фруктозы в различных концентрациях оказывало влияние скорее на количественные, чем на качественные характеристики тканей. У отдельных деревьев при введении сахарозы в концентрациях 1 % и 2,5 % мы наблюдали заложение дополнительных групп волокон в непосредственной близости от камбия. Также дополнительные группы волокон закладывались среди элементов проводящей флоэмы в вариантах с введением фруктозы в концентрациях 1 %, 2,5 % и 5 % (рис. 2а). При введении более высоких концентраций сахарозы и фруктозы дополнительный слой волокон не закладывался, так же как и в варианте с введением дистиллированной воды. Заложение второго слоя волокон в проводящей флоэме осины не является чертой аномального строения. Таким образом, нарушения структуры проводящих тканей осины при введении экзогенных сахаров не наблюдалось.

В то же время увеличение концентрации сахарозы стимулировало накопление крахмала в паренхимных клетках коры. Был отмечен сдвиг соотношения между клетками без вакуоли и клетками с крупной центральной вакуолью в проводящей флоэме в сторону увеличения доли последних. Увеличение доли сильно вакуолизированных паренхимных клеток в проводящей флоэме также было отмечено при повышении концентрации фруктозы. Вакуоли имели бесцветное прозрачное содержимое.

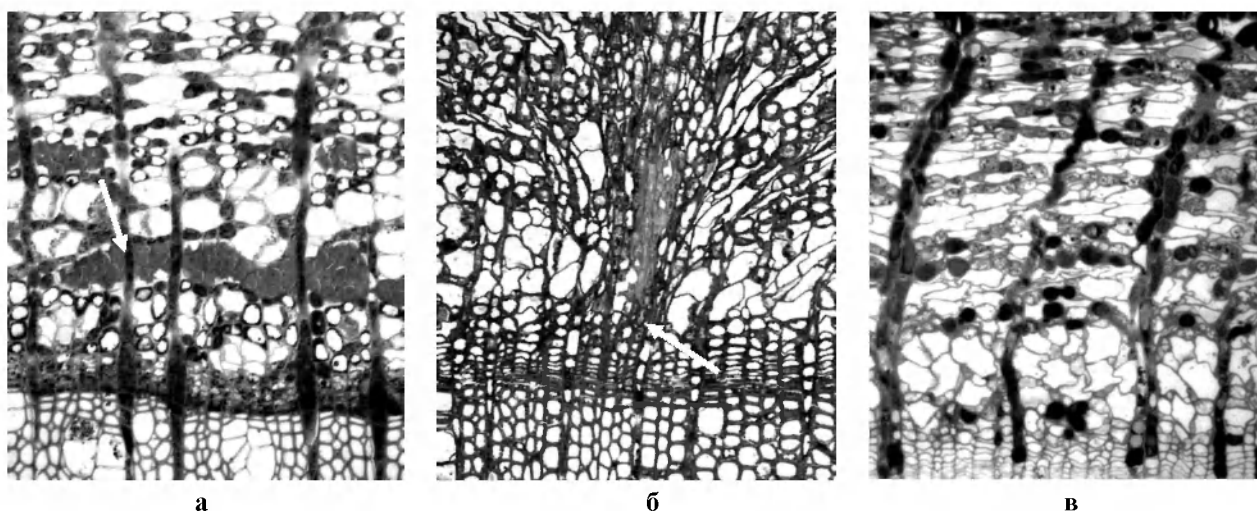


Рисунок 1. Строение проводящей флоэмы исследованных пород в норме.

а – осина, стрелкой указана группа волокон, располагающаяся между слоями ранней и поздней флоэмы;  
б – ольха серая, стрелкой указан склерейдный комплекс, расположенный напротив агрегатного луча;  
в – береза повислая, склерейды в проводящей флоэме отсутствуют.

**Ольха.** Микроскопический анализ образцов не выявил нарушений в строении проводящих тканей ольхи серой, сформировавшихся в условиях эксперимента. Растворы сахарозы во всех вариантах опыта вызывали у ольхи образование широких приростов ксилемы, которые в 10,5–12,5 раз превышали значения приростов флоэмы. При введении растворов фруктозы в том же диапазоне концентраций (от 1 % до 20 %) это отношение изменялось в пределах от 3,9 до 5,7, т. е. приросты ксилемы были меньше, а приросты флоэмы – больше, чем в вариантах с введением сахарозы. Кроме того, фруктоза в концентрации 20 % вызвала достоверное увеличение числа лучей на 1 мм поперечного среза.

В варианте с введением сахарозы в концентрации 2,5 % была обнаружена склерификация ситовидных элементов в прикамбиальных слоях флоэмы. Такая же картина наблюдалась и в варианте с введением 2,5 % фруктозы (рис. 2б).

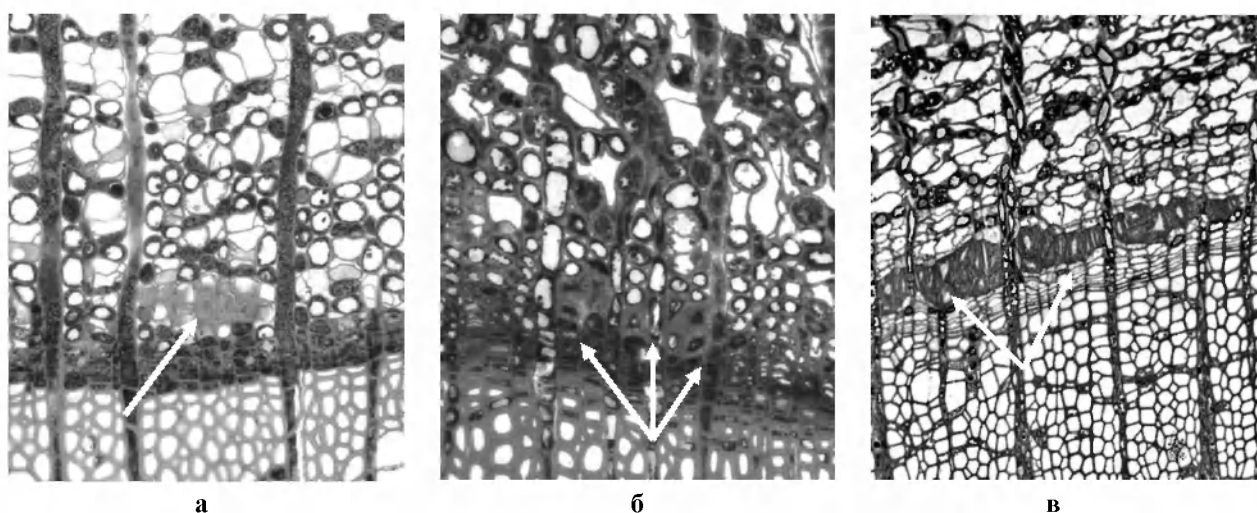


Рисунок 2. Эксперимент с введением растворов сахаров в ткани ствола. Внутренние слои коры, примыкающие к камбиальной зоне.

а – осина, вариант с введением 2,5 % раствора сахарозы, стрелкой указана группа волокон;  
б – ольха серая, вариант с введением 2,5 % раствора фруктозы, стрелками указаны группы склерейд в месте прохождения агрегатного луча;  
в – береза повислая, вариант с введением 2,5 % сахарозы, стрелками указаны группы склерейд.

При высоких концентрациях сахарозы в клетках ольхи, как и в случае с осиной, накапливался крахмал, большинство паренхимных клеток были сильно вакуолизированы, содержимое вакуолей было бесцветным и прозрачным.

**Береза.** Эксперименты с введением сахаров в ткани ствола березы повислой продемонстрировали тесную взаимосвязь между концентрациями сахарозы и фруктозы и дифференциацией склерид в прикамбиальной зоне флоэмы опытных деревьев [5, 6, 7; 15]. Так, было показано, что введение сахарозы в концентрациях 0 %, 1 %, 2,5 % и 5 % вызывает склерефикацию элементов флоэмы в непосредственной близости от камбия, что в норме у березы обычно не наблюдается (рис. 2в). Растворы фруктозы в концентрации 1 % и 2,5 % также вызвали образование склерид в прикамбиальном слое флоэмы. Реакция на высокие концентрации сахарозы и фруктозы (10 % и 20 %) заключалась в увеличении доли флоэмной и ксилемной паренхимы: материнские клетки ксилемы и флоэмы, которые должны были превратиться в сосуды и волокнистые трахеиды ксилемы и ситовидные трубки флоэмы, вместо этого дифференцировались в клетки запасующей паренхимы.

Основным запасным метаболитом клеток проводящей флоэмы березы были липиды. Обращало на себя внимание темное окрашивание вакуолизированных клеток.

**Обсуждение.** При разработке использованного нами методического подхода мы исходили из того, что интенсивная транспирация листьев будет обеспечивать всасывание растворов сахаров внутрь ствола. Результаты микроскопического анализа подтвердили наше предположение. Растворы сахарозы, глюкозы и фруктозы оказывали различное влияние на камбиальную активность исследованных растений, что свидетельствует о поступлении растворов внутрь тканей. Так, например, у ольхи в ответ на введение сахарозы формировались широкие приросты ксилемы, тогда как под влиянием введения растворов фруктозы увеличивались приросты флоэмы. По всей видимости, приток сахаров к камбиальной зоне связан с ее высокой аттрагирующей способностью.

Факт, что даже высокие концентрации глюкозы не изменяют структуру тканей, свидетельствует о большом резерве использования этого моносахарида в тканях древесных растений. Это находится в соответствии с данными о высокой метаболической активности глюкозы, которая обычно не накапливается в зонах активного роста [3, 8, 9].

Введение растворов сахарозы и фруктозы вызвало существенное отклонение от структуры проводящих тканей ствола только у березы. Ткани ольхи и осины в зоне эксперимента сохранили нормальное строение.

При концентрациях сахарозы и фруктозы 1–5 % у всех исследованных пород в зоне эксперимента в проводящей флоэме закладывались волокна (осина) и склериды (ольха и береза). Причем в наибольшей степени процесс склерификации был выражен у березы. Ранее мы высказывали предположение, что склерификация клеток, заключающаяся в отложении толстых целлюлозных лигнифицированных оболочек, представляет собой способ выведения из обмена излишка сахаров [5].

Волокна у осины и склериды у ольхи формируются в проводящей флоэме и у интактных деревьев. Их дополнительное развитие в ответ на введение сахаров в нашем эксперименте даст основание считать, что (1) в норме у этих пород заложение волокон и склерид происходит в моменты некоторого повышения уровня сахаров в тканях; (2) наличие данного механизма позволяет регулировать уровень сахаров путем заложения слоев волокон (осина) или очагов склерид (ольха) в проводящей флоэме без нарушения общей структуры тканей.

Отсутствие склерификации клеток проводящей флоэмы у интактных растений березы и появление здесь склерид при введении экзогенных сахаров, по нашему мнению, свидетельствует о том, что у этой древесной породы в норме сахара в проводящей флоэме не накапливаются. Такая ситуация возможна в случае интенсивного выведения сахаров за пределы флоэмы.

Результаты биохимического анализа слоев коры березы повислой показали, что в период активного роста во флоэме обнаруживается менее 30 % липидов, тогда как наибольшее их количество (65–85 %) сосредоточено в бересте [13]. Таким образом, береста березы – это ткань, ориентирующая на себя значительный поток ассимилятов. Возможно, наличие у березы такой мощ-



ной аттрагирующей зоны является дополнительным стимулом для оттока сахаров из клеток флоэмы к периферийным слоям коры. Поэтому у березы в ходе нормального развития не возникает необходимости в подключении механизмов утилизации излишка сахаров через образование специфических структур в самой проводящей флоэме, как это имеет место, например, у ольхи и осины.

Особого внимания заслуживает разница между запасными метаболитами у исследованных пород в зоне эксперимента. Из нерастворимых метаболитов у осины и ольхи, в основном, запасается крахмал, у березы – липиды. Судя по увеличению размеров вакуолей и отсутствию у них окраски, в этих компартментах паренхимных клеток осины и ольхи накапливаются сахара. Темная окраска вакуолей березы позволяет предполагать накопление в них танниновых включений, что находит подтверждение в результатах электронно-микроскопических исследований [5].

Образование крахмала считается самым мобильным из путей выведения сахаров из обмена веществ. Это пример отложения сахаров в «неглубокий» запас при появлении их небольших излишков. При высоком уровне сахаров в клетках образование крахмала сменяется намного более субстрато- и энергозатратным синтезом соединений липидной природы [2].

По нашему мнению, разница в накапливаемых метаболитах у осины и ольхи, с одной стороны, и березы, с другой, опосредованно указывает на степень перегруженности клеток сахарами. Судя по характеру запасных соединений, при введении высоких концентраций сахаров их уровень в зоне эксперимента у осины и ольхи сильно не повышается. Клетки справляются с поступившими излишками на первой ступени метаболизации сахаров, т. е. путем образования крахмала и накопления раствора сахаров в вакуолях. У березы же, по-видимому, клетки вынуждены утилизировать намного большее количество сахаров, поэтому имеет место синтез липидов и таннинов.

Логическим объяснением наблюдаемых различий может быть разница в исходном, т. е. до введения растворов, уровне сахаров в клетках: у осины и ольхи он, очевидно, существенно ниже, чем у березы. Поэтому экзогенные сахара у них не приводят к сильной перегрузке запасящих клеток. Кроме того, если наше предположение верно, то у осины и ольхи на фоне относительно невысокого уровня сахаров в клетках экзогенные сахара будут быстро оттекать из зоны эксперимента в близлежащие ткани.

В данной связи необходимо упомянуть об исследованиях Ю.Л. Цельникер и И.С. Малкиной [11], которые показали, что в ходе развития листа березы повислой раньше начинают экспортировать пластические вещества и их фотосинтетическая продуктивность намного выше по сравнению с листьями осины. Это значит, что в ствол березы, очевидно, поступает большее количество ассимилятов, поэтому можно ожидать, что «фоновый» уровень сахаров в ее клетках будет выше, чем у осины. В этих условиях дальнейшее повышение концентрации сахаров неизбежно приведет к подключению дополнительных механизмов их утилизации. Мы считаем, что синтез липидов вместо крахмала и накопление в вакуолях таннинов вместо сахаров, а также значительное увеличение количества клеток запасящей паренхимы у березы в зоне эксперимента следует рассматривать как биохимические и структурные компенсаторные реакции на превышение неких пороговых значений пула сахаров в тканях.

Что касается ольхи, то необходимо отметить, что у этой породы очень высок запрос на сахара со стороны корня, где они активно используются азотофиксирующими симбионтами [14]. Интенсивный отток сахаров в корни не способствует их накоплению в тканях ствола, поэтому можно ожидать, что уровень сахаров до введения экзогенных растворов у ольхи был достаточно низким. Поэтому, как и в случае осины, поступление дополнительных сахаров не вызвало сильной перегрузки клеток, и их утилизация оказалась возможна без нарушения структуры тканей в рамках типичных для данной древесной породы биохимических и структурных механизмов.

Кроме того, необходимо учитывать, что новообразование клеток в процессе камбиальной деятельности обусловлено поступлением в зону деления как сахаров, так и азотистых соединений. Определенное соотношение тех и других способствует интенсивному приросту ксилемы. Сильное уве-

личение прироста кеилемы при поступлении экзогенной сахарозы в камбиальную зону ольхи может быть связано с относительной доступностью азота у этой породы.

Таким образом, способность исследованных пород к образованию узорчатой древесины по типу карельской березы во многом определяется их биологическими особенностями.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 09-04-01643.*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Кремин В.М., Питченко П.Д.* Анатомия коры представителей сем. Березовых. Брест. 1996. 99 с. Деп. в ВИНТИ 01.04.1997. № 1034-В1997.
2. *Курсанов А.Л.* Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука. 1976. 647 с.
3. *Морозова А.В.* Биосинтез целлюлозы и сопутствующих полисахаридов клеточной оболочки высших растений (на примере волоконца хлопчатника). // Известия АН ТССР. 1976. № 5. С. 9–16.
4. *Новицкая Л.Л.* О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы. // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 9. С. 61–66.
5. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
6. *Новицкая Л.Л., Карелина Т.В., Запелалова Д.С., Николаева И.И., Веселкова Л.Л.* Моно- и дисахара как регуляторы ксилогенеза карельской березы. // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика. Петрозаводск. 2006. С. 161–163.
7. *Новицкая Л.Л., Кушнир Ф.В.* Узорчатая древесина карельской березы. // Природа. 2005. № 3. С. 23–29.
8. *Софронова Г.И.* Углеводный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на севере. Л.: Наука. 1985. С. 30–57.
9. *Судацкова Н.Е.* Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука. 1977. 230 с.
10. *Уикли Б.* Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. 324 с.
11. *Цельникер Ю.Л., Малкина П.С.* Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев. // Физиология растений. 1986. Т. 33. № 5. С. 935–943.
12. *Шкуратова Н.В.* Сравнительная анатомия коры двух видов осин. Брест. 2002. 14 с. Деп. в ВИНТИ 06.02.2002, № 236-В2002.
13. *Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Ильинова М.К., Капачкова Г.К.* Жирнокислотный состав суммарных липидов стволовой части березы. // Строение, свойства и качество древесины-2000. Петрозаводск, 2000. С. 110–112.
14. *Huss-Danell K., Sellstedt A., Flower-Ellis A., Sjöström M.* Ammonium effects on function and structure of nitrogen-fixing root nodules of *Alnus incana* (L.) Moench. // Planta. 1982. Vol. 156. № 4. P. 332–340.
15. *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.

#### INFLUENCE OF EXOGENOUS SUCROSE ON THE ACCUMULATION OF MONO- AND DISACCHARIDES IN TRUNK TISSUES OF *POPULUS TREMULA*, *ALNUS INCANA* AND *BETULA PENDULA* DURING THE PREPARATION FOR DORMANCY

*Karelina T.V., Novitskaya L.L., Galibina N.A.*

Forest Research Institute, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk 185910, Russia. Tel: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: karelit@mail.ru

Abstract. Exogenous sucrose (concentrations: 0 g L<sup>-1</sup>, 10 g L<sup>-1</sup>, 25 g L<sup>-1</sup>, 50 g L<sup>-1</sup>, 100 g L<sup>-1</sup>, 200 g L<sup>-1</sup>) was applied to the trunk tissues of aspen, alder and birch. In October concentrations of sucrose, glucose and fructose were analyzed by high-performance liquid chromatography in three layers of tissues: (1) nonconducting phloem and wound periderm, (2) conducting phloem and cambium, (3) xylem. In tissues of aspen and alder fructose dominated, whilst in birch tissues the major sugar detected was sucrose. Compared with aspen and alder tissues, birch tissues showed higher level of soluble sugars. Previously it has been suggested that sucrose level in birch tissues is already high, so application of additional sucrose leads to the accumulation of this disaccharide.

## ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОЙ САХАРОЗЫ НА СОДЕРЖАНИЕ МОНО- И ДИСАХАРОВ В ТКАНЯХ СТВОЛА БЕРЕЗЫ, ОЛЬХИ И ОСИНЫ В ПЕРИОД ПОДГОТОВКИ К СОСТОЯНИЮ ПОКОЯ

Карелина Т.В., Новицкая Л.Л., Галибина Н.А.

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарИЛ РАН, 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушkinsкая, 11.  
Тел. (8142) 76-81-60. E-mail: karelt@mail.ru

Образование структурных элементов ксилемы и флоэмы древесного растения происходит в результате деятельности камбия, которая напрямую зависит от притока в камбиальную зону продуктов фотосинтеза, т. е. сахарозы.

Исследования, выполненные на березе повислой (*Betula pendula* Roth.), показали, что превышение некоторого порогового уровня сахаров во флоэме может приводить к торможению камбиального роста и развитию структурных аномалий проводящих тканей. Данный эффект хорошо прослеживался при введении в ствол растворов экзогенной сахарозы [2–5].

Аналогичные исследования, выполненные на ольхе серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и осине (*Populus tremula* L.), продемонстрировали, что даже высокие концентрации экзогенной сахарозы не оказывают существенного влияния на морфогенез их тканей [2]. В отличие от березы, у обеих древесных пород степень паренхиматизации тканей в зоне эксперимента почти не изменялась. В то же время, с увеличением концентрации дисахарида, во флоэме происходило увеличение доли сильно вакуолизованных паренхимных клеток. Например, у осины, после введения высоких концентраций сахарозы количество клеток, всю полость которых занимала крупная центральная вакуоль, по сравнению с нормой, возросло в два раза. Было высказано предположение, что усиление степени вакуолизации связано с запасанием в клетках сахаров. Проверку этого предположения мы осуществили с использованием метода жидкостной хроматографии.

Отбор образцов для исследования проводили из участков стволов осины, ольхи серой и березы повислой, в которые вводили растворы экзогенной сахарозы по опубликованной методике [4, 5]. Схема эксперимента изложена в статье [2] настоящего сборника. Образцы для фиксации отбирали 10–17 октября 2007 года – через 2 месяца после завершения инъекций. В это время в условиях Карелии у древесных растений облетает листва и происходит подготовка к состоянию покоя; в тканях доминируют реакции, связанные с синтезом запасных веществ. Проведение исследований в указанный срок, т. е. после введения экзогенной сахарозы и последовавшего за ним осеннего оттока ассимилятов из кроны, позволяет, на наш взгляд, оценить потенциальную емкость тканей ствола по накоплению сахаров.

Растительный материал фиксировали жидким азотом с последующим лиофильным высушиванием, экстракцию углеводов для биохимических исследований проводили по методике [1]. Определяли содержание сахарозы и продуктов ее расщепления – глюкозы и фруктозы. Анализ углеводов проводили в трех слоях тканей ствола. Наружный слой включал непроводящую флоэму и раневую перидерму, образовавшуюся в ходе регенерации к концу эксперимента. Во время введения сахарозы непроводящая флоэма находилась в непосредственном контакте с экзогенным раствором. Второй слой представлял собой проводящую флоэму и камбий, третий – древесину. В качестве контроля использовали ткани, расположенные на 25 см выше экспериментальной зоны.

**Результаты и обсуждение.** Пул сахаров в зоне эксперимента сформировался за счет сахарозы, притекающей по флоэме, и сахарозы, поступившей в ткани с экзогенным раствором. Оценить влияние экзогенного раствора на количество и состав сахаров в тканях можно, сопоставив полученные данные с контролем (рис. 1, 2).

В эксперименте у всех исследованных пород максимальное содержание исследуемых сахаров было зафиксировано в зоне камбия и проводящей флоэмы (рис. 2). Это связано как с осевым транспортом ассимилятов по ситовидным трубкам проводящей флоэмы, так и с высокой аттрагирующей способностью камбия.

В контроле у осины в камбиальной зоне присутствуют небольшие количества сахарозы и только следы глюкозы и фруктозы (рис. 1а). Из этого можно заключить, что (1) период утилизации сахарозы в стволе осины подошел к завершению, (2) продукты расщепления сахарозы, очевидно,

использованы на синтез биополимеров, в т. ч. крахмала. Следует также отметить, что общее содержание сахаров здесь соответствует слабой вакуолизации клеток.

В эксперименте, наоборот, сахароза и глюкоза у осины практически отсутствуют, но появляются пики фруктозы (рис. 2а). Накопление фруктозы является свидетельством изменения метаболического статуса клеток в результате введения дополнительной сахарозы. В данном случае часть продуктов расщепления сахарозы остается неиспользованной. Единственным местом, где в клетке могут накапливаться сахара, является вакуоль. Увеличение концентрации вакуолярного раствора повышает осмотический потенциал клетки и усиливает приток в нее воды. Таким образом, есть все основания считать, что повышение степени вакуолизации паренхимных клеток проводящей флоэмы осины связано с накоплением в них фруктозы.

У ольхи состав сахаров в зоне проводящей флоэмы и камбия одинаков в контроле и в эксперименте: в тканях присутствуют сахароза, глюкоза и фруктоза (рис. 1б, 2б). Уровень фруктозы в обоих случаях превосходит два других сахара, но в эксперименте эта разница больше. Сравнение с контролем показывает, что введение сахарозы, очевидно, не вызвало у ольхи серьезных метаболических перестроек в камбиальной зоне. Утилизация дисахарида здесь проходит в рамках обычных для данного слоя тканей особенностей обмена веществ. В данной связи мы не наблюдали у ольхи существенной разницы в степени вакуолизации паренхимных клеток ствола в контроле и в эксперименте.



Рисунок 1. Содержание сахаров (мг/г сухого вещества) в зоне проводящей флоэмы и камбия в контроле.  
а – осина, б – ольха серая

Заслуживают внимания пики сахаров в варианте с введением дистиллированной воды (0 %). Мы считаем, что их не следует рассматривать только как результат нисходящего притока сахарозы по флоэме, поскольку в данном случае мог сказаться эффект сильного разбавления, когда резкое понижение концентрации ассимилятов в зоне эксперимента может приводить к усилению поступления сахаров из окружающих тканей ствола.

Сравнение осины, ольхи и березы показывает различие в составе сахаров в зоне камбия и проводящей флоэмы этих пород. В условиях эксперимента в тканях осины и ольхи накапливается фруктоза. У осины это практически единственный сахар, определяемый в значимых количествах (рис. 2а), у ольхи – преобладающий сахар в сочетании с небольшим количеством глюкозы и сахарозы (рис. 2б). У березы в прикамбиальной зоне присутствуют сахароза, фруктоза и глюкоза, причем содержание сахарозы существенно преобладает над уровнями моносахаров. Концентрации фруктозы в тканях этой породы колеблются примерно в тех же пределах, что у осины и ольхи, тогда как содержание глюкозы, небольшое по абсолютным значениям, выше, чем у двух остальных пород. Из вышесказанного следует, что общий пул растворимых сахаров в прикамбиальной зоне березы был намного больше по сравнению с осиной и ольхой (рис. 2в).

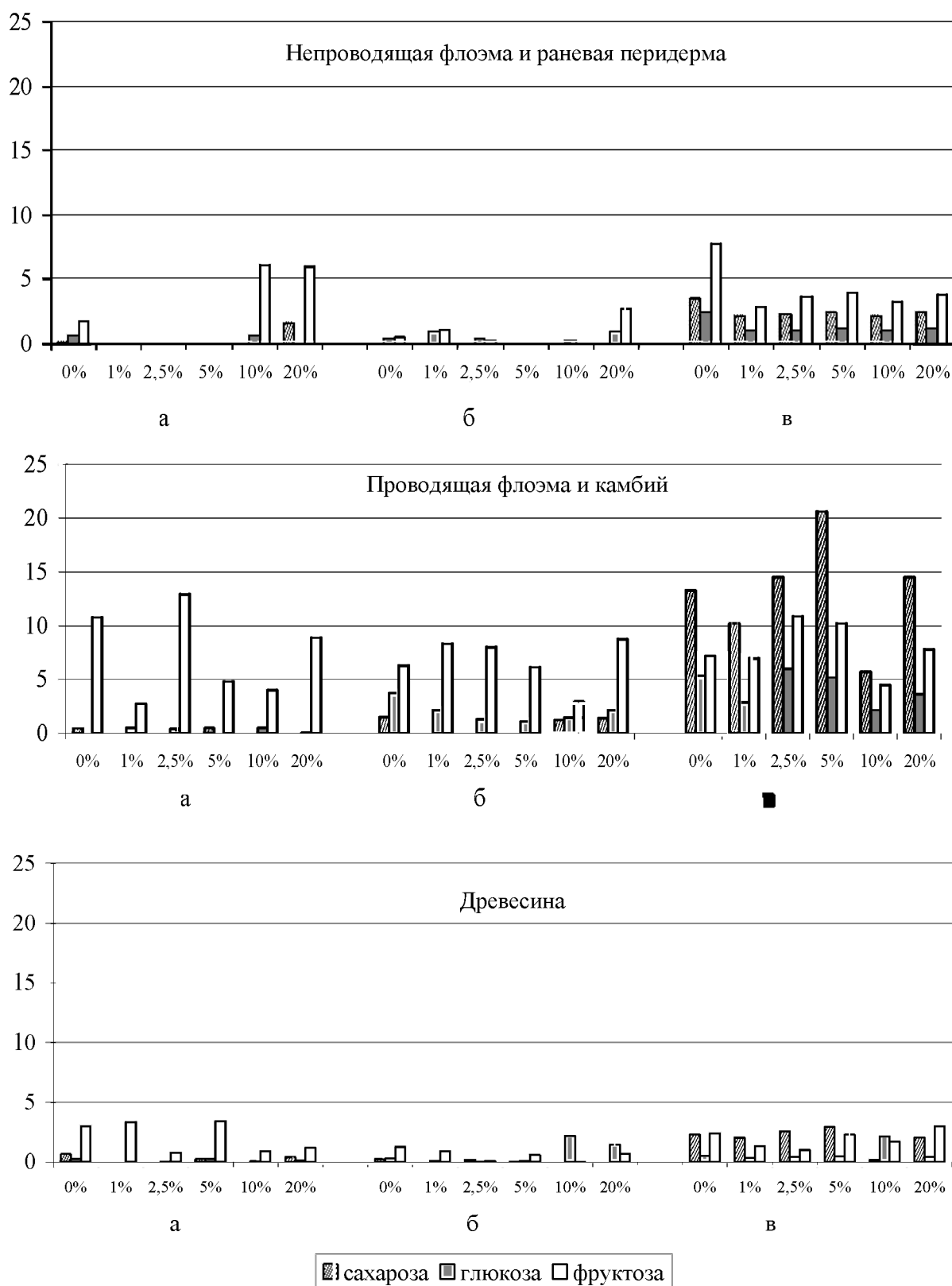


Рисунок 2. Содержание сахаров (мг/г сухого вещества) в тканях ствола в эксперименте с введением растворов экзогенной сахарозы в концентрациях 0–20 %.

а – осина, б – ольха серая, в – береза повислая.

Полученные данные свидетельствуют о том, что почти вся поступившая в ткани осины и ольхи серой сахароза метаболизировалась. Таким образом, результаты хроматографического определения содержания сахаров находятся в соответствии с высказанным нами предположением об относительно низком, изначальном (до эксперимента и оттока сахаров) уровне сахарозы и большом резерве ее метаболизации в тканях ствола этих древесных пород [2]. Поэтому даже в условиях дополнительного введения сахарозы ее накопления в тканях не происходило.

Накопление сахарозы в тканях ствола березы в условиях эксперимента указывает на то, что резерв метаболизации дисахарида у этой породы исчерпан, поэтому растение вынужденно утилизировать ее избыток через подключение помимо биохимических, также и структурных механизмов, включая увеличение объема запасующей ткани. Это выражается в дифференциации материнских клеток ксилемы и флоэмы в клетки запасующей паренхимы, что ведет к нарушению типичного для вида строения проводящих тканей.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 09-04-01643.*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гляд В.М. Определение моно- и олигосахаров в растениях методом нормально-фазовой высокоэффективной хроматографии. Сыктывкар: Коми НЦ РАН. 1999. 16 с.
2. Карелина Т.В., Новицкая Л.Л. Влияние различных концентраций сахарозы и продуктов ее расщепления на морфогенез проводящих тканей осины, ольхи и березы // Мат. междунар. конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды». Петрозаводск. 2011.
3. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
4. Новицкая Л.Л., Кушнир Ф.В. Узорчатая древесина карельской березы // Природа. 2005. № 3. С. 23–29.
5. 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.

### EFFECT OF ZINC ON SOME PHYSIOLOGICAL PROCESSES AND PARAMETERS OF WILD-GROWING GRASSES

*Kaznina N.M., Titov A.F., Laidinen G.F., Batova J.V.*

Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences,  
Russian Federation, Petrozavodsk 185910, Pushkinskaya St., 11; E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

**Abstract.** The effect of high zinc concentrations on the physiological processes of wild-growing species of Poaceae was investigated under laboratory and vegetative conditions. The experiments showed that zinc in concentration  $10^{-5}$  M did not influence on seed germination, whereas the further increase of its concentration ( $10^{-4}$ ;  $10^{-3}$  and  $10^{-2}$  M) led to reduction of number sprouted seeds, with the exception of a couch-grass. Vegetative experiences have shown that zinc in concentration 40 and 80 mg/kg of substrat had no significant effect on growth and development of cereals. High concentration of metal (160 and 320 mg/kg substrat) inhibited of biomass accumulation of plants, led to reduction of root length and shoot height, caused of development delay. Zinc in concentration 80 mg/kg and above decreased of intensity of photosynthesis and transpiration, at the same time the maintenance of a chlorophyll, parameters of activity of photosystem II, and also water content in leaf tissues remained at the control level.

### ВЛИЯНИЕ ЦИНКА НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ПОКАЗАТЕЛИ У ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ

*Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Батова Ю.В.*

Учреждение Российской академии наук Институт биологии КарНЦ РАН,  
Петрозаводск 185910, ул. Пушкинская, 11; E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Цинк является необходимым для нормального роста и развития растений химическим элементом [8, 12]. Он входит в состав ряда ферментов, играет важную роль в биосинтезе белка и кле-

точном делении, участвует в синтезе хлорофилла и предохраняет его от распада [7]. Однако высокие концентрации цинка в почве, подобно другим тяжелым металлам, токсичны для растений [15]. Они тормозят их рост и развитие, ингибируют накопление биомассы подземными и надземными органами, снижают интенсивность фотосинтеза, дыхания, транспирации [6, 11, 14 и др.].

В последние годы содержание цинка в почве, а также площадь загрязненных им территорий постоянно увеличиваются за счет отходов предприятий цветной металлургии и химической промышленности, а также внесения высоких доз фосфорных удобрений [5, 10]. Это приводит к снижению плодородия почвы, уменьшению продуктивности отдельных видов дикорастущих растений и целых фитоценозов, а иногда и к полному разрушению растительных сообществ [3]. Поэтому изучению влияния повышенных концентраций цинка на растения в настоящее время уделяется большое внимание. Однако, в основном, подобного рода исследования проводятся на сельскохозяйственных культурах, в частности зерновых злаках [9, 13 и др.], тогда как дикорастущие виды в этом отношении почти не изучены. Исходя из вышесказанного, целью нашей работы явилось изучение влияния повышенных концентраций цинка на ряд физиологических процессов и показателей у дикорастущих злаков.

Объектами исследования служили дикорастущие многолетние виды из семейства *Poaceae*: *Agrostis alba* L. (полевица белая) *Bromopsis inermis* Leys. (кострец безостый), *Elytrigia repens* L. (пырей ползучий) и *Phleum pratense* L. (тимофеевка луговая), а также однолетний вид *Setaria viridis* (L.) Beauv. (щетинник зеленый). В лабораторных условиях анализировали влияние цинка (в концентрациях  $10^{-6}$ ,  $10^{-5}$ ,  $10^{-4}$ ,  $10^{-3}$  и  $10^{-2}$  М) на всхожесть семян этих злаков, а в вегетационном опыте с использованием песчаной культуры изучали его воздействие на физиологические процессы.

Сернистый цинк в концентрациях 40, 80, 160 и 320 мг/кг субстрата вносили однократно при закладке вегетационного опыта. Полив растений осуществляли половинным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов. Влияние металла на ростовые показатели (длина наиболее развитого корня, высота побега, накопление сухой биомассы подземными и надземными органами) и развития растений (фенологические фазы) оценивали на 60-е сутки после посева семян. Биомассу надземных и подземных органов определяли весовым методом, высушивая образцы при температуре  $105^{\circ}\text{C}$  до абсолютно сухого веса. Фенологические фазы устанавливали визуально по методике И.Н. Бейдемана [1].

Анализ влияния цинка на фотосинтетический аппарат и водный режим проводили на примере щетинника зеленого. Общее содержание хлорофиллов *a* и *b* в его листьях определяли спектрофотометрически, экстрагируя 80 %-ным ацетоном. Измерение параметров флуоресценции хлорофилла проводили с использованием флуориметра MINI-PAM (Walz). Фоновый и максимальный уровень флуоресценции, квантовую эффективность фотосистемы II (ФС II) и относительную скорость транспорта электронов изучали на объектах, адаптированных к темноте. Интенсивность фотосинтеза и транспирации, а также устьичную проводимость оценивали с помощью установки для исследования  $\text{CO}_2$ -газообмена и водяных паров (НСМ-1000, Walz). Оводненность тканей листа рассчитывали по общепринятой формуле.

Повторность в пределах одного варианта в лабораторном опыте составляла 50 семян, в вегетационном – 20 растений. Каждый опыт повторяли трижды. В таблицах представлены средние значения по трем независимым опытам и их стандартные ошибки. Достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента.

Таблица 1. Влияние цинка на всхожесть семян дикорастущих злаков

Вид	Контроль	Концентрация ионов цинка, М			
		$10^{-5}$	$10^{-4}$	$10^{-3}$	$10^{-2}$
<i>Agrostis gigantea</i>	78±0,1	79±0,6	87±2,9	68±1,2*	36±2,3*
<i>Bromopsis inermis</i>	83±0,6	96±1,2	91±0,6	79±4,0	13±4,0*
<i>Elytrigia repens</i>	54±0,1	69±0,6	77±0,6	73±0,5	70±2,3
<i>Phleum pratense</i>	96±2,3	97±2,5	98±1,0	98±0	65±0,5*
<i>Setaria viridis</i>	95±0,6	90±5,2	80±3,5*	84±1,2*	78±1,2*

\* Различия с контролем достоверны при  $P < 0,05$ .

Проведенные исследования показали, что цинк в концентрации  $10^{-5}$  М не оказывает отрицательного влияния на всхожесть семян изученных видов или даже вызывает у некоторых из них небольшой стимулирующий эффект (табл. 1). Концентрация металла  $10^{-4}$  М вызывала снижение всхо-



жести семян только у щетинника, в присутствии цинка в концентрации  $10^{-3}$ М ингибирующий эффект был также отмечен у полевицы, а при использовании концентрации  $10^{-2}$ М – у костреца и тимфеески. Наиболее устойчивым к действию цинка оказался пырей, всхожесть семян которого во всех вариантах опыта была выше, чем в контроле.

Анализ морфометрических показателей выявил, что цинк в концентрациях 40 и 80 мг/кг субстрата не оказывает заметного влияния на рост дикорастущих злаков, однако более высокие концентрации приводили к заметному снижению (по отношению к контролю) изученных ростовых показателей. При этом в ответной реакции растений на действие повышенных концентраций металла отмечены определенные видовые различия. Так, в присутствии цинка в концентрации 160 мг/кг субстрата все изученные ростовые показатели в наибольшей степени снижались у щетинника, а в наименьшей – у костреца (табл. 2).

Таблица 2. Влияние цинка (160 мг/кг субстрата) на некоторые ростовые показатели дикорастущих злаков

Вид	Показатели, % от контроля			
	длина корня	высота побега	сухая биомасса побега	сухая биомасса корня
<i>Agrostis gigantea</i>	36*	84*	52*	65*
<i>Bromopsis inermis</i>	40*	96	84*	98
<i>Elytrigia repens</i>	51*	93	53*	70*
<i>Phleum pratense</i>	28*	78*	58*	65*
<i>Setaria viridis</i>	33*	49*	21*	15*

\* Различия с контролем достоверны при  $P < 0,05$ .

Наряду с ингибированием ростовых процессов, цинк задерживает и развитие злаков, что, в частности, выразилось в отставании сроков наступления фенофаз у опытных растений по сравнению с контрольными. Например, на 60-е сутки после посева семян и в контроле, и в вариантах с использованием цинка в концентрациях 40 и 80 мг/кг субстрата у всех видов злаков наблюдалась фаза выхода в трубку. В присутствии же более высоких концентраций металла (160 и 320 мг/кг субстрата) растения костреца и пырея находились в это время в фазе кушения, а полевицы, тимфеески и щетинника – в фазе 3-х листьев.

Среди физиологических процессов, определяющих рост и развитие растений, наиболее важным является фотосинтез [2]. При изучении влияния цинка на показатели, характеризующие активность фотосинтетического аппарата растений щетинника, было обнаружено, что увеличение концентрации металла до 80 мг/кг субстрата и выше приводит к уменьшению (по сравнению с контролем) интенсивности фотосинтеза (табл. 3). Однако снижение общего содержания хлорофиллов не происходило даже при действии наибольшей из изученных концентраций металла. Более того, под влиянием концентраций 40 и 80 мг/кг субстрата количество зеленых пигментов, наоборот, увеличивалось. Одной из возможных причин снижения интенсивности фотосинтеза является, на наш взгляд, замедление скорости электронного транспорта в мембранах тилакоидов, которое также было отмечено при действии цинка в концентрациях 80 мг/кг субстрата и выше. Достоверных изменений других изученных нами параметров флуоресценции хлорофилла не выявлено, что говорит об относительной устойчивости ФС II к повышенным концентрациям цинка.

Таблица 3. Влияние цинка на фотосинтетический аппарат растений щетинника зеленого

Показатель	Концентрация цинка, мг/кг субстрата				
	0 (контроль)	40	80	160	320
Интенсивность фото-синтеза, $\mu\text{кмоль/м}^2 \cdot \text{с}$	16,19±0,41	17,62±0,28	10,13±1,23*	9,62±0,55*	8,05±0,63*
Сумма хлорофиллов, мг/г сырого веса	0,879±0,005	1,261±0,002*	1,208±0,003*	0,873±0,004	0,870±0,004
F0, условные ед.	574,0±18,4	581,6±38,0	537,0±17,8	491,2±52,1	490,2±18,9
Fm', условные ед.	907,0±65,8	859,4±97,1	822,6±92,0	792,5±50,2	790,2±63,8
Fv/Fm	0,76±0,01	0,76±0,01	0,78±0,001	0,74±0,01	0,73±0,02
ETR, условные ед.	69,1±2,9	58,6±4,9	49,7±6,7*	35,9±1,2*	33,2±1,0*

Примечание. F0 – фоновый уровень флуоресценции хлорофилла; Fm' – максимальный уровень флуоресценции; Fv/Fm – квантовая эффективность фотосистемы II; ETR – относительная скорость транспорта электронов. \* Различия с контролем достоверны при  $P < 0,05$ .

Поскольку необходимым условием для успешного роста и развития растений в неблагоприятных условиях среды является поддержание в клетках и тканях определенного уровня водообмена [4], нами проведено исследование ряда его параметров у щетинника. Опыты показали, что в присутствии металла в концентрациях 80 мг/кг субстрата и выше у растений происходит снижение интенсивности транспирации (табл. 4), что, очевидно, связано с уменьшением устьичной проводимости и размеров корневой системы (табл. 1). Вместе с тем отметим, что оводненность тканей листа практически не изменялась даже при действии наибольшей концентрации металла.

Таблица 4. Влияние цинка на водный режим растений щетинника зеленого

Концентрация цинка, мг/кг субстрата	Интенсивность транспирации, ммоль/м <sup>2</sup> ·с	Устьичная проводимость, ммоль/м <sup>2</sup> ·с	Оводненность тканей листа, %
0	1,55±0,04	73,33±1,37	90,4±0,2
40	1,77±0,06	83,10±1,61	89,7±0,4
80	1,33±0,03*	62,50±1,51*	91,8±0,4
160	1,33±0,02*	61,92±1,75*	89,6±0,5
320	1,29±0,04*	58,52±1,84*	89,5±0,2

\* Различия с контролем достоверны при  $P < 0,05$ .

Таким образом, повышенные концентрации цинка в корневой зоне оказывают негативное влияние на рост, развитие, фотосинтез и водный режим дикорастущих злаков. При этом их реакция на действие металла зависит не только от его концентрации, но и от вида растения. На основании полученных данных нами составлен следующий ряд видов семейства *Poaceae* по устойчивости к цинку (в порядке убывания): кострец > пырей > тимopheвка > полевица > щетинник.

Проведенное исследование также показало, что цинк в концентрациях 80 мг/кг субстрата и выше замедляет у растений щетинника зеленого интенсивность процессов фотосинтеза и транспирации. Однако высокое содержание в листьях хлорофиллов и отсутствие изменений в активности ФС II, наряду с сохранением оводненности тканей листа на уровне контрольных растений даже в присутствии наибольшей концентрации металла (320 мг/кг субстрата), очевидно, способствуют поддержанию жизнедеятельности растений в этих условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бейдеман И.И. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 155 с.
2. Гуляев В.И., Пьяшук Е.М., Митрофанов Б.А., Рожко И.И., Голик К.И., Гойца П.И., Антопенко В.С. Фотосинтез и продукционный процесс. Пред. Гуляева В.И. Киев: Наук. думка. 1983. 144 с.
3. Добровольский В.В. Основные черты биохимии цинка и кадмия // Цинк и кадмий в окружающей среде. М.: Наука, 1992. С. 7–18.
4. Водный обмен растений / В.Н. Жолкевич, Н.А. Гусев, А.В. Капля и др. М.: Наука. 1989. 256 с.
5. Закруткин В.Е., Шишкина Д.Ю. Распределение меди и цинка в почвах и растениях агроэкосистем Ростовской области // Тяжелые металлы в окружающей среде. Пушино: ОНТИ ПНЦ, 1997. С. 101–117.
6. Холодова В.И., Волков К.С., Кузнецов В.В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиология растений. 2005. Т. 52. № 6. С. 848–858.
7. Чернавская Н.М. Физиология растительных организмов и роль металлов. М: Изд-во МГУ. 1989. 155 с.
8. Bonnet M., Camares O., Veisseire P. Effect of zinc and influence of *Acremonium lolii* on growth parameters, chlorophyll *a* fluorescence and antioxidant enzyme activities of ryegrass (*Lolium perenne* L. cv. Apollo) // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 945–953.
9. Brune A., Urbach W., Dietz K.-J. Differential toxicity of heavy metals is partly related to a loss of preferential extraplasmatic compartmentation: A comparison of Cd-, Mo-, Ni- and Zn-stress // New Phytol. 1995. Vol. 129. P. 403–409.
10. Ernst W., Vekleij J., Schat H. Metal tolerance in plants // Acta Bot. Neerl. 1992. Vol. 41. P. 229–248.
11. Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M., Sairam R.K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // Biol. Plant. 2004. Vol. 48. P. 255–260.
12. Misra A., Srivastava A.K., Srivastava N.K., Khan A. Zn-acquisition and its role in growth, photosynthesis, photosynthetic pigments, and biochemical changes in essential monoterpene oil(s) of *Pelargonium graveolens* // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. P. 153–155.

13. Panda S.K., Chaudhury I., Khan M.N. Heavy metals induce lipid and affect antioxidants in wheat leaves // Biol. Plant. 2003. Vol. 46. P. 289–294.

14. Van Assche F., Ceulemans R., Clijsters H. Zinc mediated effects on leaf CO<sub>2</sub> diffusion conductances and net photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. // Photosynth. Res. 1990. Vol. 1. P. 171–180.

15. Zhao F.J., Lombi E., McGrath S.P. Assessing the potential for zinc and cadmium phytoremediation with the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* // Plant Soil. 2003. Vol. 249. P. 37–43.

## PHENOTYPIC VARIABILITY OF KARELIAN BIRCH IN MARIJ-EL REPUBLIC AND THE ULYANOVSK REGION

*Khakimova Z.G.*

Kazan State Agrarian University, E-mail: Zyltiyahakimova@mail.ru

Abstract. The growth in height of 16- and 24-year old cultures of Karelian birch is studied in conditions of fresh pine forests, subors and mixed spruce forests. The recommendations on improved felling in cultures are provided.

## ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕРЕЗЫ КАРЕЛЬСКОЙ В КУЛЬТУРАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ И УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

*Хакимова З.Г.*

Казанский государственный аграрный университет, г. Казань, Россия, E-mail: Zyltiyahakimova@mail.ru

Карельская береза известна широкому кругу специалистов в качестве источника узорчатой декоративной древесины. Образование узорчатой древесины одни исследователи считают биологически полезным свойством, сформировавшимся в процессе эволюции [1, 4, 5, 6, 7, 8, 12, 16, 19], другие утверждают, что декоративная древесина – это явление патологическое [2, 3, 9, 10, 11, 17].

Практиков, независимо от причины образования узорчатости, интересует рисунок на разных срезах древесины.

Нами было проведено изучение распределения деревьев карельской березы по категориям узорчатости на пяти участках с культурами в лесхозах Республики Марий Эл и Ульяновской области [13, 14, 15].

Участок № 1: расположен в Учебно-опытном лесхозе МарГТУ; почвы супесчаные; тип лесорастительных условий – С<sub>2</sub>; схема посадки – 1,0x1,5 м; площадь питания 1,5 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 6660 шт/га; возраст культур на момент исследования – 16 лет; биологический возраст растений – 18 лет; Н<sub>ср</sub>=8,6±0,20 м; d<sub>ср</sub>= 6,3±0,17 см.

Участок № 2: расположен в Кузоватовском лесхозе Ульяновской области; почвы темно-серые лесные; тип лесорастительных условий – С<sub>2</sub>; схема посадки по 3 шт. в площадке, размещение площадок 6,0x3,0 м; площадь питания 6,0 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 1666 шт/га; возраст культур на момент исследования – 16 лет; Н<sub>ср</sub>=7,0±0,27 м; d<sub>ср</sub>= 10,9±1,04 см.

Участок № 3: расположен в Ботаническом саду МарГТУ; почвы тяжелосуглинистые; тип лесорастительных условий – С<sub>2</sub>; схема посадки – 2,5x4,0 м; площадь питания – 10,0 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 1000 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н<sub>ср</sub>=13,7±0,90 м; d<sub>ср</sub>=12,2±1,20 см.

Участок № 4: расположен в Мушмаринском питомнике Национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл; почвы песчаные; тип лесорастительных условий – А<sub>2</sub>; схема посадки – 1,0x1,0 м; площадь питания 1,0 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 10000 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н<sub>ср</sub>=6,8±0,38 м; d<sub>ср</sub>= 5,9±0,75 см.

Участок № 5: расположен в Яльчинском лесничестве Национального парка «Марий Чодра» Республики Марий Эл; почвы супесчаные; тип лесорастительных условий – В<sub>2</sub>; схема посадки – 1,0x1,5 м; площадь питания 1,5 м<sup>2</sup>; количество посадочных мест – 6660 шт/га; возраст культур на момент исследования – 24 года; Н<sub>ср</sub>=7,4±0,20 м; d<sub>ср</sub>= 8,0±0,38 см.

При анализе неровностей на поверхности ствола у деревьев карельской березы в культурах, в отличие от существующих классификаций у R. Saarnio [18] и А.П. Евдокимова [4], выделивших по четыре типа деревьев, нами все разнообразие растений объединено в шесть категорий (рис. 1).

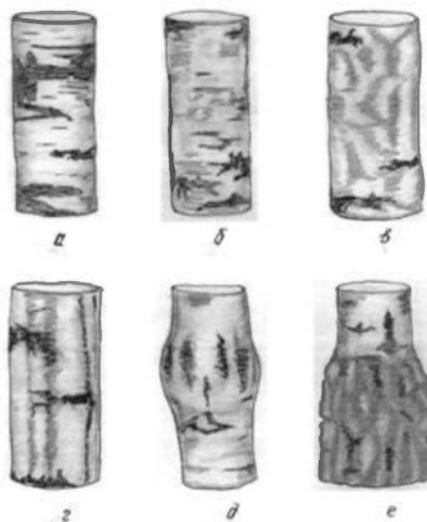


Рисунок 1. Категории растений карельской березы по внешнему проявлению неровностей ствола:

а – 0 категория; б – 1 категория;  
в – 2 категория; г – 3 категория;  
д – 4 категория; е – 5 категория

0 – типичные деревья березы повислой. Поверхность ствола без бугров. Древесина безузорчатая;

1 – деревья, у которых на поверхности ствола имеются отдельные мелкие бугорки. Древесина слабоузорчатая;

2 – деревья, у которых по всей поверхности ствола имеются впадины и бугорки, постепенно переходящие друг в друга. Древесина узорчатая;

3 – деревья, имеющие на поверхности ствола тяжи и отдельные бугорки. Древесина слабоузорчатая;

4 – деревья, имеющие рельефно выраженные муфтообразные, опухолевидные вздутия. Древесина узорчатая в местах формирования вздутий;

5 – деревья, имеющие грубую, трещиноватую, черную кору в нижней части ствола. Древесина в районе грубой коры – с вкраплениями коричневых линий, выше по стволу – безузорчатая.

Распределение деревьев в культурах по категориям не одинаково (табл. 1). В культурах Ульяновской области и в Ботаническом саду отсутствует пятая категория растений, а в культурах Мушмаринского питомника – вторая. Процент деревьев разных категорий в культурах также не одинаков. Но можно заметить, что наибольшее количество узорчатых растений в культурах представлено третьей категорией, лишь на пятом участке её превышает количество деревьев четвертой категории. В целом доля узорчатых растений 1–4 категорий составляет в среднем 46,0 %, варьируя по участкам культур от 37,4 до 68,2 %.

Таблица 1. Распределение деревьев карельской березы в культурах по категориям

Категория дерева	Количество деревьев на участках культур											
	1		2		3		4		5		суммарно	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
0	415	32,2	90	53,2	20	31,8	68	55,3	180	60,0	773	39,7
1	72	5,6	3	1,8	7	11,1	2	1,6	12	4,0	96	4,9
2	156	12,1	6	3,6	10	15,9	0	0,0	2	0,7	174	8,9
3	318	24,6	45	26,6	19	30,1	36	29,3	46	15,3	464	23,9
4	66	5,1	25	14,8	7	11,1	8	6,5	54	18,0	160	8,3
5	263	20,4	0	0,0	0	0,0	9	7,3	6	2,0	278	14,3
Всего	1290	100,0	169	100,0	63	100,0	123	100,0	300	100,0	1945	100,0

Растения 1–4 категорий выделяются своими размерами. Средняя высота узорчатых растений составляет 73,2 %, а средний диаметр 58,4 % от аналогичных показателей деревьев нулевой катего-

рии. Чем сильнее выражены неровности, тем меньше средние диаметр и высота деревьев. Растения 5 категории превышали типичные безузорчатые растения (категория 0) по высоте на 5,5 %, а по диаметру на 13,2 % (табл. 2).

Таблица 2. Средняя высота и диаметр деревьев карельской березы разных категорий узорчатости

Участок	Категория дерева	Высота		Диаметр	
		м	доля от «0» категории, %	см	доля от «0» категории, %
Учебно-опытный л-з МарГТУ	0	9,7±0,11	100,0	7,5±0,17	100,0
	1	7,3±0,21	75,3	4,2±0,17	56,0
	2	7,2±0,11	74,2	4,6±0,14	61,3
	3	7,2±0,11	74,2	4,5±0,12	60,0
	4	6,4±0,18	66,0	4,0±0,23	53,3
	5	10,2±0,46	105,2	8,6±0,18	114,6
Кузоватовский л-з Ульян. обл.	0	8,0±0,10	100,0	12,7±0,40	100,0
	1	6,7±0,50	83,8	12,6±3,00	99,2
	2	4,5±0,63	56,4	6,6±1,46	52,0
	3	6,8±0,26	85,3	10,5±0,73	82,7
	4	4,8±0,34	60,0	5,7±0,62	44,9
	5	—	—	—	—
Ботанический сад МарГТУ	0	19,0±0,74	100,0	16,3±0,91	100,0
	1	9,3±1,34	48,9	8,3±2,15	50,9
	2	9,8±1,01	51,6	10,8±1,29	66,2
	3	14,2±1,15	74,7	11,4±0,90	69,9
	4	6,8±0,80	35,8	8,4±1,72	51,5
	5	—	—	—	—
Мушмаринский питомник РМЭ	0	7,6±0,25	100,0	6,3±0,45	100,0
	1	6,0±0,30	78,9	3,0±0,41	47,6
	2	—	—	—	—
	3	5,6±0,39	73,7	4,9±0,56	77,8
	4	5,1±0,48	67,1	6,1±1,43	96,8
	5	7,3±0,99	96,0	6,8±1,41	107,9
Яльчинское лесничество РМЭ	0	8,6±0,17	100,0	10,0±0,35	100,0
	1	5,6±0,72	64,7	5,5±1,04	54,9
	2	4,5±0,89	52,3	2,8±0,94	28,0
	3	5,3±0,18	61,8	4,7±0,34	47,2
	4	5,5±0,15	63,5	4,6±0,28	46,5
	5	9,1±0,43	105,8	11,7±0,92	117,0

В культурах Учебно-опытного лесхоза МарГТУ, у деревьев каждой категории были взяты модели на ход роста (рис. 2).

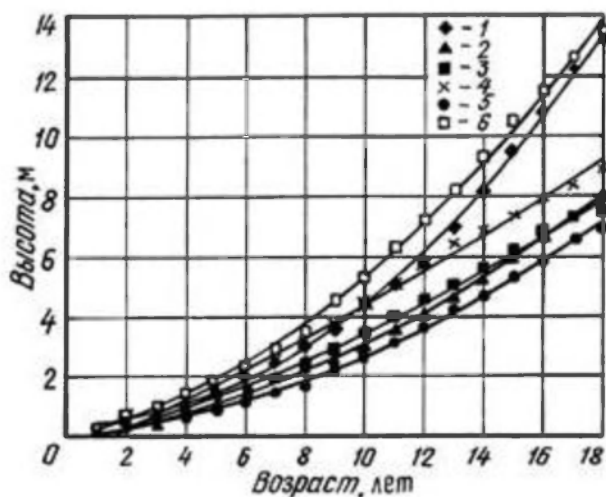


Рисунок 2. Ход роста по высоте модельных деревьев разных категорий карельской березы в культурах (ТЛУ С<sub>2</sub>)

Графики хода роста по высоте показали, что дифференциация деревьев разных категорий по скорости роста начинается уже с трехлетнего возраста. Лидирующее положение занимают деревья 5 категории. Самыми низкорослыми оказываются деревья 4 категории. Остальные занимают промежуточное положение.

Различия по высоте между растениями 5 и 4 категорий нарастают с возрастом: в 3 года – 60 см, к 10 годам – 2,6 м, а к 18 – 6,5 м. Различия между деревьями 5 категории и деревьями 1 и 2 категорий меньше, но с возрастом также динамично нарастают.

Таким образом, в культурах карельской березы на территории Республики Марий Эл и Ульяновской области по декоративности древесины выделено шесть категорий растений, отличающихся визуально и методом «пальпации». Наиболее ценной декоративной древесиной обладают деревья четвертой категории, затем второй, первой, третьей, пятой. Деревья нулевой категории декоративной древесины не образуют. Доля растений с декоративной древесиной, 1–4 категорий, варьирует на разных участках от 37,4 до 68,2 %, составляя в среднем 46,0 %.

Каждая категория деревьев обладает особенностями роста, которые заметны уже с 3-летнего возраста. Лидирующее положение по высоте занимают деревья пятой категории. Самыми низкорослыми являются наиболее ценные деревья четвертой категории. Остальные занимают промежуточное положение.

Для повышения доли декоративной древесины в культурах карельской березы первый прием ухода следует проводить в возрасте 5–6 лет, удаляя все особи, которые по высоте превышают основную массу растений. Второй прием целесообразен в возрасте 9–11 лет, когда растения можно четко дифференцировать по категориям узорчатости.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Багаев С.Н. Гибридологический анализ потомства карельской березы // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974. С. 182–184.
2. Вакин А.Т., Полубояринов О.И., Соловьев В.А. Пороки древесины. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 112 с.
3. Дрейман О.А. Анатомические изменения древесины *Betula verrucosa* Erch., выращенной из семян обработанных соком карельской березы // Проблемы онкологии и тератологии растений Л.: Наука, 1975. С.190–191.
4. Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л.: ЛГУ, 1989. 228 с.
5. Копылов В.Ф. Селекция и разведение березы повислой на Южном Урале. М.: МГУЛ, 2002. 299 с.
6. Коровин В.В., Новицкий Л.Л., Курдюсов Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2001. 259 с.
7. Курдюсов Г.А. Селекция и семеноводство березы карельской // Лесн. вестн. 1998. № 1. С. 124–127.
8. Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 158 с.
9. Петерсон Л, Витола Р. Распространение болезней столбовой раны берез. // Тр.ЛСХА 1971. Вып. 40. Вирусы растений и насасомых. С. 21–24.
10. Сакс К.А., Бандер В.А. Новое в разведении карельской березы // Лесн. хоз-во. 1973. № 1. С. 40–41.
11. Сакс К.А., Бандер В.А. Новые данные о происхождении карельской березы // Тр.Ин-та экологии растений и животных. 1975. Вып.91. С. 91–97.
12. Соколов Н.О. Некоторые особенности анатомического строения древесины карельской березы // Тр.ЛТА. 1948. Вып.64. С. 83–90.
13. Хакимова З.Г., Котов М.М. Анализ фенотипов березы карельской по аномалиям ствола // Матер. Междунар. конф. молодых ученых «Леса Евразии в третьем тысячелетии». М.: МГУЛ, 2001. Т. 1. С. 110–111.
14. Хакимова З.Г., Котов М.М. Особенности учета культур карельской березы // Матер. конф. «Таксация леса на рубеже XXI века: состояние и перспективы развития». СПб.: СПбЛТА, 2001. С. 104–106.
15. Хакимова З.Г., Котов М.М. Фенотипическая изменчивость березы карельской в культурах // Матер. IV Междунар. науч. конф. «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений». Красноярск: СибГТУ, 2001. С. 116–119.
16. Яблоков А.С. Селекция древесных пород. М.: Сельхозиздат, 1962. 487 с.
17. Hintikka T.H. Die «Visa» – Krankheit der Birken in Finnland // Ztschr.f. Pflanzenkrankheiten und Gallenkunde. 1922. B. 32. S. 193–210.
18. Saarnio R. Viljeltyjen visacoivikoiden laatu ja kehitys – Suomessa summary The quality and development of cultivated curly – birch (*Betula verrucosa* f. *carelika* Sok.) standsin Southern Finland // Folia Forestalia. 1976. Vol. 263. P.1–28.
19. Vaclav E. Rozsirem vlastnosti a pestovani Svalcovitte brizu v CSSR // Prirovedny Casopis slazsky. Praha. 1961. XXII, 2. S. 151–174.

## SOIL TEMPERATURE EFFECTS ON CO<sub>2</sub> GAS EXCHANGE IN KARELIAN BIRCH PLANTS

*Kholoptseva E.S., Drozdov S.N., Sazonova T.A., Khilkov N.I.*

Institute of Biology Karelian Research Centre of the RAS, Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11, ph. (8142) 76-27-12,  
E-mail: holoitseva@kre.karelia.ru

**Abstract.** In the controlled environmental conditions with a method multifactors planned experiment was studied the effect of soil temperature on net photosynthesis of intact plants biennial Karelian birch, depending on the light and temperature conditions of the environment. It was shown that the potential maximum apparent photosynthesis of birch plants attains at soil temperature +20°C, light intensity 36 klux and air temperature +22°C. Reducing soil temperature leads to an increase in their requirements for the level of illumination and temperature. Increasing soil temperature in combination with low air temperature significantly reduces the potential maximum net photosynthesis of Karelian birch plants.

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ НА СО<sub>2</sub>-ГАЗООБМЕН САЖЕНЦЕВ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

*Холопцева Е.С., Дроздов С.Н., Сазонова Т.А., Хилков Н.И.*

Учреждение Российской академии наук Институт биологии Кар.ИЦ РАН,  
г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, тел. (8142) 76-27-12, E-mail: holoitseva@kre.karelia.ru

Представители рода Береза (*Betula* L.) занимают обширный ареал в умеренных и арктических зонах Европы и Северной Америки. Многие ее виды являются лесообразующими породами и имеют важное хозяйственное значение [2, 5]. В России береза растет практически на всей территории, что объясняется ее неприхотливостью к условиям произрастания. Она морозо- и засухоустойчива, нетребовательна к плодородию и влажности почвы [2, 12]. Древесина березы плотная, тяжелая, применяется в мебельной промышленности, для изготовления фанеры, лыж, паркета и ряда других вещей. Кора березы – важный источник получения дегтя и дубильных веществ. Широко используется березовый сок, а почки применяются в медицине. У берез имеется много форм, выделенных преимущественно по габитусу ствола, цвету и строению коры, рисунку древесины. В Карелии произрастает два вида древовидных берез – повислая (*Betula pendula* Roth) и пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.)

Очень ценной является форма березы повислой с узорчатой древесиной. Целенаправленное ее изучение началось в первой половине 20 века. Но, несмотря на значительное внимание к ней как в России, так и за рубежом [1, 3, 8, 9], многие вопросы, особенно связанные с экологией ее развития на ранних этапах, изучены недостаточно, но в то же время имеют большое значение при выращивании посадочного материала. Практически не изучено влияние температуры почвы на саженцы березы [14]. В то же время возрастание роли экологических показателей в решении конкретных практических вопросов требует перевода их из качественного описания в количественное. Последнее стало возможным в результате развития фитотроники и вычислительной техники, разработки методики проведения многофакторных планируемых экспериментов на базе системной идеологии и моделирования [6]. При этом, учитывая большое влияние фактора времени, в связи с ростом и развитием растений, для оценки его реакции на действие внешней среды в активном эксперименте наиболее удобным интегральным показателем является первичный процесс продуктивности – СО<sub>2</sub>-газообмен, быстро реагирующий на изменения условий среды и доступный для регистрации без контакта с растением, дистанционно и непрерывно [10, 11].

Задачей данного исследования было проведение многофакторного планируемого эксперимента по определению влияния температуры почвы на нетто-фотосинтез саженцев карельской березы в зависимости от свето-температурных условий внешней среды.

Поставленная задача является особенно актуальной, учитывая важность ускоренного получения качественного посадочного материала саженцев карельской березы.

Исследования проводили на территории Агробиологической станции Института биологии КарИЦ РАН. Объектами изучения являлись двухлетние саженцы карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*). В качестве посевного материала использовали сертифицированные семена б. карельской от контролируемого опыления фирмы Forelia OY (Finland). В первый год исследования семена



проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри, пикировали в стаканчики с песком и затем подросшие сеянцы помещали в почву в условиях теплицы. На второй год растения высаживали в открытый грунт. По завершении второго года развития саженцы выкапывали из грунта и помещали в пластиковые сосуды, по 1 штуке в каждый, сохраняя в целостности корневую систему, и переносили под светоустановку с люминесцентными лампами, где выдерживали в течение недели для адаптации растений к факторостатным условиям выращивания (температура воздуха 18–20°C ночь/день, освещенность 15 клк, длина светового периода 16 часов).

Таблица 1. План постановки эксперимента по изучению зависимости нетто-фотосинтеза растений карельской березы от переменных факторов среды

№	1 день	2 день	3 день	Тв, °С	Е, клк
	Тп1	Тп2	Тп3		
1	15	20	25	12	0
2	15	20	25	12	15
3	15	20	25	12	25
4	15	20	25	20	0
5	15	20	25	20	15
6	15	20	25	20	25
7	15	20	25	20	40
8	15	20	25	28	25
9	15	20	25	28	40
10	15	20	25	28	0

Примечание: Тп1, Тп2, Тп3 – температура почвы в опытах (°С). Тв – температура воздуха по плану эксперимента, Е – интенсивность освещенности по плану эксперимента.

Далее сосуды с растениями в количестве 3-х штук помещали в установку для исследования CO<sub>2</sub>-обмена с регулируемыми условиями среды, позволяющую обеспечивать пределы освещенности – 0–40 клк, температуры воздуха – от +5 до +40°C и почвы от +15 до +30°C [6], где проводили двухфакторный эксперимент [4, 7].

При определении концентрации CO<sub>2</sub> использовали оптико-акустический инфракрасный газоанализатор Infracal IV (Германия, фирма Junkalot), включенный по дифференциальной схеме. После 40 минутной экспозиции на каждой ступени плана газообмен растения определяли по разности концентраций CO<sub>2</sub> на входе и выходе ассимиляционной камеры установки и скорости поступления наружного воздуха и пересчитывали на единицу сухой массы целых растений. Далее рассчитывали ассимиляцию углекислоты растениями на каждой ступени плана. Обработка полученных данных методом множественного регрессионного анализа позволила получить ряд уравнений, отражающих зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза растений березы от действия факторов среды – света и температуры воздуха при трех уровнях температуры почвы.

$$P_n = b_0 + b_1E + b_2T + b_3ET + b_4E^2 + b_5T^2,$$

где: P – интенсивность видимого фотосинтеза, мг CO<sub>2</sub>/г ч; E – освещенность, клк;

T – температура воздуха, °С; b<sub>0</sub>–b<sub>5</sub> – коэффициенты, вычисленные по экспериментальным данным.

Достоверность коэффициентов уравнения проверяли по критерию Фишера, уравнения – по коэффициенту множественной детерминации R<sup>2</sup>.

При анализе уравнений связи определяли максимальные значения интенсивности видимого фотосинтеза растений, области оптимума (90 %) и значения света и температуры их обеспечивающие.

Как показал анализ полученных уравнений (табл. 2), наибольший потенциальный максимум нетто-фотосинтеза интактных растений двухлетних саженцев карельской березы при естественном содержании в воздухе углекислого газа достигается при температуре почвы +20°C и определенной температуре воздуха и освещенности – 23°C и 36 клк. При более высокой температуре почвы (+25°C) потенциальный максимум нетто-фотосинтеза значительно снижается при практически тех же показателях температуры воздуха и освещенности, что, вероятно, объясняется значительным возрастанием интенсивности дыхания при повышении температуры почвы, в основном за счет корневой системы [13]. При более низкой температуре почвы (+15°C) потенциальный максимум видимого фотосинтеза так же снижается

и достигается при повышенных требованиях к свету и температуре воздуха, но при этом растения имеют значительно более широкие диапазоны оптимальных температур воздуха и освещенности.

Таблица 2. Потенциальный максимум и оптимум нетто-фотосинтеза сеянцев карельской березы и светотемпературные условия среды, обеспечивающие их достижение при трех уровнях температуры почвы

Температура почвы (Тп)	Интенсивность нетто-фотосинтеза (Pn)		Условия максимума		Условия оптимума	
	max	opt	Е	Т	Е	Т
°С	мг СО <sub>2</sub> /Г ч	мг СО <sub>2</sub> /Г ч	клк	°С	клк	°С
15	4,6	4,3	59,0	31,0	38–78	19,0–44,0
20	7,0	6,4	36,0	23,0	28–43	18,5–28,0
25	4,54	4,3	40,0	23,0	30–47	18,0–28,5

Примечание: Е – интенсивность освещенности, Т – температура воздуха

Графический анализ полученных результатов наглядно показывает зависимость видимого фотосинтеза растений карельской березы от всех исследованных факторов внешней среды. Так, при понижении температуры воздуха до 10°С и высокой освещенности нежелательна повышенная температура почвы, как и при достаточно высокой температуре воздуха (30°С) и низкой освещенности (рис.) на всех уровнях температуры почвы. Такие неблагоприятные сочетания факторов вызывают значительное снижение нетто-фотосинтеза, возможно, ниже уровня компенсации. Судя по углу наклона кривых, с повышением температуры воздуха и почвы наблюдается увеличение зависимости нетто-фотосинтеза саженцев от светового обеспечения. Наибольший максимум их фотосинтетической активности наблюдается при повышенных интенсивностях света (40 клк) и достаточно высоких температурах воздуха (+30°) и почвы (+20°С) (линия 5 на графике).

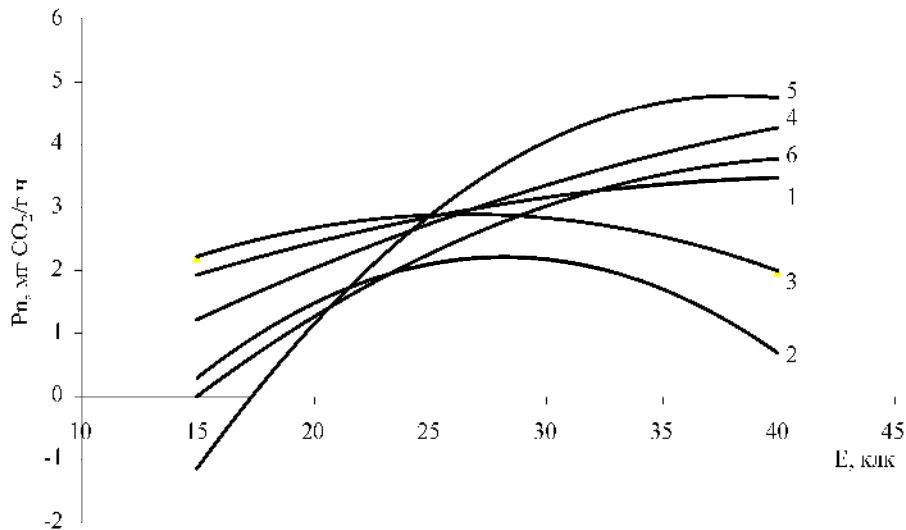


Рисунок. Влияние интенсивности света (Е) на видимый фотосинтез (Pn) двухлетних саженцев карельской березы в зависимости от температуры почвы и воздуха:

1,2,3 – при температуре воздуха +10°С и почвы +15, 20 и 25°С, соответственно, 4,5,6 – при температуре воздуха +30°С и почвы +15, 20 и 25°С, соответственно.

Таким образом, проведенные исследования показали значительное влияние температуры почвы на СО<sub>2</sub>-газообмен саженцев карельской березы на фоне взаимодействия с ведущими факторами внешней среды. В связи с этим, представляется целесообразным, особенно в северных условиях ее выращивания, оборудовать рассадные теплицы с возможным подогревом почвы в холодный период вегетации путем закладки по всей площади теплицы на глубине 30 см параллельно через 25–30 см оцинкованной стальной проволоки диаметром 3–4 мм. Концы проволоки соединяются с клеммами трансформатора с регулируемым напряжением порядка 10–15 вольт и контролем температуры почвенными термометрами.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Болодинский В.К.* Исследование зависимости фотосинтеза от солнечной радиации, температуры и влажности воздуха у растений карельской березы и березы повислой // Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск. 2010. С. 3–9.
2. *Ветчинникова Л.В.* Береза. Вопросы изменчивости. М.: Наука, 2004. 199 с.
3. *Ветчинникова Л.В.* Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 268 с.
4. *Голикова Г.П., Панченко Л.А., Фридман М.З.* Каталог планов второго порядка. М.: Изд. МГУ, 1974. Вып. 47, Ч. 1. 387 с.
5. *Ермаков В.П.* Морфо-физиологические адаптации основных видов березы на Севере. Петрозаводск, 1975. С. 64–88.
6. *Курец В.К., Попов Э.Г.* Статистическое моделирование системы растение–среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.
7. *Лисенков А.П.* Математические методы планирования многофакторных медико-биологических экспериментов. М.: Медицина, 1979. 344 с.
8. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск. 2008. 143 с.
9. *Соколов И.О.* Карельская береза. Петрозаводск: Госиздат, 1950. 115 с.
10. *Суворова Г.Г.* Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: изд. «Гео», 2009. 195 с.
11. *Тооминг Х.П.* Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометиздат, 1977. 199 с.
12. *Тренин В.В.* Ценные формы деревьев. Петрозаводск: Карелия, 1999. 88 с.
13. *Цельникер Ю.Л.* Дыхание корней и их роль в углеродном балансе древесных // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11–18.
14. *Aphalo Pedro J., Lahti M., Lehto T., Repo T., Rummukainen A., Mannerkoski H., Finer L.* Responses of silver birch saplings to low soil temperature // *Silva Fennica*. 2006. Vol. 40. № 3. P. 429–442.

## ANATOMY BARK OF SOME SHRUBS AND DWARF SHRUBS GROWING IN THE CONDITIONS OF HYDROTHERMAL ACTIVITY VOLCANOES OF KUNASHIR ISLAND (SOUTHERN KURIL ISLANDS)

*Kopaniina A.V., Yeromin V.M.*

The establishment of the Russian Academy of Sciences Institute of Marine Geology and Geophysics, Far-Eastern Branch of RAS 693022, Yuzhno-Sakhalinsk, Nauki St., 1 B, tel. (4242) 793-099, E-mail: avk@imgg.ru

**Abstract.** Anatomical structural of bark in four species of Ericaceae Juss. (*Menziesia pentandra* Maxim., *Vaccinium hirtum* Thunb., *Gaultheria miqueliana* Takeda *Vaccinium praestans* Lamb.) growing in the conditions of hydrothermal activity Mendeleev volcano in Kunashir Island is described in details. Comparative-anatomic analysis of the bark tissues of studied species allowed determining the specific of quantitative and qualitative changes of the bark structure of different age. Pattern of the cell wall thickness in cortical sclereids, number of the calcium oxalate crystals in the cortical parenchyma cells, lifespan of primary tissues, time of phellogen initiation, rhytidome structure, type of the secondary phloem dilatation, type of sclereids of the secondary phloem are distinguished as the characters of certain characteristic at the researched species from hot springs.

## СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ НЕКОТОРЫХ КУСТАРНИКОВ И КУСТАРНИЧКОВ В УСЛОВИЯХ ГИДРОТЕРМАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ВУЛКАНОВ ОСТРОВА КУНАШИР (ЮЖНЫЕ КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

*Kopaniina A.V., Yeromin V.M.*

Учреждение Российской академии наук Институт морской геологии и геофизики Дальневосточного отделения РАН 693022, г. Южно-Сахалинск, ул. Науки, 1 Б, тел. (4242) 793-099, E-mail: avk@imgg.ru

Влияние вулканических газов и особых почвенно-геохимических условий гидротермальных и сольфатарных выходов на растительный организм как научная проблема представлена в литературе немногочисленными публикациями, главным образом, о реакции ассимиляционного аппарата, а также структурных изменениях тканей листа [12, 4, 1, 7].

Нами продолжены, начатые в 2006 году, исследования воздействия активных проявлений курильских вулканов на структуру коры древесных растений [2, 6, 5]. Целью настоящей работы является изучение особенностей строения коры и отдельных ее тканей представителей *Ericaceae* Juss.: летнезеленых кустарников до 1,5–2 м высоты *Menziesia pentandra* Maxim., *Vaccinium hirtum* Thunb., зимнезеленого кустарничка высотой до 0,4 м *Gaultheria miqueliana* Takeda и летнезеленого стланничка до 0,2 м высоты *Vaccinium praestans* Lamb.; произрастающих в условиях вулканических микроландшафтов вулкана Менделеева о-ва Кунашир (Курильские о-ва), измененных гидротермальной деятельностью.

В целях настоящего исследования осуществлены экспедиционные работы в районы современных проявлений вулканической активности на о-ве Кунашир, в ходе которых выполнены комплексные экологические обследования гидротермальных источников вулкана Менделеева. Произведены натурные описания растительных сообществ и отборы образцов для анатомического анализа. Образцы *Vaccinium hirtum* и *Vaccinium praestans* взяты у парогазовых выходов Нижнедокторских термальных источников вулкана Менделеева в слово-широколиственном бамбучниково-кустарниково-папоротниковом сообществе. Термы кислые (рН 1,6–1,9), азотные, хлоридно-сульфатные натриевые. Температура в местах выходов термальных вод достигает 66°C [3]. Образцы *Gaultheria miqueliana* взяты вблизи гидросольфатар у бортов грязевых котлов термального оз. Овального вулкана Менделеева. В гидросольфатарах температура воды до 95°C, а температура грязи в котле до 101°C. Пары содержат сероводород и различные химически агрессивные газы [3]. Образцы *Menziesia pentandra* взяты у бортов терм Нижней группы источников ручья Кислый в слово-пихтовом кустарниково-бамбучниковом лесу. Воды источников сильнокислые, хлоридно-сульфатные натриевые, азотные. Содержание в воздухе  $\text{CH}_4$  и  $\text{H}_2\text{S}$  незначительно [8]. Контрольные образцы были взяты в кустарниково-лизихитовом сельнике из *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. с бергов оз. Серебряного (о-в Кунашир).

Для анатомического анализа образцы отбирали от 3-х разновозрастных стеблей каждого вида вблизи гидротерм, в максимальном приближении к источнику – от 0 до 50 см. Собранный материал фиксировали в день сбора в 96 % этиловом спирте. Из фиксированного материала на санном микротоме с замораживающим столиком готовили поперечные и продольные (тангентальные и радиальные) срезы толщиной 15–20 мкм в 20-кратной повторности. По общепринятой в анатомии растений методике [9, 10] изготавливали временные и постоянные препараты. Срезы окрашивали регрессивным методом сафранином и нильским синим, фиксировали в канадском бальзаме. Анализ микропрепаратов осуществляли на фотонных микроскопах «Микмед-6», «Биолам-И» и Axioskop 40 CarlZeiss. Компьютерную обработку изображений микросрезов для измерения биометрических параметров и получения микрофотографий производили с использованием программного обеспечения AxioVision 40 v 4.6.3.0. и цифровой камеры AxioCam MRc CarlZeiss.

Выявлены следующие структурные особенности в строении коры древесных растений, произрастающих вблизи гидротермальных источников вулкана Менделеева. У большинства видов с терм в многолетних и реже в однолетних стеблях увеличивается общая ширина коры (табл.). Характер утолщения эпидермальных клеток сохраняется. Для *Gaultheria miqueliana*, *Vaccinium hirtum* и *Menziesia pentandra* характерно увеличение параметров основных эпидермальных клеток и увеличение толщины внешнего кутикулярного слоя.

Замечено, что первичные ткани коры в однолетних и многолетних стеблях включают эпидерму, дольше сохраняют свое функциональное значение в условиях терм. В паренхиме первичной коры увеличивается число кристаллов на единицу площади поперечного среза. Эта же структурная особенность имеет место у *Vaccinium hirtum*, у которого в идиобластах содержатся многочисленные друзы. Кольцо первичных механических элементов сохраняет свою структуру, свойственную каждому виду.

У *Menziesia pentandra*, *Vaccinium praestans*, *Vaccinium hirtum* в однолетних и многолетних стеблях в условиях терм феллоген формирует меньше слоев феллемы, но более крупноклеточной, при этом число слоев феллодермы остается одинаковым (3–4). Клетки феллодермы расположены более рыхло, их форма округло-овальная. У *Vaccinium hirtum* феллодерма склерифицирована. В условиях терм у *Vaccinium hirtum* феллоген закладывается позже и фрагментарно на второй год нарастания стебля. Перидерма формируется на третий–четвертый год и в сравнении с нормой значительно меньшей мощности. У *Gaultheria miqueliana* очень редко в феллеме однолетних стеблей образуются одиночные склериды, форма которых такая же, как и окружающих их клеток феллемы.

В строснии корки *Vaccinium praestans* с термальных источников отчетливо выделяется склерифицированная, двухслойная зона в виде кольца брахисклерейд, образованных из дилатированных клеток лучей и аксиальной паренхимы непроводящей флоэмы, и, возможно, одного слоя феллодермы. Утолщение клеточных оболочек склерейд более или менее равномерное, реже более мощное утолщение формируется в сторону межклетных пространств.

Ширина годичного слоя флоэмы зависит не только от условий обитания, но и незначительно от климатических условий, о чем говорит разная ширина в разные годы в одних и тех же условиях. Тем не менее, после первого года это различие увеличивается у растений с терм у всех исследованных видов. У всех видов в ствольной части ширина годичного слоя флоэмы с терм больше, особенно в непроводящей и дилатационной флоэме. Наиболее ярко это изменение выражено у *Vaccinium hirtum*, *Gaultheria miqueliana* и *Menziesia pentandra*. У *Menziesia pentandra* утолщение клеточных оболочек в непроводящей флоэме более значительно по сравнению с нормой. В непроводящей флоэме *Vaccinium hirtum* выделяется склерифицированная зона, которая имеет большую мощность по сравнению с нормой. В многолетних стеблях с терм, вероятно, эта зона выполняет основную защитную функцию стебля. Из аксиальной паренхимы в стволиках образуются одиночные брахисклерейды с утолщенными внутренними клеточными стенками. Особые структурные перестройки во вторичной флоэме многолетних стеблей–стволиков выявлены у *Menziesia pentandra*, связанные с утолщением клеточных оболочек не только паренхимных, но и проводящих элементов. В непроводящей флоэме этого вида встречаются отдельные ситовидные трубки, у которых толщина клеточной оболочки равна ширине половины просвета поперечного сечения. Склерификация в дилатационной зоне выражена меньше. В коре стволиков *Menziesia pentandra* в дилатационной флоэме за счет утолщения клеточных оболочек всех элементов и склерификации образуется единый кольцевой массив прочной ткани. Благодаря интенсивной склерификации ситовидных трубок *Menziesia pentandra*, разрастания и утолщения клеточных стенок паренхимных клеток в непроводящей флоэме образуются склерейды (волокнистые и брахисклерейды). В дилатационной флоэме многолетних стеблей (5–10 лет) в клетках лучевой и аксиальной паренхимы откладывается крахмал, клетки почти полностью заполнены содержимым. В непроводящей флоэме *Gaultheria miqueliana* также выделяется периферическая зона, в которой за счет интенсивной дилатации тяжелой паренхимы и ее склерификации образуются многочисленные склерейды. Эта зона наиболее выражена (2–4 слоя) в коре 4–7-летнего возраста. В коре ствольной части *Gaultheria miqueliana* она не просматривается, что, вероятно, связано с повторным заложением феллогена. В силу этого в коре ствольной части склерифицированная зона прерывистая.

Увеличивается незначительно ширина годичного слоя вторичной флоэмы по сравнению с нормальными условиями за счет увеличения паренхимы у *Vaccinium hirtum*, *Gaultheria miqueliana*, *Vaccinium praestans*. В паренхиме непроводящей флоэмы *Gaultheria miqueliana* откладываются немногочисленные кристаллы в виде друз и мелких сростков различной формы. По сравнению с нормой увеличивается число лучей во вторичной флоэме. Число ситовидных трубок в радиальном ряду близкое к норме у всех видов.

Для всех исследованных видов отмечена тенденция увеличения паренхимных тканей во вторичной флоэме, особенно с возрастом. Типы флоэмных лучей, свойственных видам, сохраняются, но соотношение между ними меняется, главным образом, в пользу многорядных гетероцеллюлярных лучей. У *Vaccinium hirtum* в проводящей флоэме многолетних стеблей существенно преобладают многорядные (5–7-рядные, реже 4-рядные) агрегатные лучи. Реже встречаются многорядные лучи из 30–40 клеток.

Анализ полученных результатов позволяет сделать ряд выводов об изменении структуры коры стеблей, изученных с гидротерм активных вулканов о-ва Кунашир. В однолетних и молодых стеблях покровные ткани меньшей мощности по сравнению с нормой, клетки их более крупные и тонкостенные. Феллоген формирует меньше слоев феллемы, но более крупноклеточной. Первичные ткани коры в однолетних и многолетних стеблях дольше сохраняют свое функциональное значение. В паренхиме первичной коры увеличивается число кристаллов на единицу площади поперечного среза. У отдельных видов первый феллоген закладывается несколько позже и фрагментарно. В непроводящей вторичной флоэме формируется склерифицированная зона, которая имеет большую мощность по сравнению с нормой и включает различные типы склерейд. Изменяется соотношение паренхимных тканей и проводящих элементов во вторичной флоэме. Наблюдается увеличение общего числа флоэмных лучей и диаметра ситовидных трубок.

Таблица. Количественная характеристика компонентов коры с термальных источников вулкана Менделеева (0-в Кунашир)

Признак	<i>Vaccinium hirtum</i>		<i>Gaultheria miqueliana</i>		<i>Vaccinium praestans</i>		<i>Menziesia pentandra</i>	
	Оз. Серебряное, (норма)	Нижнедокторская группа терм	Оз. Серебряное, (норма)	Термальное оз. Овальное	Оз. Серебряное, (норма)	Нижнедокторская группа терм	Оз. Серебряное, (норма)	Нижняя группа терм р. Кистый
Однолетний стелец								
Ширина кутикулы, мкм	3,6±0,29	7,2±0,35	2,3±0,12	4,5±0,20	–	–	–	–
Ширина эпидермы, мкм	19,8±5,87	13,2±0,41	9,9±0,32	15,4±0,45	9,2±0,40	–	11,1±0,74	12,3±0,70
Ширина перидермы, мкм	–	–	–	–	–	–	28,5±1,14	57,0±13,02
Ширина феллемы, мкм	–	–	–	–	–	–	18,7±0,71	39,2±1,07
Ширина паренхимы первичной коры, мкм	84,4±4,60	289,0±20,72	121,9±4,68	108,4±4,50	282,5±20,53	–	187,5±12,55	95,3±4,02
Ширина вторичной флоэмы, мкм	28,1±1,47	36,7±1,30	32,8±1,39	30,4±1,01	40,3±2,42	16,4±0,60	30,9±0,99	30,3±1,07
Диаметр члеников ситовидных трубок, мкм	7,4±0,45	5,2±0,21	6,5±0,31	6,0±0,38	7,1±0,46	9,4±2,83	10,1±0,66	11,0±3,39
Общее число клеток флоэмы в радиальном ряду, шт.	4,8±0,15	5,0±0,12	5,3±0,19	6,0±0,19	4,6±0,11	3,2±0,11	4,3±0,16	5,2±0,09
Число ситовидных трубок в радиальном ряду, шт.	2,0±0,14	1,9±0,11	2,4±0,11	3,5±0,17	2,2±0,17	1,5±0,20	1,3±0,14	2,5±0,13
Длина члеников ситовидных трубок, мкм	134,9±10,49	72,4±3,59	80,6±3,43	56,1±1,78	120,2±6,72	65,9±4,04	72,2±4,00	98,2±5,23
Высота флоэмных лучей, мкм	178,4±8,22	247,5±26,17	199,4±11,85	266,4±14,88	194,8±17,58	–	201,8±18,11	109,7±16,75
Общее число флоэмных лучей на 1 мм <sup>2</sup> тангентального среза, шт.:	26,9	55,0	25,3	92,0	99,4	–	83,0	114,8
Многолетний стелец								
Возраст стволиков, лет	12	10	7	7	8	6	17	15
Ширина коры, мкм	226,2±8,97	266,1±5,05	154,7±4,96	260,7±4,88	75,2±2,95	134,3±2,92	400,8±10,34	337,8±6,84
Ширина перидермы, мкм	113,0±6,45	70,7±3,06	54,3±1,65	51,7±1,80	49,1±2,18	72,2±1,76	36,9±1,89	23,8±0,72
Ширина феллемы, мкм	93,0±4,99	40,6±1,44	36,7±1,52	37,9±1,21	41,5±2,79	57,6±1,73	29,9±1,40	14,9±0,78
Ширина непроводящей флоэмы, мкм	69,8±2,79	88,2±3,38	58,3±1,54	100,3±1,93	–	–	164,1±1,93	186,2±2,86
Ширина проводящей флоэмы, мкм	47,5±1,45	54,2±2,03	37,1±1,44	72,4±3,79	19,6±1,11	56,6±1,08	–	–
Диаметр члеников ситовидных трубок, мкм	7,8±0,35	7,6±0,24	7,3±0,31	8,0±0,32	6,0±0,22	7,6±0,30	7,4±0,13	8,6±0,04
Общее число клеток флоэмы в радиальном ряду, шт.	7,2±0,20	10,7±0,27	5,1±0,14	7,2±0,18	4,0±0,04	6,8±0,16	9,8±0,31	9,6±0,39
Число ситовидных трубок в радиальном ряду, шт.	3,9±0,13	4,7±0,28	3,7±0,14	5,1±0,15	1,5±0,15	3,4±0,13	9,2±0,26	7,1±0,14
Высота флоэмных лучей, мкм	173,4±22,57	233,5±34,06	278,8±18,47	244,5±28,78	–	–	186,6±18,96	117,5±16,95
Общее число флоэмных лучей на 1 мм <sup>2</sup> тангентального среза, шт.	180,4	195,9	90,0	145,0	181,2	–	156,0	199,6

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (инициативный грант № 07-04-00881а), а также экспедиционных грантов Дальневосточного отделения Российской академии наук: № 07-III-Д-06-067 и № 07-III-Д-06-060.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ворошилов В.И., Сидельников А.И., Ворошилова Г.И., Манько Ю.И. Влияние сольфатарной деятельности на растительность (на примере вулкана Менделеева) // Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1977. С. 74–94.
2. Еремин В.М., Копанина А.В. Особенности анатомической структуры стебля *Hydrangea paniculata* в условиях гидротерм и сольфатар вулкана Менделеева (о-в Кунашир) // Тез. докл. междунар. науч. симпоз. «Проблемы и достижения в геологических и геофизических исследованиях в зоне Курильских островов и Хоккайдо: сильные землетрясения, цунами и извержения вулканов». Южно-Курильск, 2007. С. 46–49.
3. Жарков Р.В. Условия формирования термальных вод вулкана Менделеева (о. Кунашир, Курильские острова) // Матер. I (XIX) Междунар. конф. молодых ученых. «Изучение природных катастроф на Сахалине и Курильских островах». Южно-Сахалинск, 2007. С. 143–150.
4. Ковалевский А.И. О поглощении растениями химических элементов, находящихся во внешней среде в твердом, жидком и газообразном состояниях // Топологические аспекты изучения поведения вещества в геосистемах. Иркутск, 1973. С. 29–33.
5. Копанина А.В., Еремин В.М. Стресс коры представителей сем. Ericaceae Juss., произрастающих в условиях вулканических микроландшафтов Курильских островов // Тез. докл. научных чтений памяти профессора А.А. Яценко-Хмелевского (к 100-летию со дня рождения) «Структурно-функциональные исследования растений в приложении к актуальным проблемам экологии и эволюции биосферы». СПб: Ботанический институт им. В.Л. Комарова, 2009. С. 28.
6. Копанина А.В., Еремин В.М. Структурные особенности коры стеблей некоторых представителей арборифлоры острова Кунашир в условиях гидросольфатарной активности вулкана Менделеева // Матер. всерос. конф. «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века»: Ч. I: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск, 2008. С. 195–197.
7. Манько Ю.И., Сидельников А.И. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989. 185 с.
8. Мархинин Е.К., Стратула Д.С. Гидротермы Курильских островов. М., 1977. 212 с.
9. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 130 с.
10. Юрцев В.Н., Пухальский В.А. Методическое руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. М., 1968. 113 с.
11. Garrec J.P., Lounwsky A., Plebin R. The influence of volcanic fluoride emissions on the surrounding vegetation // Fluoride. 1977. Vol. 1. № 4. P. 152–156.

#### STRUCTURAL ANOMALIES OF THE STALK OF WOOD PLANTS: RESULTS OF SUPERVISION

*Korovin V.V.*

The Moscow State Forest University, Mytishi the Moscow region, Russia  
Ph. 8 (495)-687-39-52, E-mail: vladimir.v.korovin@gmail.com

Abstract. Nonspecific structural changes of stalks of wood plants are considered. Abnormal formations are grouped on the most important morphological features. Attempt to explain the mechanism of occurrence and growth of abnormal structures is undertaken. Separate problems of abnormal growth are discussed in the light of the evolution theory.

#### СТРУКТУРНЫЕ АНОМАЛИИ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ: ИТОГИ НАБЛЮДЕНИЙ

*Коровин В.В.*

Московский государственный университет леса. Мытищи Московской обл., Россия  
Тел. 8-(495)-687-39-52, E-mail: vladimir.v.korovin@gmail.com

С некоторыми допущениями структурными аномалиями стебля древесных растений можно называть морфологические изменения, выходящие за пределы внутривидовой изменчивости это-



го органа, придерживаясь при этом представления, согласно которому, у растения три органа: корень, стебель, лист.

Рансe мы [3] предложили различать специфические и неспецифические структурные аномалии. Специфические структурные аномалии возникают под воздействием патогенных организмов, которые в локальном участке стебля растения-хозяина парализуют характерное для того или иного вида течение формообразовательных процессов или дедифференцируют какой-то участок ткани и навязывают ему собственную морфогенетическую программу. Таким путем образуются многие галлы, по внешнему виду которых во многих случаях можно безошибочно определить возбудителя. Некоторые патогены вызывают некротические изменения участков стебля, также специфичные для того или иного возбудителя.

В связи со специфическими аномалиями заслуживает внимания следующее обстоятельство. Если допустить градуализм – постепенное накопление адаптивных генов, передаваемых потомству, и таким путем становление ныне существующих видов, то вызывает удивление мгновенное, применительно ко времени течения эволюционных процессов, превращение высоко специализированного органа, в данном случае побега, в галл, часто совсем не похожий на исходный орган. В таких случаях принято говорить о сопряженной эволюции паразита и хозяина, что с нашей точки зрения далеко безусловно. Растение-хозяин в таких случаях не претерпевает эволюционных изменений. Аномальные, но далеко не адаптивные для растения-хозяина, изменения происходят в локальном участке ткани при гормональном воздействии паразита.

В отличие от специфических структурных аномалий неспецифические как бы безразличны к природе факторов, вызывающих аномальные морфологические изменения. Например, «ведьмины метлы», сувели, фасциации, капы, сферобласты и прочее тому подобное, судя по нашим наблюдениям и многочисленным данным литературы [7, 13, 14, 15, 16 и др.], могут возникать вследствие поражения растений возбудителями болезней и вредителями (насекомыми, клещами, нематодами, грибами, бактериями, многими другими организмами, вирусами), а также вследствие травмирования, воздействия различными химическими мутагенами, радиоактивным излучением, дефолиантами, промышленными выбросами, нарушениями режима влажности, освещения, температуры и т. д. Иными словами, легче сказать, что не может быть причиной возникновения такого рода структурных аномалий.

Столь широкий спектр денормализующих воздействий не вызывает, однако, соответствующего множества разных структурных изменений. Ответная реакция стебля древесных растений почти во всех случаях весьма однообразна. Все, хоть в частности и различающиеся, аномальные морфологические изменения можно объединить в несколько групп. Апикальные меристемы стебля обычно реагируют образованием «ведьминых метел», латеральные – формированием локальных, более или менее шаровидных, разрастаний ксилемы и флоэмы, в большей степени ксилемы.

К более редким, и тоже явно неспецифическим, структурным аномалиям относятся фасциации, природа которых остается пока наименее изученной. Особую группу аномалий образуют довольно редкие проявления аномально активного осевого роста, например, «змеевидные» формы ели и некоторых других хвойных. Неспецифичность последней группы аномалий сомнительна. Довольно самостоятельной, хотя и не совсем отдельной, группой неспецифических структурных изменений стоят микроструктурные «лучевые» аномалии проводящей ткани, в разной степени меняющиеся, а иногда практически не меняющиеся, внешние морфологические признаки стебля. На рассмотрении этих аномалий мы остановимся отдельно.

Что касается шаровидных наростов на стебле, то причина столь упрощенной ответной реакции на широкий спектр денормализующих факторов, с нашей точки зрения, в простоте и законченности формы, а поэтому и редко нарушаемой монотипности строения стебля древесных растений, о чем говорилось в одной из наших ранних публикаций [6]. В норме однообразие строения стволов нарушается, пожалуй, лишь древесными лианами и воздушными корнями некоторых фикусов, которые просто заменяют стволы этих древесных растений. При локальном нарушении контроля ростовых процессов, в данном случае деятельности камбия, на поверхности стебля ничего кроме шаровидных наростов, в принципе, и образоваться не может. Если отсутствует контроль, а способность камбиальных клеток делиться не подавляется, то, естественно, формируется самое простое и оптимальное в отношении поверхности и объема шаровидное тело. Разумеется, реально, в каждом кон-

кретном случае, реализуется лишь тенденция к формированию шаровидных тел. На формирующиеся новообразования действует комплекс внутренних и внешних факторов, так или иначе модифицирующих шаровидность.

Аномальными структурами с почти законченной шаровидностью являются так называемые сферобласты – округлые, каплеобразные или несколько удлинённые древесинные образования до 8–10 см в большем измерении. По сведениям из литературы и нашим наблюдениям, сферобласты, как правило, формируются в основании спящих почек, по той или иной причине потерявших связь с древесиной и проводящей флоэмой стебля. Факторы апикального доминирования на такие, ставшие самостоятельными, образования, видимо, не действуют, и дифференцирующийся в основании камбий, будучи практически бесконтрольным, формирует простое шаровидное тело. Сферобласты были обнаружены на стволах, чаще всего на капах, очень многих древесных растений. Имеются сведения, что отделившиеся от «материнского» стебля сферобласты способны укорениться и давать начало новым растениям. Таким образом, сам механизм возникновения шаровидных наплывов, независимо от причины их возникновения, представляется достаточно понятным.

Механизм формирования мутантных «ведьминых метел» также кажется не столь уж загадочным. Одним из не вызывающих сомнения фенотипических проявлений такой мутации является местное, наблюдаемое в каком-либо апексе, подавление апикального доминирования, которое в дальнейшем сохраняется. Все побеги «ведьминых метел» в отношении доминирования равнозначны. При этом митотическая активность верхушечных меристем у побегов «метлы», вероятно, как-то изменена, но не подавлена, и бесконтрольный со стороны материнского растения рост равнозначных побегов приводит к формированию «метлой» собственной шаровидной кроны. Опять-таки, как и в случае наростов на стеблях, форма кроны шаровидная, т. е. самая простая и оптимальная в смысле пространственной организации. Растение, несущее «ведьмину метлу», становится химерой. При этом, отношения между компонентами химеры всегда конкурентные. «Метлы», образующиеся в кронах взрослых, вполне сформировавшихся, деревьев обычно недолговечны. Возникшие же в верхней части кроны сравнительно молодых растений, они часто подавляют производящую их крону и полностью замещают ее собой. В этих случаях напрашивается, хоть и очень отдаленная, но все-таки аналогия с отношениями опухоли и несущего ее организма.

Приведенные выше соображения являются попыткой выяснить только макроструктурную сторону организации наиболее типичных и часто встречающихся неспецифических аномалий. Конкретные причины их возникновения и процессы роста находятся в компетенции биохимии, генетики и, возможно, иммунологии. В настоящем изложении считаем нужным коротко остановиться лишь на некоторых анатомических особенностях рассматриваемых аномалий.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что в случае с суеелями, капами, «ведьмиными метлами» аномальность строения ярче проявляется во внешней морфологии, в то время как анатомические особенности проводящих элементов в основном сохраняют видовую специфику, меняются преимущественно их количественные и топологические особенности. Например, во вторичной ксилеме суеелей, капов и множества других наростов, образующихся на стеблях древесных растений под влиянием различных агентов и факторов среды, структурные изменения касаются в основном пространственной организации как паренхимных, так и прозенхимных клеток. Последнее вполне естественно при упаковке осевых элементов в шаровидное тело. Существенные изменения в строении тканей довольно редки, они касаются лишь наплывов на стеблях, приближающихся по своему анатомическому строению к истинным опухолям, в основном не характерным для древесных растений. Р. Розен [12], проанализировавший более тысячи литературных источников, касающихся структурных аномалий у растений, обнаружил лишь один пример нароста на стволе ели (*Picea abies* (L.) Karst.) – так называемую «опухоль Райта», которая в значительной степени соответствовала понятию «опухоль». Наши наблюдения позволяют добавить еще одно подобное же исключение – галловую болезнь осины (*Populus tremula* L.), впервые описанную А.М. Жуковым [2]. Древесина этих наплывов также состоит из практически одинаковых, очень слабо дифференцированных тонкостенных клеток. Существенные анатомические изменения характерны и для так называемых лучевых аномалий, к которым мы обратимся позже.

Рассмотренные макроструктурные аномалии, несмотря на, казалось бы, внешне весьма заметные различия, морфогенетически часто оказываются связанными между собой и имеют промежу-

точные, переходные, формы. Так, на стволах березы пушистой (*Betula pubescens* Roth.) и березы повислой (*B. pendula* Ehrh.) мы неоднократно встречали шаровидные локальные разрастания с немногочисленными, поодиночке расположенными на поверхности наплывов, спящими почками. В таких случаях сложно было решить, что это такое: кап или сувель. В пойменных березняках Республики Башкортостан нам дважды встречалась береза пушистая с многочисленными, абсолютно шаровидными, ветвяными капями и одновременно с «ведьмиными метлами» в кроне. При этом присутствовали все переходы от одного к другому, т. е. промежуточные между «ведьмиными метлами» и капями образования. В ленточных борах Алтайского края мутантные «ведьмины метлы» и своеобразные, отличающиеся от сувелей наросты с необыкновенно высокой частотой встречаются на стволах и ветвях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Анатомические исследования [4], показавшие, что первые микроструктурные изменения инициируются в первичных лучах возле сердцевины, позволили предположить, что внешнее морфологическое проявление соматической мутации зависит от положения мутантной клетки в апикальной меристеме побега. Если мутация произошла на верхушке меристематической зоны, вблизи апикальной инициали, – она, вероятнее всего, «породит» «ведьмину метлу»; если же мутантная клетка не начнет сразу делиться или возникнет ниже самой верхушки конуса нарастания побега, то в процессе роста и дифференциации она с большой вероятностью окажется в прокамбии и будет служить началом образования нароста на стебле. Карельская береза (*B. pendula* Roth. var. *carelica* Mercl.) сама по себе очень изменчива – встречаются формы с внешне почти правильными стволами, со стволами и ветвями, несущими одиночные или многочисленные шаровидные утолщения, со сравнительно равномерно, но аномально утолщенным стволом; иногда эти растения принимают кустовидную форму. Изредка в некоторых популяциях карельской березы выщепляются очень медленно растущие, без видимых утолщений стебля, кустовидные экземпляры с незначительными изменениями в строении древесины. Эти последние обычно стерильны, а в кронах у них образуются мелкие капли и пучки побегов, практически не отличимые от типичных мутантных «ведьминых метел».

Принимая во внимание принципиальное сходство наиболее распространенных структурных аномалий стебля древесных растений, а также учитывая принцип оптимальности в биологии Р. Розена [12], мы сформулировали следующую закономерность [3]: «При неспецифических нарушениях регуляции ростовых процессов стебель древесного растения или часть его имеют тенденцию превратиться в пучок радиально расходящихся побегов или в шаровидное тело». Эта закономерность, с нашей точки зрения, относится к большинству неспецифических, структурных аномалий в строении стеблей всех видов древесных растений (травянистые мы просто не рассматривали) и не зависит от характера денормализующих факторов. Из известных нам случаев проявления неспецифических аномалий не укладываются в эту закономерность фасциации и проявления апикального сверхдоминирования, когда образуются очень длинные осевые побеги и почти не развиваются боковые.

Выявленная закономерность имеет, с нашей точки зрения, прямое отношение и к лучевым аномалиям – ритмично повторяющимся своеобразным изменениям лучей в ксилеме и флоэме древесных растений. Наиболее ярко эти аномалии выражены у карельской березы и у видов клена (*Acer* sp.) с текстурой древесины «птичий глаз». Кроме того, подобные же изменения были обнаружены в древесине упоминавшихся ранее наростов на стволах и ветвях сосны обыкновенной [5], а также местах срастания прививок у яблони (*Malus domestica* Borch.), в комлевой части ствола у березы пушистой (*B. pendula* Roth.), в древесине рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.) и у многих других древесных растений. Основные анатомические изменения состоят в ярко выраженном расширении лучей с последующим превращением их в скопления недифференцированной паренхимы. Внутри таких аномально паренхиматизированных зон, напоминающих очаги меристематической ткани в древесине и флоэме, часто образуются крупные группы склерейд. Одновременно вблизи аномальных лучей существенно увеличивается доля тяжелой паренхимы, укорачиваются и деформируются проводящие элементы. Древесина ствола, а часто и скелетных ветвей в подобных случаях включает многочисленные, в той или иной степени сближенные и ритмично повторяющиеся, аномальные участки, организующими центрами которых являются расширяющиеся лучи. Осевая пространственная организация анатомических элементов, характерная для нормального стебля, в аномальных зонах замещается радиальной, свойственной шаровидным структурам. Наиболее об-

стоятельное и убедительное физиологическое объяснение механизма возникновения лучевых аномалий у карельской березы и у видов клена с текстурой древесины типа «птичий глаз» дано в работах Л.Л. Новицкой с коллегами [9, 10, 11 и др.].

Таким образом, при возникновении лучевых аномалий, «ведьминых метел» и разного рода шаровидных разрастаний локальных участков стебля, т. е. при неспецифических, структурных изменениях, так же как и при образовании специфических аномальных образований, независимо от условий роста и видовой принадлежности растений, наблюдаются резкие морфологические изменения, выходящие за пределы внутривидовой изменчивости. Можно даже сказать, выходящие за пределы «нормальной», весьма ограниченной, изменчивости формы стебля древесных растений. Почти цилиндрическая (в первом приближении удлинненный конус) форма ствола и видоспецифичный габитус кроны при денормализующих воздействиях резко меняются. Морфологические признаки, возникшие и стабилизировавшиеся в процессе эволюции, как бы исчезают. Это относится как к локальным участкам стебля, так и к значительным его частям, а иногда и к стеблю в целом. Причем для инициации подобных изменений бывает достаточно даже очень слабого, иногда одноразового, денормализующего воздействия. Складывается впечатление, что сама «норма» возникла в эволюционном аспекте достаточно быстро и контролируется небольшим числом сцепленных генов, иначе трудно объяснить столь быструю и практически однозначную реакцию на широкий спектр неблагоприятных воздействий. Впрочем, экспериментальных подтверждений последнего предположения у нас пока нет.

Неспецифические, структурные изменения невольно приводят к представлению об эфемерности и неустойчивости морфологического разнообразия растений. Возникает искушение предположить, что если эти видоспецифичные признаки и столь ярко выраженное разнообразие, сложившееся в длительном процессе эволюции, так быстро и просто, часто от одноразового воздействия, исчезают, то и возникнуть они могли столь же быстро. Однако сломать, как известно, легче, чем сделать. И, тем не менее, парадоксальные утверждения А. Лима-де-Фариа [8] в свете приведенных здесь рассуждений не кажутся бездоказательными, как и многие другие номогенетические взгляды в теории эволюции. Но это – с одной стороны.

Заслуживает внимания еще одно, связанное с вопросами эволюции и совершенно очевидное, обстоятельство. В организации неспецифических аномалий проявляется ярко выраженный параллелизм изменчивости, легко укладываемый в гомологические ряды Н.И. Вавилова. Сувели, капы, сферобласты, «ведьмины метлы», лучевые аномалии свойственны очень многим, как систематически близким, так и весьма отдаленным по систематическому положению видам. В связи с этим их можно рассматривать не только как тенденцию к предельному упрощению структурной организации стебля, но и как форму генетически обусловленной изменчивости. И это дает основание предполагать, что в геноме очень многих видов древесных растений присутствуют гены или их регуляторы, контролируемые проявление рассмотренных нами резких отклонений от нормы. Мы полагаем, что выявление этих генов в генетическом тексте будет иметь большое научное и хозяйственное значение.

В рассматриваемой проблеме остается очень много неясного. Вопросов несчетное множество. Вот, например один из них. Почему изменение произошло именно в этой меристематической клетке, а не в какой-нибудь другой или не во множестве клеток сразу? Можно ли допустить, что клетки одного дерева различаются по чувствительности к неблагоприятным воздействиям? Собственно говоря, в отношении подавляющего большинства приведенных нами примеров известны только факты проявления аномалий, но не их объяснения. Лишь по поводу капов можно с достаточной уверенностью сказать, что эти образования, несмотря на их внешнюю аномальность, адаптивны – в условиях, затрудняющих семенное размножение, способствуют вегетативному. Все остальные, известные нам неспецифические аномалии, или совсем непонятны, или остаются в области сомнительных предположений, как, например, попытки объяснить морфологическое своеобразие карельской березы ее приспособленностью к условиям Севера. В понимание механизма формирования лучевых аномалий, как мы уже отмечали, внесена ясность, но фактор, запускающий эти физиологические изменения, остается неизвестным. Карельская береза так и продолжает «морочить голову» ученым. Не ясно вообще, почему неспецифические, структурные аномалии возникают, и что это такое, зачем они нужны, а может быть и совсем не нужны растению и т. п.? Скорее всего, что аномальные образования потому и аномальны в нашем понимании, что мы не знаем, что это такое. Неразрешен-

ных вопросов, таким образом, остается великое множество. Именно поэтому мы убеждены, что будущее в изучении рассматриваемой проблемы заманчиво и, вне сомнения, должно принести много важных открытий.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Байдербек Р.* Опухоли растений. М.: Колос, 1981. 303 с.
2. *Жуков А.М.* Галловая болезнь осины в Новосибирской области // Известия СО АН СССР, 1966. Т. 2. Вып. 8. С. 142–144.
3. *Коровин В.В.* Морфолого-анатомические изменения стебля древесных растений при аномальном росте // Бот. журн. 1987. Т. 72. С. 749–759.
4. *Коровин В.В.* Аномальные, предположительно мутантные, изменения морфологии сосны обыкновенной в ленточных борах Алтая // Тез. докл. Междун. научно-практической конф. Воронеж, 1996. С. 13–14.
5. *Коровин В.В., Зуихина С.П.* Некоторые закономерности строения аномальной древесины клена, березы и ольхи // Биологические науки. 1985. № 8. С. 68–73.
6. *Коровин В.В., Курносков Г.А.* Лучи и форма стебля древесных растений // Матер. III Междун. симп. «Строение, свойства и качество древесины– 2000». Петрозаводск, 2000.
7. *Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А.* Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: Издат. МГУЛ, 2003. 280 с.
8. *Лима-де-Фариа А.* Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. М.: Мир, 1991. 455 с.
9. *Николаева Н.Н., Новицкая Л.Л.* Структурные особенности ассимиляционного аппарата и формирование аномальной древесины карельской березы. // Лесоведение. 2007. № 1. С. 70–73.
10. *Новицкая Л.Л.* Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола древесных растений // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. С-Пб, 2000. 41 с.
11. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: «Verso», 2008. 144 с.
12. *Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 215 с.
13. *Ямбуров М.С.* «Ведьмины метлы» мутационного типа у некоторых видов семейства Pinaceae // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2010. 21 с.
14. *Ямбуров М.С., Горошкевич С.П.* «Ведьмины метлы» кедра сибирского как спонтанные соматические мутации: встречаемость, свойства и возможности использования в селекционных программах // Хвойные борсальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 317–324.
15. *Buckland, D.C.* Unexplained brooming of Douglas-fir and other conifers in British Columbia and Alberta // D.C. Buckland, J. Kuijt // Forest Sci. 1957. Vol. 3. № 3. P. 236–242.
16. *Waxman, S.* Witches-«brooms» sources of new and dwarf form of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species // Acta Hort./Symposium on propagation in arboriculture. 1975. № 54. P. 25–32.

## GLOBAL RADIATION DISASTERS AND TREE RINGS

*Kozlov V.*

Forest Research Institute, KRC, RAS, Petrozavodsk. E-mail: vkozlov@krc.karelia.ru

Abstract. Patterns of annual increment, structure and formation of tree ring under ionizing radiation were investigated in the zone affected by the Chernobyl Power Station disaster.

Analysis of extensive experimental data set (annual increment was measured more than 2000 cores) revealed a specific response of long-living plants like *Pinus sylvestris* L., *Picea excelsa* Link., *Betula pendula* Roth, and *Alnus glutinosa* L. to radiation, which manifests itself in changes of the annual ring growth dynamics. Trees were found to experience drastic suppression of annual increment at the year of the disaster followed by two years of intensified increment. The dependence is most explicit in silver birch and Norway spruce. On experimental grounds the procedure for biological dosimetry in forest biogeosystems was worked out: with a high degree of reliability, the procedure makes it possible to evaluate retrospectively the dose absorbed by forest ecosystems after nuclear disasters.

The results of practical implementation of the proposed biological dosimetry procedure in a 10-km zone around the Chernobyl Power station in 1988–2000 are discussed. Application of the procedure to investigate the Tri Mile Island Power Station case (USA) in 1979 is presented.

## ГЛОБАЛЬНЫЕ РАДИАЦИОННЫЕ КАТАСТРОФЫ И ГОДИЧНЫЕ КОЛЬЦА

Козлов В.А.

Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пупкинская 11, 185910, тел. (8142)768160, E-mail: vkozlov@krc.karelia.ru

*Светлой памяти моих коллег, работавших в зоне аварии на ЧАЭС,  
В.В. Габуковой, Г.М. Козубова, А.И. Таскаева*

Авария на ЧАЭС поставила перед человечеством целый комплекс проблем как инженерно-технических, так и биологических. Наличие больших лесных массивов вокруг ЧАЭС в значительной мере сократило возможный разнос выброшенных радионуклидов, однако обусловило возникновение ряда проблем в дезактивации лесных фитоценозов, организации радиомониторинга в них и разработки основ ведения хозяйства в лесах 30-км зоны.

Целью данной работы являлось выявление особенностей в динамике приростов древесины, формирование годичного кольца, его структура при ионизирующем облучении в зоне аварии на ЧАЭС в различных радиоэкологических условиях, а также оценка успешности прохождения репарационных процессов у древесных пород в поставарийный период.

Сосновые леса в 30-км зоне ЧАЭС занимают около 80 % лесопокрытой площади при общей лесистости 42 %. Преобладают древостои искусственного происхождения, большая часть которых создана в послевосновый период и имеет возраст 30–40 лет. Средний класс бонитета для сосняков 1,5 [1]. Такие леса отличаются высокой поглощающей способностью по отношению к радиационным выпадениям и повышенной чувствительностью к радиоактивным излучениям. В качестве примеси в сосновых древостоях чаще всего встречается береза повислая (*Betula pendula* Roth.), реже осина обыкновенная (*Populus tremula* L.).

Суммарная активность в 10-км зоне в начальный период после аварийного выброса только по 5 основным радионуклидам ( $^{134}\text{Ce}$ ,  $^{106}\text{Kr}$ ,  $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{134}\text{Cs}$ ,  $^{137}\text{Cs}$ ) составила 1300–2800 Ки/км<sup>2</sup>. Если принять во внимание, что при этом не учитывали вклад  $^{137}\text{I}$ ,  $^{95}\text{Zr}$ ,  $^{95}\text{Nb}$  и благородных газов, то приведенные выше показатели суммарной активности, очевидно, следует еще значительно увеличить. Так, на части детальной зоны даже в октябре 1989 г. плотности радиоактивного загрязнения составили 3900–11000 Ки/км<sup>2</sup> [2].

В районе аварии на ЧАЭС, начиная с 1986 г., было выбрано 17 экспериментальных участков для проведения комплексных радиоэкологических исследований в лесных фитоценозах — 14 участков в 10-км зоне ЧАЭС, 2 — в 30-км зоне и один за пределами зоны аварии. Участки имели площадь в среднем 2–2,5 га и, как правило, подбирались в привязке к транспортной системе и существующей квартальной сети. Из 17 участков 12 были заложены в сосняках с примесью березы, 3 — в посадках ели и 2 — в сосново-лиственных насаждениях. Средний возраст древостоев на большинстве участков составлял 30–40 лет. Все участки закладывали в сходных экологических условиях. На каждом участке отбирали по 15–20 учетных деревьев.

Были проведены радиометрические исследования побегов и древесины сосны, ели и березы. Следует отметить, что даже на достаточно однородных по радиационному фону участках индивидуальная изменчивость по активности побегов и древесины у отдельных деревьев колебалась до 10 и более раз. Средний прирост деревьев по диаметру и его динамика дают ценную информацию о процессе жизнедеятельности древостоев в зоне радиационного воздействия. При определении степени радиационного воздействия на лесные системы могут использоваться те же дендрохронологические методы, которые нашли широкое применение в оценках техногенного загрязнения окружающей среды [3].

В период сезонной активности происходит основное увеличение массы надземных и подземных органов растения, и в этот период дерево наиболее активно взаимодействует с окружающей средой. Последнее, особенно ярко проявилось в степени реакции древостоев на радиационное воздействие при аварии на ЧАЭС [4].

Каждое годичное кольцо отражает сезонную активность продуцирующих клеток (камбия) и имеет свои специфические особенности: сравнительную простоту и симметрию клеточных структур древесины, сходство внутреннего строения ксилемы деревьев разных видов, достаточную величину самих годичных колец у многолетних растений. Преимущества годичных колец, как объекта анализа, определяются также фиксированным положением дерева и ограниченным количеством влияющих на

рост дерева экологических факторов в течение онтогенеза, что позволяет выделить основные из них и проследить их влияние на формирование неоднородности годичных колец.

Изменение условий питания, плодоношение, болезни, антропогенное воздействие могут внести коррективы в этот процесс, что, в свою очередь, позволяет использовать структуру годичного слоя для анализа роста отдельной особи и всего сообщества в целом.

Различия в интенсивности прироста в отдельные промежутки вегетационного периода обуславливают неоднородность строения анатомических элементов ксилемы разных зон годичного кольца, что достаточно хорошо можно проследить по рентгеновским плотнограммам годичного кольца [5].

Скорость роста и условия формирования годичного кольца влияют не только на длину, но и на поперечные размеры и толщину стенок трахеид. У хвойных в начале вегетационного сезона, когда прирост древесины максимальный, формируются трахеиды большего диаметра, плотность древесины при этом минимальна.

Фитогормоны, продуцируемые в кроне, играют важную роль в регуляции диаметра трахеид. Преобладание стимуляторов роста в восстановительный период после радиационной аварии приводит к активизации белково-нуклеинового комплекса, стабилизации липидного обмена [6].

Весьма серьезным фактором, изменяющим ростовые процессы, является, радиационное воздействие и особенно, если оно приходится на период начала активных ростовых процессов, как это имело место при аварии на Чернобыльской АЭС. Именно этим можно объяснить ту глубину эффектов аномального роста, которая зафиксирована на значительных площадях в 30-км зоне.

На участках, где у сосны была зафиксирована высокая степень гибели ассимиляционного аппарата, отмечено падение радиального прироста уже в первый год воздействия. Однако основные изменения прироста по диаметру имели место не в аварийный, а в первый поставарийный год (рис. 1).

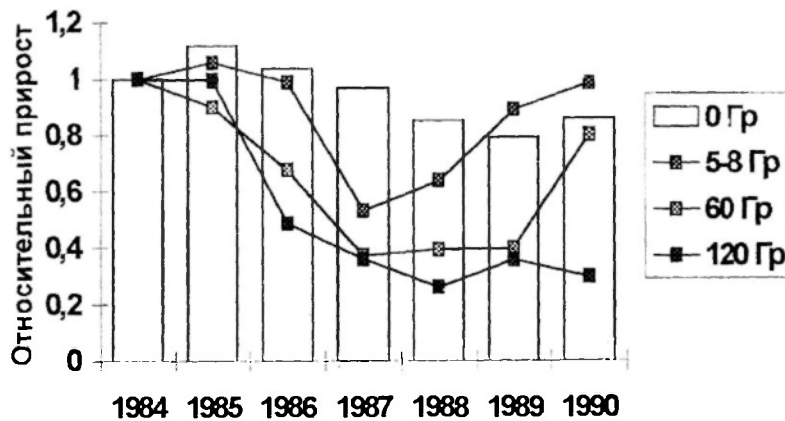


Рисунок 1. Динамика радиального прироста у сосны при различных уровнях поглощенных доз.

Проведенный анализ позволил установить достоверное изменение соотношения ранней и поздней древесины только для соснового древостоя, где поглощенная доза достигала 12 Гр. Это может быть объяснено тем, что радиационное воздействие даже при значительных поглощенных дозах, приводящих к аномальному росту древесины и отмиранию значительного количества молодых побегов и хвои, в целом не нарушает ритмики морфогенетических процессов у камбиальных клеток.

Практически на всех экспериментальных участках при поглощенных дозах более 2–3 Гр отмечены нарушения в анатомическом строении древесины. На срезах отчетливо просматривается изменение в строении рядов трахеид, наблюдаются сильные колебания в их размерах, которые у отдельных деревьев достигали 4–6 крат, раздвоение рядов трахеид, зубчатость и искривление сердцевинных лучей. Эти локальные изменения структуры достаточно четко прослеживаются в таком интегральном показателе качества древесины как плотность.

Плотность древесины ранних трахеид – достаточно стабильный показатель в отсутствии значительных внешних воздействий. За период проведенных нами наблюдений (1982–2000 гг.) на фоновых участках колебания ее не превысили 4 %. Радиационное воздействие вызывало уменьшение



плотности ранних трахеид, выявляемое на рентгеновских плотнотграммах годовичного кольца. Практически у всех облученных наблюдалось увеличение средних показателей на 10–15 % в сосновых насаждениях и на 20–25 % в еловых. Прослеживалась определенная связь плотности ранних трахеид с поглощенной дозой. Для сосновых древостоев существенные изменения в плотности ранней древесины фиксировались при поглощенных дозах свыше 2 Гр.

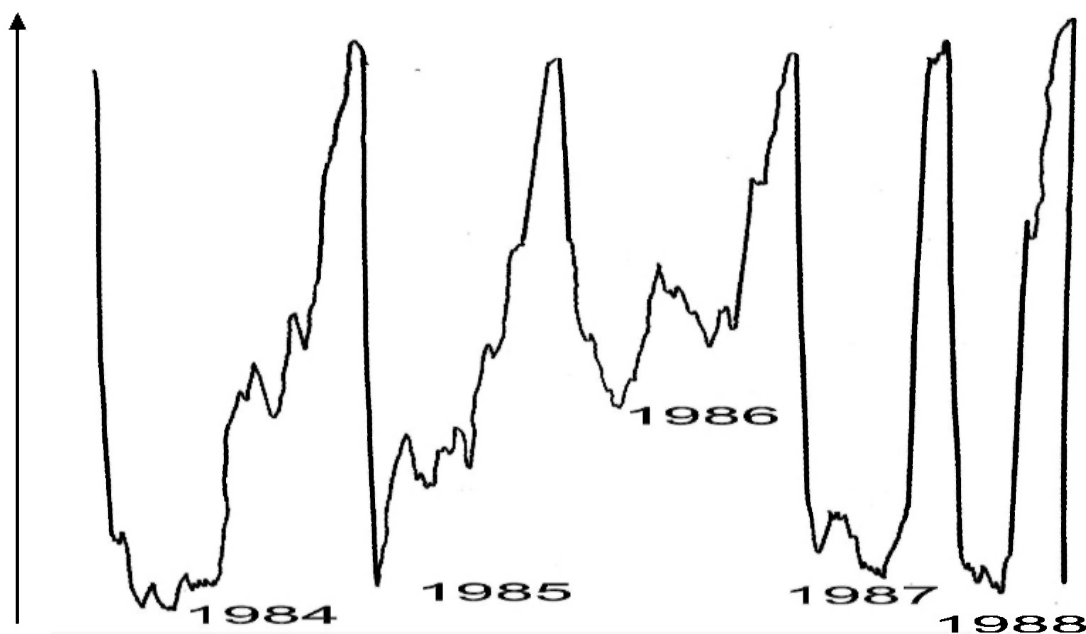


Рисунок 2. Диаграмма плотности древесины в годовичных кольцах ели при поглощенной дозе 2–3 Гр.

Известно, что плотность трахеид обуславливается толщиной клеточных стенок, и выявленное повышение плотности может быть объяснено, в первую очередь, нарушением механизма растяжения клеток, вызванным радиационным воздействием. Судя по полученным результатам, плотность трахеид в зоне ранней древесины, наряду с величиной годовичного прироста, можно рассматривать как возможное последствие радиационного воздействия.

В результате радиационного воздействия произошло изменение структуры поздней древесины, что, прежде всего, проявилось в определенном снижении плотности. При сильном воздействии (поглощенная доза более 20 Гр) снижение плотности древесины было отмечено и на второй год после радиационной аварии, что свидетельствует о глубоких изменениях в деятельности камбия в период формирования поздней древесины.

Вероятнее всего, такое нарушение в деятельности камбия обусловлено не радиационным поражением самого камбия, а значительными изменениями в ассимиляционном аппарате сосны за счет высокого процента поврежденной и погибшей хвои, что подтверждают наши опыты по удалению части хвои у молодых сосен (10–15-летних), проведенные в зоне северной тайги. При этом были получены аналогичные результаты по динамике плотности ранних и поздних трахеид, если удаление хвои проводилось в зимне-весенний период [7].

Радиационные эффекты для сосны, растущей в 30-км зоне, были установлены и в еловых насаждениях. В 1986 г. погодные условия, особенно первой половины вегетационного периода, оказались неблагоприятными для роста ели. В сочетании с повышенной ее радиочувствительностью, это привело к более значительному, по сравнению с сосной, падению прироста уже в год воздействия: прирост по диаметру у нее снизился почти в 2–2,5 раза по отношению к 1985 г. При этом произошли изменения и в плотности древесины (рис. 1). Реакция на радиационное воздействие у ели, несмотря на различную радиочувствительность отдельных деревьев, зафиксирована практически на всех модельных деревьях.

В 1987 г., т. е. на следующий после аварии вегетационный сезон, радиальный прирост у ели практически восстановился до уровня 1985 г. Проведенные исследования показали, что при радиационном воз-

действии, даже при сравнительно небольших поглощенных дозах, происходило снижение прироста древесины по радиусу ствола: у сосны на следующий год после острого облучения, а у ели — уже в год облучения. Радиационное воздействие чернобыльского типа привело к сдвигу процессов формирования годичного кольца, вследствие чего, увеличилась плотность ранней и снизилась плотность поздней древесины, изменился характер перехода от ранней к поздней древесине, увеличилась доля «ложных» колец. При этом реакция на облучение оказалась выше у деревьев, отличающихся повышенной энергией роста.

Репарационные процессы у сосны и ели протекали различно: в еловых древостоях прирост по диаметру восстановился уже в первый поставарийный год, тогда как в сосновых этот процесс растянулся на три-четыре года, а в ряде случаев и более. Выявленные особенности в реакции ели на радиационное воздействие по сравнению с сосной вполне можно объяснить и тем фактом, что поглощенные дозы для ели не превысили 3–4 Гр, поражение ассимиляционного аппарата у ели было значительно слабее, чем у сосны [4].

Пониженная радиочувствительность лиственных пород, в том числе березы и осины, отмечалась многими исследователями и до аварии на ЧАЭС [2]. Полученные нами материалы свидетельствуют о том, что радиационное воздействие в апреле 1986 г. существенно снизило активность камбия у лиственных пород лишь при поглощенных дозах более 40–60 Гр, при этом уменьшилась корреляция дендрорядов в облученных и фоновых древостоях, при сохранении высокого уровня коэффициентов корреляции дендрорядов у облученных древостоев.

В поставарийный период на всех исследуемых участках у березы наблюдалась значительное повышение интенсивности радиального прироста за счет реализации невостробованной энергии роста предыдущего (1986) года. Достаточно наглядным подтверждением этого тезиса послужил введенный нами показатель среднего прироста за 1986–1987 гг. Несмотря на значительные вариации интенсивности радиального прироста в год аварии и последующий, средняя ширина годичного кольца за оба года (аварийный и поставарийный) оказалась близкой к средней ширине годичного кольца доаварийного периода. Следует обратить особое внимание на выявленный факт перераспределения прироста в аварийный и поставарийный годы. Так, при анализе хода роста путем обмеров стволов, уже через 2–3 года после аварии, различия между облученными и фоновыми участками в березняках уже практически не выявляются. В связи с этим, для изучения реакции на облучение в лиственных древостоях необходим обязательный погоди́чный анализ прироста древесины по радиусу ствола.

Таким образом, следует признать стимулирующее действие радиации на березу в течение двух лет после аварии. К 1989 г. эффект этого воздействия становится уже малозначимым в условиях анализируемых нами уровней поглощенных доз. Стимуляция годичного прироста в поставарийный период наблюдалась при дозовых нагрузках более 20–25 Гр.

На пяти экспериментальных участках нами было проведено изучение динамики радиального прироста у осины и ольхи. Радиационное воздействие на участках с поглощенными дозами более 50 Гр выразилось в изменении активности камбия уже в 1986 г. Следует отметить, что определенная доля снижения радиального прироста у этих пород в 1986 г. была обусловлена влиянием климатических факторов, так как аналогичное снижение наблюдалось и на контрольных участках. На отдельных ядрах осины удалось получить достаточно четкие рентгеноплотностиграммы, позволяющие оценить погоди́чную динамику плотности.

Анализ введенного ранее показателя (средний прирост за 1986–1987 гг.) показал, что в определенной мере эффект радиационного облучения заключается в перераспределении накопления древесины по массе (уменьшение в год воздействия и увеличение по сравнению с контролем в последующий год).

Таким образом, радиационное воздействие на лиственные породы (береза, осина, ольха) проявилось в основном в изменении динамики радиального прироста, хотя внешне не было зарегистрировано существенных морфологических изменений (гибели отдельных частей кроны, изменения формы листьев и прочее). Нарушение динамики радиального прироста для перечисленных пород не затронуло общее накопление древесины, суммарный прирост за 3–4 года для контрольных и облученных участков совпадает в пределах статистических колебаний.

При крупномасштабных, радиоактивных загрязнениях территорий одной из основных проблем является оценка мощностей экспозиционных и поглощенных доз, а также организация радиомониторинга в природных и искусственных экосистемах на значительных площадях.

Анализ большого экспериментального материала (около 2000 кернов) по изучению приростов древесины по радиусу ствола у сосны, ели, березы и ольхи черной в районе аварии на ЧАЭС показал, что альтернативным способом физической дозиметрии может явиться эффект специфической реакции долгоживущих растений на радиационное воздействие, проявившееся в изменении динамики процессов формирования годичного кольца.

Обнаруженный нами эффект резкого подавления радиального прироста древесины в год острого облучения и возрастания его интенсивности в последующие два года, лег в основу оригинального способа биологической дозиметрии в лесных биогеоценозах [8]. При этом исходный материал для исследований можно отбирать как непосредственно после аварии, так и через 10, 20, 30 и более лет, учитывая долговременность сохранения годичных колец в стволах деревьев.

Наиболее четко выявленная зависимость проявлялась у березы повислой и ели европейской: у первой при поглощенных дозах от 30–40 Гр и выше, у второй — от 2–3 Гр. Использование в качестве биотеста этих двух пород позволило повысить достоверность предлагаемого метода биологической дозиметрии. Приведены данные по практической реализации разработанного способа биологической дозиметрии в лесных фитоценозах.

Расчет поглощенных доз проводили по следующей формуле:

$$D = \left( \frac{R2/R1}{R2k/R1k} - 1 \right) * C$$

R1 – параметр радиального прироста в год радиационного воздействия на исследуемом участке,

R1k – параметр радиального прироста в год радиационного воздействия на фоновом участке,

R2 – параметр радиального прироста на исследуемом участке в поставарийный год,

R2k – параметр радиального прироста на фоновом участке в поставарийный год,

C – коэффициент соответствия для определенной тест-породы на радиоактивно загрязненных участках, на которых с достаточной степенью точности инструментально была определена поглощенная доза.

В 1994–1995 гг. разработанный нами способ был использован при анализе древесных образцов, отобранных в зоне радиационной аварии в США на АЭС «Три Майл Айленд» в 1979 г.

**Выводы.** Чернобыльская авария оказала значительное воздействие на лесные экосистемы ближней (10-км) зоны от АЭС. Наряду с большими изменениями в размерах листьев и хвои, в строснии побегов и кроны деревьев произошли серьезные перестройки в структуре и динамике прироста древесины.

Наибольшее ингибирующее воздействие на ель обыкновенную, березу повислую, ольху черную и осину оказало острое облучение в год воздействия (1986 г.). У сосны максимальное снижение прироста по диаметру в большинстве случаев наступало в поставарийные годы (1987–1988 гг.).

Подтверждены полученные ранее данные по различной радиочувствительности основных хвойных и лиственных лесообразующих пород. Исследованные нами древесные породы Украинского Полесья по радиочувствительности в условиях масштабной ядерной аварии можно расположить следующим образом: ель > сосна > береза > ольха > осина. Определена пороговая чувствительность исследованных пород: для ели она составляет 1,5–2,5 Гр, для сосны – 5–6 Гр, для березы и ольхи – 10–15 Гр и более. Установлено, что береза и ольха сохраняли жизнедеятельность камбия даже при поглощенных дозах 120–150 Гр, в то время как сосна при этих дозах полностью погибла.

Выявлены особенности динамики восстановительных процессов в поврежденных древостоях. У лиственных пород уже в первый поставарийный сезон вегетации отмечалась значительная стимуляция роста. При этом, чем интенсивнее подавление в 1986 г., тем больше оказалась стимуляция в поставарийный (1987) год. Приросты по радиусу стволов за эти два года совпадали с приростами на фоновых участках.

Облучение ели в дозах 2–3 Гр стимулировало деятельность камбия уже в первый поставарийный год, но суммарный прирост за эти два года оказался ниже, чем в контроле. В сосновых древостоях процесс релаксации радиального прироста растягивался на 2–3 года, в зависимости от степени радиационного повреждения.

На основании полученных экспериментальных данных был разработан оригинальный метод биологической дозиметрии, позволяющий ретроспективно определять поглощенные дозы в лесных биогеоценозах с достаточно высокой степенью достоверности.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Козлов В.А., Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС. Коми научный центр УрО АН СССР. 1990. 136 с.
2. Тихомиров Ф.А., Щеглов А.И. Последствия радиоактивного загрязнения лесов в зоне влияния аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 1997. Т.37. Вып. 4. С. 664–672
3. Ваганов Ю.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Наука, Новосибирск. 1996. 246 с.
4. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические исследования хвойных в районе Чернобыльской катастрофы. М.: ИПЦ «Дизайн. Информация. Картография», 2002. 272 с.
5. Козлов В.А., Филиппов М.М. Радионуклидные методы контроля качества. «Наука-производству». Петрозаводск. 1985. - 42 с.
6. Козубов Г.М., Козлов В.А. Радиобиологические исследования лесов в зоне аварии на ЧАЭС // Чернобыль-96. «Итоги 10 лет работы по ликвидации последствий аварии на ЧАЭС». Зеленый Мыс, 1996. С. 233.
7. Метаболизм сосны в связи с интенсивностью роста. Ин-т леса, Петрозаводск, 1991, 162 с.
8. Козубов Г.М., Козлов В.А., Патов А.И. Способ биологической дозиметрии. Описание изобретения к патенту № 1804631. Бюлл. № 11. 1993.

## PLANT COLD TOLERANCE OF AND BIOELECTROGENESIS

*Krasavina M.S., Prudnikov G.A.*

Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Botanicheskaya St. 35, Moscow, E-mail: krasavina@ippras.ru

Abstract. The brief review of possible involvement of the bioelectric responses in the development of plant tolerance to low temperatures.

## ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ И БИОЭЛЕКТРОГЕНЕЗ

*Красавина М.С., Прудников Г.А.*

Институт физиологии растений РАН, Москва, 127276, Ботаническая ул. 35. E-mail: krasavina@ippras.ru

Для средней полосы России проблема устойчивости растений к низким температурам особенно актуальна. Низкие температуры в зимнее время ограничивают произрастание неустойчивых к холоду растений и нередко приводят к гибели посевов. Воздействие низких температур нарушает многие метаболические процессы в клетках [20]. Изменения функционирования электрон-транспортных дыхательных и фотосинтетических цепей может приводить к нарушению энергетического баланса. Нарушение стабильности ДНК и РНК влияет на процессы транскрипции и трансляции. Кроме того, активируется ряд индуцированных холодом генов, которые кодируют белки переноса липидов, факторы элонгации и трансляции. Охлаждение до низких положительных температур может вызывать обезвоживание тканей через изменение активности аквапоринов в мембранах клеток корня, что приводит к торможению поглощения воды и ее транспорта по растению [19].

Для снижения ингибирующего действия низкотемпературного стресса необходимы быстрое оповещение клеток организма о наступлении стрессовых условий и адаптация к ним, т. е. требуются система восприятия, трансдукции сигнала и его преобразование в ответную реакцию. До сих пор неясно, как клетки воспринимают изменения температуры и трансформируют холодовый сигнал в последующий физиологический ответ [2]. Однако, очевидно, что основная роль в восприятии холодового стресса и последующей передаче сигнала принадлежит плазматической мембране. Снижение температуры влияет на липидный матрикс мембраны, изменяя ее физико-химические свойства и проницаемость [13]. Под действием низких температур происходит увеличение содержания насыщенных жирных кислот в составе липидов мембраны. В результате этого липидный слой мембраны уплотняется

ется, затрудняя функционирование мембранных и связанных с мембраной белков. При отсутствии восстановления текучести мембран происходит фазовый переход из жидкокристаллической фазы в фазу геля, что вызывает практически полное прекращение функционирования растительного организма. Липиды мембран могут быть первой мишенью для действия низких температур. Даже такой отдаленный ответ как экспрессия активируемых холодом генов коррелирует с состоянием мембран – повышение текучести мембран предотвращало активацию этих генов на холоде (см. [19]).

Изменяя текучесть и проводимость мембраны, низкие температуры действуют на активность трансмембранных ионных потоков [8, 9]. Активируются ионные потоки и трансмембранные токи. Главным ионом, поступление которого в клетку активируется практически при всех неблагоприятных условиях, является кальций [1]. Повышение концентрации кальция в цитоплазме – одна из самых первых реакций на охлаждение [8, 9, 20]. Основное количество аккумулирующегося в цитоплазме кальция входит в клетку через плазматическую мембрану. Вход кальция регулируется реорганизацией связанного с мембраной цитоскелета, вызванной повышением жесткости мембраны (см. [19]). Через изменение концентрации кальция низкотемпературный сигнал может передаваться на внутриклеточные сенсоры – кальмодулин, протеинкиназы (CDPK), каскад MAPK. В результате активируется экспрессия факторов транскрипции для целого ряда генов, в том числе определяющих холодоустойчивость растения [8].

Предполагается, что ионные каналы могут выступать в качестве сенсоров изменения температуры, сигнализируя о температурном стрессе изменением проводимости для различных ионов. При охлаждении происходит увеличение проводимости ионных каналов мембран, при возвращении температуры на исходный уровень проводимость мембран восстанавливается.

Среди активируемых холодом каналов важное место принадлежит кальциевым каналам. Было показано, что в плазматической мембране высших растений существует ряд механочувствительных кальций-селективных ионных каналов. Предполагают, что эти каналы могут участвовать в восприятии низкотемпературного стимула [3]. Повышение жесткости липидного матрикса и натяжение мембраны при охлаждении могут оказывать механическое давление на такие каналы, активируя их. Комплекс механочувствительных ионных каналов участвует в индуцированной охлаждением деполяризации плазматической мембраны [8, 9]. Подтверждением этому может служить действие гадолиния, блокатора активируемых деполяризацией механочувствительных кальциевых каналов, на потоки кальция и вызванную низкой температурой деполяризацию [12].

Скорость поступления  $Ca^{2+}$  в цитоплазму и вызываемая кальцием деполяризация зависят от скорости изменения температуры и практически не зависят от абсолютной температуры [16]. Чем выше скорость изменения температуры, тем быстрее происходит увеличение содержания  $Ca^{2+}$  в цитоплазме [1].

Кроме изменения проводимости трансмембранных каналов плазмалеммы, на увеличение концентрации внутриклеточного кальция под воздействием холода влияет его освобождение из внутренних источников [8, 9]. Наиболее вероятным внутриклеточным депо является вакуоль. Предполагают, что на первом этапе происходит резкое увеличение проводимости клеточной мембраны, и за счет этого  $Ca^{2+}$  через ионные каналы поступает в цитоплазму. На втором этапе  $Ca^{2+}$  поступает из вакуоли, еще более деполяризуя мембрану. Существует несколько предположений о механизмах, активирующих выход  $Ca^{2+}$  из вакуоли: 1) прямое действие холода на кальциевые каналы, 2) опосредованная внутриклеточным  $Ca^{2+}$  активация медленных  $Ca^{2+}$ -каналов на вакуолярной мембране, 3) действие  $Ca^{2+}$  на инозитилфосфатный механизм [8].

White [22] рассматривает модель существования на плазматической мембране двух типов  $Ca^{2+}$ -каналов – потенциал-зависимых и потенциал-независимых. Последние функционируют преимущественно в условиях steady state, поддерживая в кооперации с выкачивающей кальций Са-АТФазой кальциевый гомеостаз в клетке. Индуцируемое быстрым охлаждением временное открывание активируемых деполяризацией ДАСС-каналов приводит к входу  $Ca^{2+}$  и деполяризации мембраны, что вызовет потенциал-зависимую активацию других каналов, в том числе хлорных. Выход ионов Cl<sup>-</sup> из клетки вызовет дальнейшее снижение величины мембранного потенциала [21]. Можно предположить участие в стадии деполяризации как анионных каналов R-типа, зависимых от мембранного потенциала, так и медленных анионных каналов, активируемых

входом в цитоплазму  $\text{Ca}^{2+}$ . Изменение температуры оказывает влияние и на калиевые каналы. Резкое снижение температуры приводит к ингибированию потока  $\text{K}^+$  через два типа калиевых каналов – активируемых гиперполяризацией каналов входа  $\text{K}^+$  и активируемых деполяризацией каналов выхода  $\text{K}^+$  [5].

Таким образом, при снижении температуры происходит изменение проводимости ионных каналов плазматической мембраны. Основным ионом, инициирующим деполяризацию, является  $\text{Ca}^{2+}$ . Вход  $\text{Ca}^{2+}$  в клетку может вызывать активацию и анионных каналов, и опосредованно  $\text{K}^+$ -каналов.

Индуктируемые низкими температурами потоки ионов через мембрану неизбежно отразятся на генерируемых клетками электрических потенциалах. На фоне деполяризации плазматической мембраны [8, 16] часто наблюдаются быстрые импульсные изменения мембранного потенциала. Вызванная охлаждением тканей импульсная электрическая активность различается по форме импульсов, условиям генерации и способности к распространению от места охлаждения. Например, в возбудимых тканях стебля растений или таллома печеночных мхов непосредственно при резком охлаждении может генерироваться потенциал действия (ПД) [10, 23, 24], основными свойствами которого являются подчинение закону «все или ничего» и распространение к отдаленным участкам при сохранении своих характеристик. В ряде случаев отмечали развитие так называемых CIPC (cold induced potential changes), которые регистрируются только в месте воздействия холода [11]. Частным случаем таких реакций является генерация не распространяющихся вариационного потенциала (VP) и «измененного потенциала» (VT). Последний генерируется в присутствии ингибиторов анионных и калиевых потоков, поэтому рассматривается авторами как ранняя фаза ПД, в которой проявляются только начальные потоки кальция. Трудно достоверно различить эти формы импульсной активности, поскольку редко они тестируются в работах по всем признакам, характеризующим ПД. Поэтому регистрируемую нами реакцию тканей листа на охлаждение назвали «местной реакцией», подчеркивая лишь ее неспособность распространяться (рис. 1).

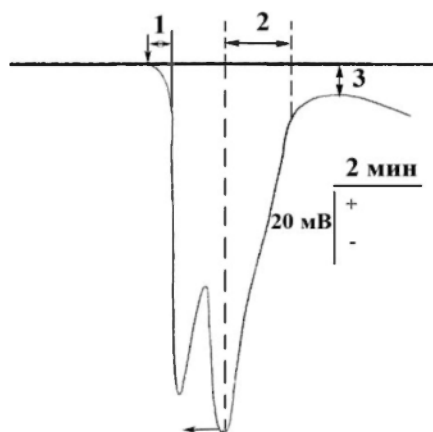


Рисунок 1. Импульсная активность, измеренная экстраклеточными электродами в листе проростков огурца в месте охлаждения до 8–9°C.

Стрелка, направленная вниз, – начало охлаждения, направленная в сторону – прекращение.

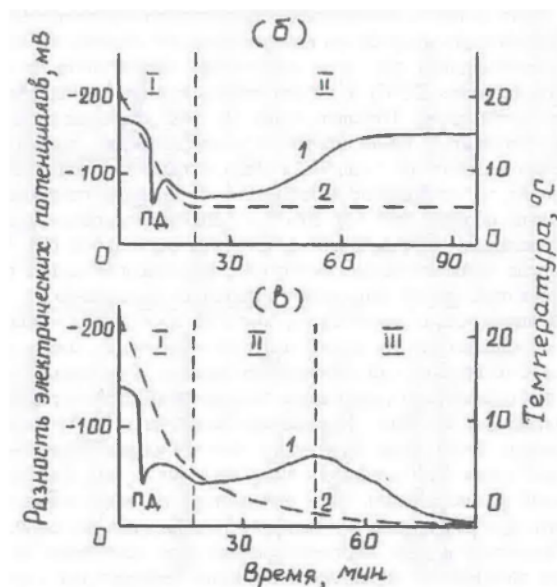
Несмотря на вариабельность формы и характеристик импульсной электрической активности, в ее основе лежат изменения одних и тех же ионных потоков. Начальная деполяризация инициируется аккумуляцией в клетках ионов кальция, основное снижение величины мембранного потенциала (МП) обусловлено выходом из клеток ионов хлора, а стадия последующей реполяризации – выходом ионов калия. В результате мембранный потенциал практически возвращается на исходный уровень [26].

Опритов В.А. и его сотрудники [23–25] подробно рассмотрели этапы развития электрогенеза в гипокотиле проростков тыквы при снижении температуры. Они выделили 3 стадии реакции, которые соответствовали, по их мнению, стадиям универсального адаптационного синдрома Селье. Первая стадия – деполяризация – соответствовала стадии «тревоги», «убегания» от действия стрессорного фактора. На этой стадии ингибируется метаболическая составляющая МП. Возможно, что при более низкой величине МП заторможены и многие другие мембранные процессы, требующие

затраты метаболической энергии. Тем не менее, в это время происходит подготовка к следующему этапу адаптации – на фоне сохранения низкой температуры наблюдается значительная реполяризация, хотя исходного уровня МП не достигает. По-видимому, при реполяризации происходит восстановление многих мембранных процессов – активного транспорта ионов и метаболитов, активности локализованных в мембранах ферментов и др. Новый уровень МП может сохраняться длительное время (часы). Но если температура продолжает падать, наступает фаза «истощения» – МП резко снижается и клетка гибнет (рис. 2).

Рисунок 2. Стадии биоэлектрической реакции стебля тыквы на охлаждение.

Пунктирная линия – изменение температуры, сплошная – электрического потенциала. Вверху – после охлаждения температура поддерживалась на уровне 6°C, внизу – продолжала снижаться (Опритов[23]).



Ингибиторный анализ позволил заключить, что основной причиной изменения МП при действии холода служит изменение активности протонного насоса. По мнению авторов, стадия «ухода» сопряжена с торможением  $H^+$ -АТФазы, определяющей в норме значительную долю величины МП, в результате снижения текучести плазматической мембраны, а стадия реполяризации – с активацией фермента.

Начальная, резкая деполяризация сопровождается генерацией одного или нескольких импульсов. Поскольку авторы регистрировали импульсную активность не только в месте раздражения, но и на расстоянии от него, такие импульсы приняли за распространяющиеся потенциалы действия (ПД). Авторы подчеркивают, что генерация ПД чрезвычайно важна в развитии адаптации к низким температурам – если ПД не генерируются, стадия адаптивной реполяризации не наступает. Предположили, что именно во время ПД происходят процессы, необходимые для реполяризации, и одним из них может быть выход из клетки ионов калия во время генерации ПД и активация ими  $H^+$ -АТФазы на плазматической мембране. Прохождение ПД не только создает условия для протекания адаптационной реполяризации, но и повышает устойчивость к повторному охлаждению и даже к кратковременному промораживанию тканей при  $-2^{\circ}C$ . При последующих снижениях температуры амплитуда изменений МП значительно снижается [27, 28]. Интересно, что в трансгенных растениях, конститутивно экспрессирующих гены СВФ-пути, наблюдали конститутивную экспрессию СВФ-регулона и устойчивость к замерзанию даже без предварительной адаптации при низких положительных температурах [20].

Наличие связи между характеристиками биоэлектрической реакции растений на охлаждение и устойчивостью подтверждается при сравнении ответной реакции двух гибридов огурца – более холодочувствительного гибрида Мазай и менее чувствительного Емеля (рис. 3). У гибрида «Мазай» амплитуда БЭР была значительно больше, чем у гибрида «Емеля». Отличалась также скорость деполяризации: у гибрида «Мазай» она была выше. Таким образом, можно говорить о наличии различий в параметрах БЭР между гибридами огурца, различающимися по чувствительности к охлаждению. Согласно работам других авторов, это предполагает возможность использования биоэлектрической реакции в качестве теста на холодоустойчивость растений [29, 30].



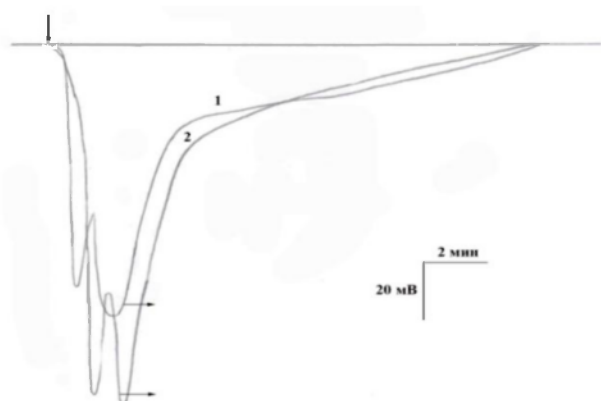


Рисунок 3. Реакция на охлаждение участка листа огурцов гибрида Емеля (1) и Мазай (2).

Сравнение реакции на снижение температуры видов растений, различающихся по устойчивости, также обнаружило отличия. Несмотря на то, что непосредственно при снижении температуры и холодоустойчивые растения арабидопсиса, и чувствительные к холоду растения табака обнаруживали одинаковое повышение цитоплазматической концентрации кальция, повторное воздействие холода выявило различия [8].

Повторное охлаждение через 3 мин. после первого вызывало в обоих растениях меньшее по амплитуде повышение цитоплазматической концентрации кальция. В клетках табака после охлаждения через 30 мин. наблюдалась такая же импульсная аккумуляция  $\text{Ca}^{2+}$ , как и при первом воздействии. Но холодоустойчивые растения арабидопсиса обнаружили явление «памяти о предыдущем охлаждении» – амплитуда изменения концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  в клетках сохранялась сниженной. Следовательно, чувствительный к холоду табак был менее способен удерживать информацию.

Таким образом, изменение ионных потоков, формирующих биоэлектрическую реакцию на действие низких положительных температур, является наиболее ранним ответом, предшествующим адаптационным процессам и, возможно, являющимся пусковым механизмом для них.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Carpaneto A., Ivashikina N., Levchenko V., Krol E., Jeworutzki E., Zhu J.-K., Hedrich R. Cold transiently activates calcium-permeable channels in *Arabidopsis* mesophyll cells // *Plant Physiol.* 2007. Vol. 143. P. 487–494.
2. Clapham D.E. TRP channels as cellular sensors // *Nature.* 2003. Vol. 426. P. 517–24.
3. Ding J.P., Pickard B.G. Modulation of mechanosensitive calcium-selective cation channels by temperature // *Plant J.* 1993. Vol. 3. P. 713–720.
4. Guy C.L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1990. Vol. 41. P. 187–223.
5. Ilan N., Moran N., Schwartz A. The role of potassium channels in the temperature control of stomatal aperture // *Plant Physiol.* 1995. Vol. 108. P. 1161–1170.
6. Ito Y., Katsura K., Maruyama K., Taji T., Kobayashi M., Seki M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Functional analysis of rice DREB1/CBF-type transcription factors involved in cold-responsive gene expression in transgenic rice // *Plant Cell Physiol.* 2006. Vol. 47. P. 141–153.
7. Jennings P., Saltveit M.E. Temperature and chemical shocks induce chilling tolerance in germinating *Cucumis sativus* (cv. Poinsett 76) seeds // *Physiol. Plant.* 1994. Vol. 91. P. 703–707.
8. Knight H., Trewavas A.J., Knight M.R. Cold calcium signaling in *Arabidopsis* involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation // *Plant Cell.* 1996. Vol. 8. P. 489–503.
9. Knight M.R. Signal transduction leading to low-temperature tolerance in *Arabidopsis thaliana* // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B 2002. Vol. 357. P. 871–875.
10. Krol E., Dziubinska H., Trebacz K. Low-temperature induced transmembrane potential changes in the liverwort *Conocephalum conicum* // *Plant Cell Physiol.* 2003. Vol. 44. P. 527–533
11. Krol E., Dziubinska H., Trebacz K. Low-temperature-induced transmembrane potential changes in mesophyll cells of *Arabidopsis thaliana*, *Helianthus annuus* and *Vicia faba* // *Physiol. Plant.* 2004. Vol. 120. P. 265–270.
12. Krol E., Trebacz K. Calcium-dependent voltage transients evoked by illumination in the liverwort *Conocephalum conicum* // *Plant Cell Physiol.* 1999. Vol. 40. P. 17–24.

13. *Minorsky P.V., Spanswick R.M.* Electrophysiological evidence for a role for calcium in temperature sensing by roots of cucumber seedlings // *Plant Cell Environ.* 1989. Vol. 12. P. 137–143.
14. *Murata N., Los D.A.* Membrane fluidity and temperature perception // *Plant Physiol.* 1997. Vol. 115. P. 875–879.
15. *Penfield S.* Temperature perception and signal transduction in plants // *New Phytol.* 2008. Vol. 179. P. 615–628.
16. *Plieth C., Hansen U.P., Knight II., Knight M.R.* Temperature sensing by plants: the primary characteristics of signal perception and calcium response // *Plant J.* 1999. Vol. 18. P. 491–497.
17. *Provart N.J., Gil P., Chen W., Han B., Chang H.-S., Wang X., Zhu T.* Gene expression phenotypes of *Arabidopsis* associated with sensitivity to low temperatures // *Plant Physiol.* 2003. Vol. 132. P. 893–906.
18. *Pyatygin S.S., Opritov V.A., Khudyakhov V.A.* Subthreshold changes in excitable membranes of *Cucurbita pepo* L. stem cells during cooling-induced action potential generation // *Planta.* 1992. Vol. 186. P. 161–165.
19. *Smallwood M., Bowles D.J.* Plants in a cold climate // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 2002. Vol. 357. P. 831–847.
20. *Thomashow M.F.* So what's new in the field of plant cold acclimation? Lots! // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 125. P. 89–93.
21. *Trebacz K., Tarnecki R., Zawadzki T.* The effect of ion channel inhibitors and factors modifying metabolism on the excitability of the liverwort *Conocephalum conicum* // *Physiol. Plant.* 1989. Vol. 75. P. 24–30.
22. *White P.J.* Depolarization-activated calcium channels shape the calcium signatures induced by low-temperature stress // *New Phytol.* 2009. Vol. 183. P. 6–8.
23. *Опритов В.А.* Функциональные аспекты биоэлектrogenеза у высших растений. LIX Тимирязевское чтение. Н.Новгород: Изд-во Нижегородского университета. 1998. 45с.
24. *Опритов В.А., Пятыгин С.С., Ретивин В.Г.* Биоэлектrogenез у высших растений. М.: Наука. 1991. 216 с.
25. *Опритов В.А., Пятыгин С.С., Худяков В.А.* О роли структурных перестроек липидов возбудимых мембран в генерации потенциалов действия высшими растениями при умеренном охлаждении // *Биофизика.* 1984. Т. 29. С. 415–418.
26. *Ирудников Г.А., Паничкин Л.А., Красавина М.С.* Влияние блокаторов ионных каналов и Н<sup>+</sup>-АТФазы на генерацию местной электрической реакции в листе огурца // *Физиология растений.* 2010. Т. 57. С.925–934.
27. *Ретивин В.Г., Опритов В.А., Феодулина С.В.* Преадаптация тканей стебля *Cucurbita pepo* L. к повреждающему действию низких температур, индуцированная потенциалом действия // *Физиология растений.* 1997. Т. 44. С. 499–510.
28. *Ретивин В.Г., Опритов В.А.* К оценке холодоустойчивости высших растений на основе электрофизиологического анализа их возбудимости // *Физиология растений.* 1992. Т. 39. С. 1224–1231.
29. *Черницкий М.Ю., Паничкин Л.А.* Диагностика холодоустойчивости огурца по биоэлектрическим потенциалам. 1. Разработка диагностического показателя // *Физиология растений.* 1994. Т. 41. С. 386–389.
30. *Черницкий М.Ю., Паничкин Л.А.* Диагностика холодоустойчивости огурца по биоэлектрическим потенциалам. 2. Оценка сортовых различий // *Физиология растений.* 1994. Т. 41. С. 390–394.

## STATUS OF EXPERIMENTAL PULPWOOD PLANTATION OF *NORWAY SPRUCE* IN KARELIA

*Laur N.V.*

Petrozavodsk State University, E-mail: laur@psu.karelia.ru

Abstract. The history and methodology of organization plantation of pulpwood *Norway spruce* in Pudozh region of Karelia are discussed.

## СОСТОЯНИЕ ОПЫТНОЙ БАЛАНСОВОЙ ПЛАНТАЦИИ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В КАРЕЛИИ

*Лаур Н.В.*

Петрозаводский государственный университет, E-mail: laur@psu.karelia.ru

Одной из основных задач, стоящих перед лесным хозяйством России, является повышение продуктивности существующих и вновь создаваемых лесов и обеспечение лесопильной и целлюлозно-бумажной промышленности страны сырьем. Одним из возможных решений этой задачи

можно считать создание специальных балансовых плантаций. Практически во всех странах мира, имеющих лесную промышленность и ЦБК, созданы или создаются балансовые плантации с коротким оборотом рубки. В южных странах в основном выращивают быстрорастущие лиственные породы. Самыми продуктивными лиственными породами для плантационного выращивания являются эвкалипт, тополь и осина. В странах, имеющих хвойные леса, в основном выращивают ель, сосны (обыкновенная, скрученная, лучистая, южная), пихты и лиственницы. Лидерами плантационного выращивания древесины являются Китай, Бразилия, Индия, Австралия, США, Финляндия, Швеция, Норвегия, несколько меньше заложено плантаций в Испании, Франции и других странах. Разработанные методы эффективной обработки почв, искусственного стимулирования микробиологических и биоэнергетических процессов, семеноводства, ускоренного выращивания саженцев позволяют добиться значительного эффекта. Сроки выращивания деловой древесины сокращаются в три – четыре раза, активно используются достижения генной инженерии.

В России плантационное выращивание древесины слабо развито, но определенный опыт в этом направлении все же имеется. Данная статья посвящена состоянию плантации ели европейской, заложеной в Карелии в 80-х годах прошлого века.

В Карелии имеется два таких гиганта, как Кондопожский (сульфитная варка ели) и Сегежский (сульфатная варка сосны) ЦБК. В настоящее время лесная промышленность республики еще способна обеспечить их сырьем, но часть поставок идет за счет привозной древесины. Со временем вопрос обеспечения ЦБК сырьем будет еще актуальнее.

В 1984 г. в республике была сделана попытка заложить опытную балансовую плантацию ели в Пудожском лесхозе – для обеспечения сырьем Кондопожского ЦБК. Разработчик проекта – Карельский филиал института «Союзгипролесхоз», куратор – Институт леса бывшего Карельского филиала АН СССР. Проектная площадь плантации (из двух участков) составила 66,3 га, в т. ч. продуцирующая – 57,8 га. В качестве посадочного материала проектировалось использование отобраных семян или семян 1 сорта, выращенных в питомнике Пудожского лесхоза из местных семян. Схема посадки – 2,7 x 3,8 м, шаг посадки – 0,8 м, количество посадочных мест на 1 га – 3,2 тыс. шт. Проект включал полную разработку создания балансовой плантации, комплекса ухода, сметные документы, чертежи, расчет техники, материалов, рабочих дней, капитального строительства. Срок действия проекта – 70 лет (оборот рубки). Проектная стоимость в ценах 1984 г. – 317,86 тыс. руб., стоимость 1 га – 4797,2 руб. (без учета капитального строительства, содержания и технического ремонта проздов).

Балансовая плантация заложена в 1985–1986 гг. на площади 51 га. При создании плантации был нарушен проект:

– использован посадочный материал неизвестного происхождения (паспортных данных в лесхозе нет);

– вспашку почвы не проводили;

– рубки ухода не проводили.

Проектная приживаемость – 80 %, фактическая – 73 %; дополнение и рубки ухода не проводили (первый прием изреживания предусматривали в 9-летнем возрасте).

Средняя высота деревьев в 2009 г. составила всего 2,8 м (варьирует от 0,5 до 8 м), средний диаметр – 2,5 см, (от 1 до 11 см).

При подготовке площади под посадку гумусовый слой был практически снят, деревья растут на бедной песчаной почве, и только около валов рост и развитие ели нормальные (высота до 8 м). Многие деревья отличаются низкорослостью и даже карликовостью, наличием пороков ствола и кроны – чаще это кривизна, двустовольность и многовершинность.

В настоящее время участок культур, создававшийся как балансовая плантация по ускоренному выращиванию ели не соответствует назначению и бесперспективен (рядовые культуры в Пудожском лесхозе более производительны). Он не подлежит реставрации по двум основным причинам: 1) на песчаной почве без гумусового слоя не вырастить производительные словесные культуры; внесение удобрений не только дорого, но и бесполезно; 2) использован посадочный материал неизвестного происхождения (сеянцы привезены из питомника Ленинградской области). Возможно (судя по большому числу медленно растущих и карликовых особей), эти сеянцы были в остатке после выкопки посадочного мате-

риала для лесокультурных работ или отсортированы как нестандартные. Во всяком случае, в питомниках Карелии выращивали достаточное количество хвойных, и не было никакой необходимости использовать, тем более, при создании балансовой плантации, инорайонный посадочный материал. Более того, Пудожский лесхоз славится ельниками, а в лесхозе в годы создания плантации были собственный лесной питомник и достаточное количество аттестованных плюсовых деревьев ели.

Результаты обследования позволили сделать вывод, что для создания балансовых плантаций ели необходимо:

1. Правильно подобрать участок под плантацию в Южнокарельском лесосеменном районе в самом производительном для Карелии типе леса – кисличном. Участок должен быть ровным, без завалунности, в не морозобойном месте.

2. Использовать для посадки сеянцы, выращенные из семян лучших по показателям плюсовых деревьев позднораспускающейся, узкокронной формы (возраст материнских плюсовых деревьев – приспевающий или средневозрастной). Плюсовые деревья должны быть отобраны в кисличном типе леса в своем или смежных лесхозах.

3. Балансовую плантацию лучше закладывать на бывших сельскохозяйственных землях (после лесопатологических обследований), на которых можно действительно провести предлагаемую проектом сплошную вспашку. При закладке плантации на вырубке необходимо провести корчевку, причем с максимальным сохранением гумусового слоя.

4. Возможна частичная корчевка пней или посадка без корчевки, но в этом случае ряды будут кривыми, применение механизмов затруднено, использование дорогостоящего отселектированного посадочного материала неоправданно. Такие посадки, вероятно, можно считать не плантациями, а балансовыми культурами. При недостатке улучшенного посадочного материала, выращенного из семян плюсовых деревьев, в таких культурах можно использовать стандартные сеянцы или саженцы из местных семян лучших ельников – кисличников.

5. Выращивание сеянцев нужно проводить в закрытом грунте. Для посадки необходимо отобрать из выращенных сеянцев самые высокие особи (быстрорастущие) или при недостатке посадочного материала – стандартные.

Лучший вариант – посев 3–4 семян в цилиндр. Из 3–4-х растений нужно оставить одно, лучшее, причем оно должно быть и самым высоким, т. е. быстрорастущим. Необходим комплекс обычных уходов (профилактическая обработка сеянцев, удобрения, закалка).

6. Посадку на балансовой плантации нужно проводить в ямы, под лопату (или в борозду). Размер ямы должен быть достаточным, так как в Карелии лесные почвы бедные, перед посадкой в ямы вносить удобрённый торф, если есть необходимость – известь.

7. Количество потомств плюсовых деревьев, для большей устойчивости, не должно быть менее 15–20 на участок. Если сеянцы промаркировать бирками с номерами материнских плюсовых деревьев, можно проводить контрольные наблюдения (высота, диаметр, пороки) и рекомендовать определенные плюсовые деревья в качестве маточных при создании аналогичных плантаций. В таком случае посадку лучше проводить по рядам (ряд – потомство одного ПД).

8. Схема посадки может несколько отличаться в зависимости от того, высаживают растения в ямы или в борозды. При посадке в ямы шаг посадки может быть в 1 м, в борозду – 0,5 м; расстояние между бороздами – от 2,5 до 3 м. Чем гуще посадка, тем меньше ель будет страдать от весенних заморозков и лучше будет подгон.

9. На балансовой плантации без своевременных уходов невозможно добиться успеха. В первые годы необходимо оберегать ель от заморозков (траву в приствольных кругах или междурядьях не скашивать, а только полоть у стволика). Возможно выращивание «под шубой», т. е. с лиственной порослью в междурядьях (по опыту выращивания ели на Петрозаводской ЛСП). По результатам почвенно-химического анализа нужно регулярно и в необходимом количестве вносить удобрения.

Также необходимо предусмотреть лесопатологические обследования, в т. ч. смежных ельников. При механических уходах в междурядьях опасность представляет повреждение корней и последующее заражение их губкой.

10. Время проведения, количество приемов и процент изреживания при селекционных рубках ухода будут зависеть от ряда факторов (густота посадки, плодородие почв и др.). При рубках в ря-

дах (с первым приемом которых без необходимости не нужно спешить) в первую очередь вырубается больные деревья. Медленнорастущие особи какое-то время могут служить в качестве «шубы» и подгона. Обрезку сухих сучьев необходимо проводить регулярно. При втором и третьем приемах изреживания вырубает отстающие в росте деревья.

11. На балансовую плантацию заводится паспорт.

Перечисленные общие мероприятия – необходимое условие для создания быстрорастущих плантаций. В зависимости от породы, могут быть свои особенности выращивания. Для ели это – проблема весенних заморозков; для сосны – объедание молодых растений лосем (или нужно огораживание); для лиственницы, березы, осины – отсутствие в Карелии интереса к данным породам (в странах Скандинавии успешно создают плантации этих пород). У осины дополнительные трудности представляют отбор триплоидов в качестве плюсовых деревьев, особенности размножения этой породы и проведение гибридизации.

В Карелии имеется опыт плантационного выращивания сосны обыкновенной. На Петрозаводской лесосеменной плантации созданы испытательные культуры этой породы. Посадку проводили, начиная с 1981 г. В качестве посадочного материала использованы 1–2-летние сеянцы, выращенные в теплице базисного питомника. Часть насаждений создана с использованием семян плюсовых деревьев лесхозов Карелии. Схема посадки – 3 x 1 м. В настоящее время состояние культур хорошее.

По аналогии с такими испытательными культурами в республике можно успешно создавать балансовые плантации сосны.

## ADAPTATION OF WINTER RYE PLANTS TO ALUMINUM-ACID STRESS

*Lisitsyn E.M., Tiunova L.N.*

North-East Agricultural Research Institute named after N.V. Rudnitsky  
of Russian Academy of Agricultural Sciences, Kirov, Russia, E-mail: edaphic@mail.ru

Abstract. Influence of aluminum acid stress (high content of  $Al^{3+}$  ions in acid growth media) on dynamics of growth and development of winter rye plants was studied under conditions of green house and field conditions. Clear varietal differences in coordinated increasing of root dry mass and transpiration intensity under stress action were pointed out. Influence of aluminum on leaf apparatus of winter rye plants (leaf dry mass, leaf area, specific leaf area, as well as content of photosynthetic pigments and its distribution between light-harvesting complexes and reaction centers of photosystems) was estimated. Differences in dynamics of change of the parameters for different plant organs (flag leaf, under-flag leaf, and first internode) under aluminum stress was shown. Revealed varietal differences pointed out the possibility of direct breeding of winter rye plants, which have high efficiency of action of photosynthetic apparatus under conditions of Al-acid soils.

## АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ РЖИ К АЛЮМОКИСЛОМУ СТРЕССУ

*Лисицын Е.М., Тиунова Л.Н.*

ГНУ Зональный Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого  
Россельхозакадемии, г. Киров, Россия, E-mail: edaphic@mail.ru

В настоящее время считается, что наиболее хорошо исследованным и доказанным физиологическим механизмом алюмоустойчивости является выделение корнями растений анионов органических кислот [1]. Этот процесс приводит к инактивации ионов алюминия в ризосфере за счет хелатирования. В свою очередь, органические кислоты образуются в ходе работы цикла трикарбоновых кислот, основным поставщиком субстрата для которого является процесс фотосинтеза. С другой стороны, наиболее явным симптомом алюминиевой токсичности является торможение роста корня растений [2]. Отсюда следует, что чем устойчивее растение, тем, во-первых, больше будет величина относительного роста корневой системы, во-вторых, тем большее количество органических кислот будет выделено им в ризосферу. Оба процесса приводят к усилению запроса на фотоассимиляты со стороны корня.

Повышенный запрос на пластические вещества со стороны какого-либо органа или системы может быть удовлетворен несколькими способами. Самые очевидные из них – это усиление фотосинтетической активности и перераспределение потоков ассимилятов. Оба эти способа могут осуществляться как сами по себе, так и одновременно.

Система отношений между производящими и потребляющими органами на разных уровнях структурной иерархии процессов носит название «донорно-акцепторные отношения» (ДАО). Процессы метаболизма в целом растении образуют взаимосогласованную систему ДАО, где донором ассимилятов является процесс фотосинтеза, а акцептором – процессы роста, отложения веществ в запас и другие затраты на жизнедеятельность.

В условиях эдафического стресса, создаваемого ионами трехвалентного алюминия, в первую очередь повреждаются корневые системы растений. Рост корней тормозится, они утолщаются и становятся более короткими. Поэтому оценить степень повреждения корней по их сухой массе достаточно трудно, хотя и возможно. Более рациональным нам кажется использование показателей функциональной активности корневых систем, одной из которых является функция перекачки воды и растворенных в ней элементов минерального питания в надземные органы. Повреждая корневую систему, стрессор приведет к снижению подобной активности.

На примере 6 сортов озимой ржи (*Secale cereale* L.) селекции НИИСХ Северо-Востока в условиях вегетационных опытов нами показано, что к моменту постулированного в литературе завершения адаптации корневых систем к токсическому действию алюминия (5 недель воздействия 1 мМ алюминия в виде сульфата при pH 4,0) развитие корневой системы достигло уровня 80–90 % от контроля. При этом сорт Синтетик к этому моменту имел интенсивность транспирации около 100 % контрольной величины, т. е. восстановил функциональную активность корневой системы. Функциональная активность корней сортов Леда и Рушник на 20–25 % превышала контроль, но при этом нарастание сухой массы корней было репрессировано (около 85 % от контроля). У остальных сортов (Кировская 89, Вятка 2 и Кипрез) функциональная активность корневых систем была сильно подавлена в результате воздействия стрессового фактора.

Только для сорта Синтетик было характерно полное расхождение в динамике накопления сухой массы корней и интенсивности транспирации листьев. У растений сортов Леда и Кировская 89 совпадали направления изменения обоих параметров между 4 и 5 неделями опыта, у сорта Кипрез – между 1 и 2 неделями, у сорта Рушник – между 1 и 3 неделями, и у сорта Вятка 2 – между 2 и 4 неделями. Совпадение динамики изменения сухой массы корневой системы и интенсивности транспирации может указывать на взаимосвязь изучаемых процессов: снижение (увеличение) функциональной активности корневых систем происходит за счет одновременного снижения (увеличения) относительной массы корня.

В целом же, для большинства сортов динамика данных двух процессов скорее обратная, т. е. повышение относительной массы корня сопровождается относительным понижением интенсивности транспирации. В данном случае можно предположить несколько иной характер действия донорно-акцепторной системы: ухудшение работы корневых систем, отражающееся в понижении относительной интенсивности транспирации, приводит к перераспределению фотоассимилятов в сторону корня, способствуют его усиленному росту, что влечет за собой постепенное повышение функциональной активности корневых систем. Но между этими двумя процессами существует временной сдвиг. Другими словами, существует промежуточный элемент системы (метаболический пул ассимилятов), который и приводит к указанному временному сдвигу.

Для накопления массы растений есть только один источник пластических веществ – фотосинтез. Поскольку этот процесс происходит в надземных органах, динамика изменения листового аппарата растений будет отражать, во-первых, степень влияния эдафического стресса на надземную часть растений, а во-вторых, степень согласованности работы всего растительного организма. Повышение запроса на фотоассимиляты со стороны, во-первых, растущих листьев, а во-вторых, корневых систем, испытывающих стрессовое воздействие эдафических факторов, может быть удовлетворено как за счет увеличения ассимилирующей поверхности, так и за счет более эффективной ее работы.

Так же как и в случае с корневыми системами, увеличение массы листьев может происходить за счет увеличения площади листа, утолщения листовой пластинки и одновременного действия обо-

их факторов. Поэтому нами оценивалась динамика и площади, и массы листа, а в виде показателя, отражающего его толщину, была использована поверхностная плотность листа (ППЛ).

У сортов Вятка 2, Кипрез, Леда и Синтетик масса и площадь листьев изменялись практически в одном направлении и в одинаковой степени. При этом у первых двух сортов изменение относительной толщины листьев практически совпадало с динамикой первых двух показателей. У сорта Леда динамика изменения относительной толщины листовой пластинки совпадала с динамикой площади и массы листьев в первую половину опыта, затем направление ее изменения стало противоположным первым двум параметрам. У сорта Синтетик противоположность изменения ППЛ началась чуть раньше – после 2 недель стрессового воздействия. Для сорта Рушник совпадали динамики изменения параметров площади листа, ППЛ и массы листьев, за исключением того, что относительная масса листьев на последней неделе опыта снизилась, а первые два показателя, наоборот, повысились. У сорта Кировская 89 в период между 2 и 4 неделями направление изменения массы и площади листьев не совпадали, и в данном случае параметр ППЛ изменялся параллельно с параметром массы, а не площади листьев. Для сортов Кипрез, Вятка 2 и Леда можно отметить совпадение характера динамики чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) с изменениями листового аппарата. Другими словами, эти три сорта в условиях действия стрессового фактора в большей степени, чем остальные сорта сохранили функциональное состояние своего листового аппарата. Растения сортов Кировская 89 и Рушник показали более тесную связь изменения относительных параметров ЧПФ с массой листьев, чем с их площадью. И, наконец, для растений сорта Синтетик характерна наименьшая степень совпадения динамики изменения физических размеров листовых пластинок и чистой продуктивности фотосинтеза.

Таким образом, растения сортов Кипрез, Вятка 2 и Леда в условиях действия стрессового эдафического фактора (повышенное содержание ионов алюминия при низкой величине рН) более стабильно, чем остальные сорта, поддерживают рост клеток листьев (параллельно изменяя массу и площадь листьев), причем наилучшие совпадения отмечены для сорта Вятка 2. Сорт Кировская 89 отличается наиболее плавной динамикой изменения изученных показателей роста листового аппарата. Сорта Рушник и Синтетик в наибольшей степени из изученных сортов демонстрируют разбалансированность процессов нарастания площади и массы листовых пластинок под воздействием стрессора.

Устойчивость протекания самого процесса фотосинтеза в стрессовых условиях можно косвенно оценить по таким показателям, как содержание фотосинтетических пигментов и их распределение между светособирающими комплексами (ССК) и реакционными центрами фотосистем. Как следует из полученных данных, среди сортов озимой ржи четко выделяется сорт Кировская 89: для него характерно практически полное совпадение динамики содержания фотосинтетических пигментов в единице массы листа при практически постоянном (на уровне контроля) соотношении доли светособирающего комплекса хлоропластов. Постоянство последнего параметра говорит об устойчивости фотосинтетического аппарата к действию стрессора – сохранение его структуры (а, следовательно, и функционирования). Это обеспечивает сбалансированность образования как энергетических соединений, так и пластических веществ для роста и развития растения.

Ближе всего к сорту Кировская 89 по данным параметрам стоит сорт Леда, для которого также характерна синхронность изменения содержания пигментов и почти постоянный уровень доли ССК в фотосистемах 1 и 2, который резко снизился только после четвертой недели опыта. Однако сам характер изменения содержания пигментов скорее носит характер обратный сорту Кировская 89. Если у последнего содержание пигментов к концу опыта значительно превосходило контрольные значения (на 35–50 %), то у сорта Леда уступало контролю (15–25 %). Следующим можно признать сорт Кипрез, для которого также характерна практически постоянная доля пигментов в ССК фотосистем, но при этом к концу опыта содержание *хлорофилла а* превышало контрольные значения, а доля пигментов в ССК снизилась.

Снижение содержания фотосинтетических пигментов в листьях растений сорта Вятка 2 сопровождалось постепенным снижением доли ССК, т. е. растения этого сорта в ответ на стрессовое воздействие перестроили сами фотосинтетический аппарат: увеличили относительную долю реакционных центров, что, вероятно, при снижении содержания хлорофиллов помогает поддерживать энергетические потребности растения.



Сорт Синтетик был единственным, у которого доля пигментов в ССК показывала постепенный рост, и при этом содержание *хлорофилла а* значительно снизилось. Другими словами, недостаток пигментов растения этого сорта, в отличие от сорта Вятка 2, компенсировали увеличением числа светособирающих единиц. То, что собирание энергии света листьями сорта Синтетик шло достаточно эффективно, может свидетельствовать и снижение относительного содержания каротиноидов, играющих роль дополнительных светосборщиков. Однако низкий относительный уровень содержания каротиноидов может иметь негативные последствия, поскольку именно пигментам этой группы принадлежит основная роль в тушении избыточной энергии света, поглощенного листьями растений. Особенно опасным избыточное поглощение света (когда доля светособирающих комплексов повышается, а реакционных центров падает) становится в условиях высоких температур воздуха: устьица листьев закрываются, и отвод тепловой энергии за счет испарения внутрилиственной воды становится невозможным.

Наибольшую разбалансированность изменения относительного содержания пигментов показали растения сорта Рушник. Интересно отметить, что на фоне структурной стабильности хлоропластов (доля ССК практически не отличается от контрольных значений в ходе всего опыта) к концу адаптационного периода относительное содержание пигментов в листьях этого сорта снизилось на 20–25 %.

Поскольку известно, что 80 % урожая зерна обеспечивается за счет работы флагового, подфлагового листьев и верхнего междоузлия, нами были проведены полевые исследования с целью установить степень влияния повышенной кислотности почвы, объясняемой высоким содержанием подвижных ионов алюминия, на накопление фотосинтетических пигментов и на структуру пигментного комплекса этих частей растений озимой ржи. Для этого в ходе вегетационных сезонов 2008–2010 гг. у двенадцати сортов озимой ржи разного эколого-географического происхождения в условиях нейтрального (рН 6,5; следы подвижного алюминия) и кислого (рН 3,8; содержание подвижного алюминия около 16 мг/100 г почвы) почвенных участков Фаленской селекционной станции НИИСХ Северо-Востока в период «колосение – начало цветения» отбирали пробы флаговых, подфлаговых листьев и верхнего междоузлия с двадцати индивидуальных растений каждого сорта на обоих вариантах почвенных фонов.

Полученные данные подтверждают, что пигментный аппарат листьев разных сортов озимой ржи неодинаково реагировал на изменение условий роста корневых систем. При этом нам удалось показать, что изменение фотосинтетического аппарата разных органов одного и того же сорта (разные листья и междоузлие) отличаются как по направлению, так и по величине этих изменений.

Так, содержание *хлорофилла а* повысилось во флаговом листе у 2 сортов, в подфлаговом – у одного сорта, а в междоузлии – у 5 сортов. Если снижение показателя в листьях отмечено для 8 сортов, то в междоузлии – только у 4. При этом только для сортов Леда и Графиня было характерно снижение относительного содержания пигмента во всех исследуемых органах растений. По данному показателю выделился также сорт Сэра 2 – для него отмечено повышение содержания пигмента в подфлаговом листе и в верхнем междоузлии при неизменном содержании во флаговом листе.

Содержание *хлорофилла b* в подфлаговом листе не увеличилось ни у одного из сортов, у 9 сортов оно снизилось и только у 3 сортов (Флора, Сэра 2 и Кипрез) осталось на уровне контроля. Растения сорта Сэра 2 не продемонстрировали изменения содержания пигмента ни в одном из исследованных органов; у растений сортов Графиня и Леда, как и в случае с *хлорофиллом а*, во всех органах содержание пигмента значительно уменьшилось. У сортов Флора и Фарет во флаговом листе отмечено одинаковое по направлению и величине изменение содержания обеих форм хлорофилла, а у сортов Сармат и Кировская 89 повышение содержания *хлорофилла b* шло на фоне снижения содержания *хлорофилла а*. Растения сортов Флора и Кипрез не изменили содержания в подфлаговом листе ни *хлорофилла а*, ни *хлорофилла b*. Для верхнего междоузлия более характерным было повышение содержания пигмента (у половины изученных сортов), еще у 3 сортов оно не изменилось.

В целом для пяти сортов озимой ржи (Леда, Кипрез, Ниоба, Графиня и Фарет) совпадало направление изменения содержания обеих форм хлорофилла во всех исследованных органах; для двух сортов – Фаленская 4 и Кировская 89 изменение содержания пигментов было противоположным также во всех органах. Для остальных сортов совпало только изменение содержания пигментов в подфлаговом листе.

Что касается структурных перестроек фотосинтетического аппарата (распределения пигментов между светособирающими комплексами и реакционными центрами фотосистем), то необходимо отметить, как общую закономерность, сохранение этой структуры (т. е. неизменность под влия-

нием стрессового воздействия) в половине исследованных случаев. Особо выделились сорта Ниоба (не обнаружено достоверных изменений структуры во всех органах) и Графиня (в отличие от первого сорта содержание пигментов в светособирающих комплексах значительно снизилось в обоих исследованных листьях и в междоузлии).

Также стоит отметить тот факт, что для флагового листа и верхнего междоузлия более характерно повышение доли пигментов в светособирающих комплексах, а для подфлагового листа, наоборот, повышение содержания пигментов в реакционных центрах фотосистем. Можно предположить, что стрессовое воздействие в первом случае сильнее нарушает процессы улавливания световой энергии (поэтому растение стремится увеличить число светособирателей), а в случае подфлагового листа сильнее нарушается процесс трансформации световой энергии в высокоэнергетические соединения. Возможно, под влиянием стрессора в исследованных органах растений озимой ржи в разной степени нарушается отток пластических веществ – в подфлаговом листе он замедляется, а в верхнем междоузлии и флаговом листе, наоборот, ускоряется. Поэтому в первом случае для преобразования уловленной энергии необходимы новые реакционные центры (имеющиеся в большей степени блокированы уже созданными пластическими веществами по принципу обратной связи), а во втором случае из-за повышенного оттока для синтеза пластических веществ не хватает исходного материала.

В качестве дополнительных светосборщиков в растении выступают молекулы каротиноидов. Как показывают полученные нами данные, у трети исследованных сортов содержание этих пигментов повысилось в ответ на стрессовое воздействие, а у четверти всех сортов – не изменилось. В остальных 40 % случаев наблюдалось снижение содержания каротиноидов. Растения сорта Ниоба подтверждают сказанное выше о перестройке самого фотосинтетического аппарата растений озимой ржи под влиянием выращивания на алюмокислой почве. У этого сорта не отмечено ни изменений в распределении хлорофиллов между светособирающими комплексами и реакционными центрами, ни изменений содержания каротиноидов в исследованных органах растения. В целом для остальных вариантов опыта можно сказать, что в случае флагового листа и верхнего междоузлия у 66 % сортов изменения доли хлорофиллов в светособирающем комплексе совпадает по направлению с изменением содержания каротиноидов, тогда как для подфлагового листа, наоборот, у 66 % сортов эти изменения противоположны по направлению.

#### **Выводы**

1. У всех изученных сортов озимой ржи к концу 5 недели стрессового воздействия развитие корневой системы достигло уровня 80–90 % от контроля. Для большинства сортов повышение относительной массы корня сопровождается относительным понижением интенсивности транспирации. Вероятно, между этими двумя процессами существует промежуточный элемент системы донорно-акцепторных связей (метаболический пул ассимилятов), который и приводит к указанному временному сдвигу.

2. Изменения физических параметров листовых пластинок (площади, массы и поверхностной плотности) под влиянием алюминия носит сортоспецифический характер.

3. Для сортов Кипрез, Вятка 2 и Леда отмечено совпадение характера динамики чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) с изменениями массы и площади листьев: эти три сорта в условиях действия стрессового фактора в большей степени, чем остальные сорта сохранили функциональное состояние своего листового аппарата. Растения сортов Кировская 89 и Рушник показали более тесную связь изменения ЧПФ с массой листьев, чем с их площадью. Для растений сорта Синтетик характерна наименьшая степень совпадения динамики изменения физических размеров листовых пластинок и чистой продуктивности фотосинтеза.

4. Структурно-функциональная перестройка пигментного аппарата листьев имела сортоспецифический характер и не имела тесной связи с уровнем алюмоустойчивости корневых систем.

5. Характер изменений фотосинтетического аппарата разных органов одного и того же сорта (разные листья и междоузлие) отличается как по направлению, так и по величине. Содержание *хлорофилла a* повысилось во флаговом листе у 2 сортов, в подфлаговом – у одного сорта, а в междоузлии – у 5 сортов. Если снижение показателя в листьях отмечено для 8 сортов, то в междоузлии – только у 4. Содержание *хлорофилла b* в подфлаговом листе не увеличилось ни у одного из сортов, у 9 сортов оно снизилось и только у 3 сортов осталось на уровне контроля. В целом для пяти сортов озимой ржи (Леда, Кипрез, Ниоба, Графиня и Фарет) совпадало направление изменения содержания

обоих форм хлорофилла во всех исследованных органах, для двух сортов (Фаленская 4 и Кировская 89) изменение содержания пигментов было противоположным также во всех органах. Для остальных сортов совпало только изменение содержания пигментов в подфлаговом листе.

6. Необходимо отметить как общую закономерность сохранения структуры фотосистем хлоропластов (т. е. неизменность под влиянием стрессового воздействия распределения пигментов между светособирающими комплексами и реакционными центрами) в половине исследованных случаев. Особо выделились сорта Ниоба (не обнаружено достоверных изменений структуры во всех органах) и Графиня (в отличие от первого сорта содержание пигментов в светособирающих комплексах значительно снизилось в обоих исследованных листьях и в междоузлии). Для флагового листа и верхнего междоузлия более характерно повышение доли пигментов в светособирающих комплексах, а для подфлагового листа, наоборот, повышение содержания пигментов в реакционных центрах фотосистем.

7. У трети исследованных сортов озимой ржи содержание каротиноидов повысилось в ответ на стрессовое воздействие, а у четверти всех сортов не изменилось. В остальных 40 % случаев наблюдалось снижение содержания каротиноидов. В целом для флагового листа и верхнего междоузлия у 66 % сортов изменения доли хлорофиллов в светособирающем комплексе совпадают по направлению с изменением содержания каротиноидов, тогда как для подфлагового листа, наоборот, у 66 % сортов эти изменения противоположны по направлению.

8. Показанные различия говорят о возможности направленной селекции озимой ржи на повышение эффективности работы фотосинтетического аппарата в условиях почвенных стрессов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Hoekenga O.A., Maron L.G., Piñeros M.A., Cançado G.M. A., Shaff J., Kobayashi Y., Ryan P.R., Dong Bei, Delhaize E., Sasaki T., Matsumoto H., Yamamoto Y., Koyama H., Kochian L.V. *AtALMT1*, which encodes a malate transporter, is identified as one of several genes critical for aluminum tolerance in Arabidopsis // PNAS. 2006. Vol. 103(25). P. 9738–9743.
2. Kochian, L.V. Cellular Mechanisms of Aluminum Toxicity and Resistance in Plants // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1995. Vol. 46. P. 237–260

#### CONDITIONS OF FORMATION OF THE WOOD FALSE RINGS IN TRANSCAUCASIA

*Lobzhanidze E.D.<sup>1</sup>, Chkoidze M.S.<sup>1</sup>, Lobzhanidze V.E.<sup>1</sup>, Tsertsvadze D.K.<sup>2</sup>, Gabunia M.D.<sup>3</sup>*

<sup>1</sup> V. Gulisashvili Institute of Forestry, Tbilisi, Georgia. E-mail: <nqurage@yahoo.com>

<sup>2</sup> G. Peradze University of Tbilisi, Tbilisi, Georgia.

<sup>3</sup> Kutaisi State University, Kutaisi, Georgia.

Abstract. It has been ascertained, that formation of the wood false rings is a frequent phenomenon in Transcaucasia. They may be formed in any period of the year. However, this phenomenon is more often observed in the second half of summer and autumn. False rings are more often formed in the branches, then in the stems. The definite period should exist between the first and second foliation for formation the false rings.

#### УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ЛОЖНЫХ КОЛЕЦ ДРЕВЕСИНЫ В ЗАКАВКАЗЬЕ

*Лобзанидзе Э.Д.<sup>1</sup>, Чкюидзе М.С.<sup>1</sup>, Лобзанидзе В.Э.<sup>1</sup>, Церцвадзе Д.К.<sup>2</sup>, Габуния М.Д.<sup>3</sup>*

<sup>1</sup> Институт леса им. В.З. Гулисашвили, Тбилиси, Грузия. E-mail: <nqurage@yahoo.com>

<sup>2</sup> Тбилисский университет им. Г.Перадзе, Тбилиси, Грузия

<sup>3</sup> Кутаисский Гос. Университет им. А. Церетели, Кутаиси, Грузия

У древесных растений умеренного пояса, где существует резкое климатическое различие между зимой и летом, вследствие наличия годовой периодичности деятельности камбия, образованный им вегетационный прирост древесины носит явные признаки годичных слоев.

В условиях тропического климата, где на протяжении круглого года температурные условия почти одинаковы, камбий не переходит в состояние покоя, поэтому в стволах и ветвях тропических деревьев не образуются годичные кольца древесины.

В условиях умеренного пояса, как правило, один годичный слой соответствует одному году, что и лежит в основе определения возраста деревьев. Однако под воздействием факторов среды формируются и так называемые ложные кольца древесины, которые вводят нас в заблуждение при определении возраста деревьев.

Ритм деятельности камбия соответствует смене климатических условий. В засушливые годы летом при раннем израсходовании почвенной влаги, деятельность камбия рано прекращается, и завершается формирование годичных колец. Потепление климата и увеличение почвенной влаги в осенний период вызывают развитие новой верхушечной почки и массы новых листьев. В результате повторного побегообразования наблюдается формирование двух и более ложных колец древесины [1, 2, 5, 6.]

Проведенные нами многолетние анатомические исследования камбиальной активности позволяют сделать вывод, что в условиях Закавказья ложные кольца древесины могут образовываться в любой период года, однако чаще всего это наблюдается во второй половине лета и осенью, а позже, накануне зимы, даже при более благоприятных климатических условиях, камбий функционирует редко [3, 4].

У многих древесных растений в Грузии почти ежегодно развиваются ложные кольца древесины. К таким растениям относятся: *Cedrus deodara* Loud., *Cryptomeria japonica* L., *Cupressus sempervirens* L., *Laurocerasus officinalis* Roem., *Magnolia denudata* Desr. и др.

В молодых органах растений, в ветках, ложные кольца древесины образуются более часто, чем в стволах. За один вегетационный период в ветках часто развиваются 2–3 ложных кольца, тогда как в стволах этих пород формируется одно нормальное кольцо [4].

Приведем несколько примеров. На черноморском побережье Аджарии с влажно-субтропическим климатом, в Батумском приморском парке в январе, при средней температуре воздуха +7,6°, было зафиксировано повторное, зимнее облиствление у буддлеи Давида (*Buddleia Davidi* Franh.), акации серебристой (*Acacia dealbata* Link.) и жимолости Грузинской (*Lonicera iberica* M.). Повторный прирост по высоте у веток жимолости Грузинской в этот период составлял 0,6 м. Это было вызвано потеплением и влажностью почвы (по данным метеорологической станции Батумского ботанического сада, в ноябре этого года средняя температура воздуха составляла +14,0°, и количество осадков – 360,5 мм, а в декабре – +11° и 258,1 мм). Такие, подобные весне, благоприятные условия для роста, так сказать «выманили», некоторые растения начать вегетацию в зимнее время. Анатомический анализ веток этих растений показал реактивацию камбия и формирование ложных колец древесины. С ухудшением погоды в феврале и марте деятельность камбия прекратилась.

В Абхазии, в окрестностях старой Гагры, климат которой также является влажно-субтропическим (среднегодовая температура воздуха составляет 15,2°, а годовая сумма осадков – 1271 мм), в декабре было отмечено повторное побегообразование у пятнадцати экземпляров Колхидского дуба Гартвиса (*Quercus hartwissiana* Stev.). Аналогичный факт повторного облиствления дуба Грузинского (*Quercus iberica* Stev.) в зимний период наблюдался в Восточной Грузии (Кварельский лесхоз).

Анатомический анализ веток этих дубов показал, что в декабре камбий этих растений активно функционировал, в результате чего в ветках сформировались узкие ложные кольца древесины, однако этот процесс не распространился в стволах (1,3 м) этих деревьев (рис. 1).

В окрестностях г. Тбилиси в начале ноября также отмечалось повторное цветение и облиствление сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.), жасмина Кавказского (*Philadelphus caucasicus* Kochne) и сосны эльдарской (*Pinus eldarica* Medw.). Это было также вызвано тем, что после засушливых августа и сентября настал теплый октябрь со значительными осадками. В ветках сирени образовались ложные кольца древесины на протяжении 30–35 см от новой верхушечной почки, а в ветках Кавказского жасмина появились лишь группы проводящих элементов на расстоянии 10–15 см от терминальной почки (рис. 2).

Образование ложных колец древесины в Закавказье явление частое, однако следует учесть, что повторное облиствление побегов, особенно у рассеяннососудистых пород, не всегда вызывает реактивацию камбия. Так, например, в декабре и январе (1966–1967 гг.) в окрестностях г. Тбилиси наблюдалось повторное цветение и облиствление платана восточного, боярышника, кизила, лещины обыкновенной, яблони и виноградной лозы, но это явление не привело даже к образованию в ветках ранних элементов древесины.

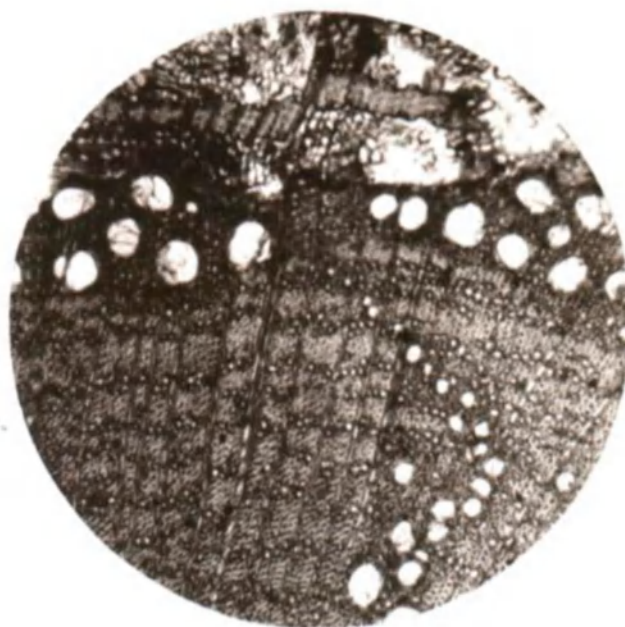


Рисунок 1. Первый этап формирования ложного кольца в начале декабря и развитие кольцеобразующих сосудов в ветках дуба грузинского *Quercus iberia* Stev. из Восточной Грузии. Увел. 90х.

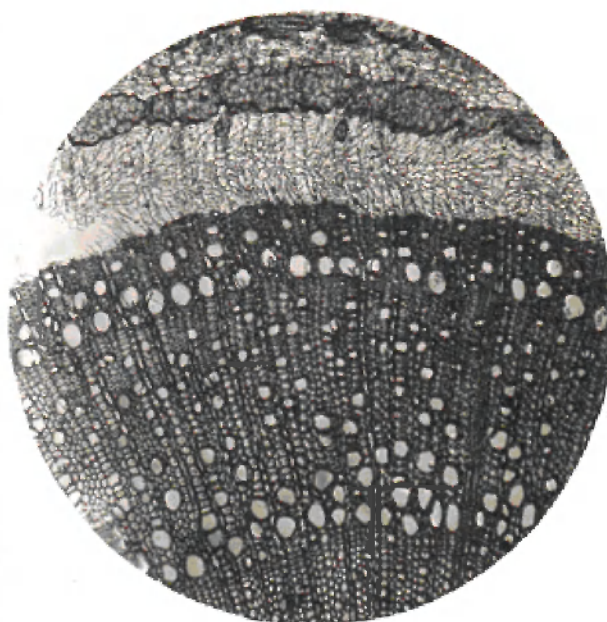


Рисунок 2. Ложное кольцо с дифференцированной ранней и поздней древесиной в ветке сирени обыкновенной *Syringa vulgaris* L., сформированное в ноябре в результате повторного побегообразования. Увел. 90х.

Для формирования ложных колец древесины, между первым и вторым побегообразованиями должен существовать определенный промежуток времени (по нашим материалам не меньше одного месяца), в течение которого хотя бы частично сформируются элементы поздней древесины.

Повторное цветение, облиствление и зимняя реактивация камбия нами наблюдалась также в ноябре-декабре 2010 г. в восточной Грузии (Сигнахи) у некоторых древесных пород (*Juglans regia* L., *Syringa vulgaris* L., *Corylus avellana* L., *Staphylea colchica* Stev., др.).

Ложные кольца древесины легко можно опознать даже макроскопически, так как из-за слабого развития элементов поздней древесины, границы между ложными слоями выражены слабо (рис. 3).



Рисунок 3. Три ложных кольца, сформированные в ветках *Cedrus deodara* Loud. за один вегетационный период (окрестности г. Тбилиси). Увел. 200х.

Следует отметить также, что в течение одного вегетационного периода годовые кольца древесины не только удваиваются, а иногда совершенно не образуются, выпадают. Это наблюдается в лесу у угнетённых деревьев, когда ассимилятов, вырабатываемых слаборазвитой кроной в процессе фотосинтеза, не хватает на прирост древесины в нижней части ствола, и здесь происходит выпадение годового кольца древесины.

Анатомические исследования камбиальной активности у сосны пицундской (*Pinus pithyusa* Stev.) с нормальной и со слаборазвитой кронами, проведённые нами на Пицундском мысу, показали, что у двадцати экземпляров сосны со слаборазвитой кроной в стволе (1,3 м) камбий вовсе не функционировал или же, в редких случаях, образовывал только ранние трахеиды шириной 50–360 мкм. Такие явления необходимо учитывать при проведении дендрохронологических исследований.

Таким образом, в годовых кольцах древесины ярко выражены структурные отклонения от нормального роста под воздействием факторов внешней среды.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Артюшенко З.Т. Взаимодействие точки роста и камбия у иберийского дуба (*Quercus iberica* Stev.) // Интродукция растений. Вып.2. Изд. АН СССР. М. 1952.
2. Грузинская И.А. Зависимость строения годового кольца древесины от развития побегов у дуба // Физиология древесных растений. Изд. АН СССР. М. 1962
3. Лобжанидзе Э.Д. Камбий и формирование годовых колец древесины. Изд. АН ГССР. Тбилиси, 1961. 158 с.
4. Лобжанидзе Э. Д., Габуния М.Д. Экология камбиальной активности и формирования древесины. Изд. «Лампари». Тбилиси, 2008. 512 с.
5. Раскатов П.Б. Прирост годовых побегов сосны как показатель засухи // ДАН СССР. М. 1948. Т. 60. № 7.
6. Ladefogel R. The periodicity of Wood formation // Dansk Biol. 1952. Skr.7. № 3.



## THE RESEARCH OF THE PLANT ECOPHYSIOLOGICAL AFTEREFFECTS: THE HISTORY, THE TERMINOLOGY AND THE PROBLEM CONDITION

*Lykova N.A.*

Agrophysical Research Institute, Grazhdansky Av., 14, St. Petersburg, 195220, Russia.  
tel./fax: 7 (812) 5341900, E-mail: batygin@mail.ru

**Abstract.** Difference in reaction to seeds formation conditions of productivity and adaptive properties performed in vegetation of the offspring plants was revealed. Controlling of hydrothermal conditions of maternal plants growth reduced significantly the risk of obstacles in ecogenetic experiment with annual cereals. Consideration has been given to the details of the influence on the individual phenotype produced by limiting environmental factors such as air temperature, soil humidity and intensity of mineral nutrition of plants. Using certain representatives of the division flowering plants (Angiospermac) as examples, the data are presented, revealing the mechanisms of influence the pre-vegetative environment has on the physiological quality of seeds and quantitative characteristics of plants. The role of pre-vegetative limiting factors in the formation of adaptive response of a genotype to the environment is discussed.

## ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ У РАСТЕНИЙ: ИСТОРИЯ, ТЕРМИНОЛОГИЯ, СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

*Лыкова Н.А.*

ГНУ Агрофизический научно-исследовательский институт Россельхозакадемии,  
195220, РФ, г. Санкт-Петербург, Гражданский пр. 14, тел.7 (812) 5340656, E-mail: batygin@mail.ru

**Актуальность.** Процессы глобализации и экологизации в обществе приводят к формированию новых парадигм природопользования. Одной из таких парадигм является устойчивое развитие. Внедрение биологической коррекции агроэкосистем с использованием достижений микробиологии, биохимии, биофизики имеет своей целью развивать устойчивое земледелие и адаптивное растениеводство, приблизить состояние искусственных биосистем к естественным, избежать негативных влияний деятельности человека на экосистемы. В этих глобальных процессах всё чаще начинают выделяться проблемы последствий (последствий) факторов среды на организм или на популяцию в целом. Последствия некоторых экологических катастроф (например, на Чернобыльской АЭС, на АЭС «Фукусима-1») приобретают мировое значение, оказывают влияние на биологические системы (почвы, флору, фауну) на несколько десятилетий (поколений) вперёд. Проблемы оздоровления территорий (почвы) представляют общепринятые, уже ставшие классическими исследования. Цель этих исследований – мониторинг последствий радиохимического заражения земель, последствия удобрений, ядохимикатов, пестицидов, других поллютантов. В фармакогностических исследованиях изучают последствия (последствия) от применения определённых медицинских препаратов и сильнодействующих веществ.

Последствия определённых факторов среды (температуры, света) на физиолого-биохимические процессы и реакции организма, фотосинтез, жизнеспособность особей в пределах одного поколения исследуются физиологами растений всех уровней организации жизни [7]. В области экофизиологии – экологические последствия, в нашем понимании – экофизиологические последствия среды на рост и развитие растений следующих поколений – представляют чаще область теоретических рассуждений, либо практических рекомендаций, механизмы явления последствий описаны недостаточно [8].

Известно, что формирование фенотипа потомства зависит как от собственного генотипа, так и от фенотипа родительских особей (определённого генотипом и внешней средой материнского поколения). Взаимосвязь и взаимозависимость генотипа и среды (абиотической и биотической) в двух соседних поколениях мы определяем как явление **преонтогенеза** [6], применительно к растениям – явление превегетации [5]. Фенотипические эффекты – это влияния фенотипа (фенотипических изменений) предшественника на фенотип потомства. Если это влияние простирается на несколько поколений – то говорят о длительных модификациях. Фенотипический эффект (модификация) отличается от наследственного (мутации) тем, что не меняет структуру гена, а лишь проявляет его природу. Исследования экофизиологических последствий имеют вековую историю.



**Исторические предпосылки.** В начале XX века в литературе появилось несколько сообщений об исследовании экологических последствий у растений: сообщение Альфреда Эварта 1908 г. о том, что долговечность семян разных видов при хранении их длительное время при комнатной температуре неодинакова; опыты В. Иоганнсена 1909 г., в которых было показано, что индивидуальные различия растений, которые появляются благодаря модифицирующим влияниям среды, не передаются по наследству. Кроме того, это работы по количественной анатомии растений В.Р. Заленского 1904 г. [6].

Исследования, призванные выявить вклад эндогенных и экзогенных факторов в количественные характеристики растений, получили особенное развитие в количественной анатомии и физиологии растений в 20-е годы XX в. Существенный вклад в эти исследования внесли ученые, ботаники-физиологи Петрограда, приглашённые или работавшие под руководством академика Н.И. Вавилова, в том числе выдающийся физиолог В.Р. Заленский (ассистент академика С.Г. Навашина, автора крупнейшего открытия в биологии – двойного оплодотворения). Работу В.Р. Заленского по цитологическому исследованию ржано-пшеничных гибридов в Гос. институте опытной агрономии в Петрограде (ныне ГНУ РФ ВИР им. Н.И.Вавилова) завершила А.В. Дорошенко в 1924 г., впоследствии опубликовавшая в Трудах по прикладной ботанике работы о роли факторов среды, в том числе климатических, в семенном размножении растений (1925, 1928). В тот же период в Трудах... появились работы Г.Д. Карпеченко (1924–1925), Н.А. Максимова (1925), В. Разумова (1929), Н.И. Вавилова (1931) и Е.Н. Синской (1931), имеющие мировую известность [6].

Н.И. Вавилов писал: «происхождение семян одного и того же сорта из различных условий могут дать, при посеве их в новом месте, совершенно различные результаты. Отсюда возможность значительного изменения в фенотипе в последовательной культуре ряда лет... Работы эти являются оригинальными, исключительно ценными по их перспективам и выводам и, несомненно, заслуживают самого серьёзного внимания» (ЦГАНТД СПб, ф. 318, оп. 1, д. 1194, л. 111). Так Н.И. Вавилов отзывался о работе 1937–1938 гг. Т.Я. Зарубайло и И.А. Костюченко, показавших способность зерновок зерновых хлебных злаков в состоянии домолочной, молочной и начале восковой спелости проходить яровизацию на материнском растении (яровизация «на корню») при наличии пониженных температур (0–14°C) и достаточной влажности воздуха. Такие условия всегда имеют место на Крайнем Севере [6].



Рисунок. Влияние факторов среды в 2-х последовательных поколениях на онтогенез.

Таблица. Закономерности эффекта превегетации

Закономерность	Объект, фактор	Ссылка
Универсальность	Asteraceae Brassicaceae Fabaceae Plantaginaceae Poaceae Solanaceae	Белевцев, Макарова, 2003 Reymond, 2006 Sienkiewicz, Chachulski, 2004 Wulff et al., 1994 Гусакова, Лыкова, 2004 Брежнев и др., 1980
Межвидовая изменчивость	<i>Plantago major</i> <i>P. rugelii</i>	Miao, Bazzaz, 1990; Miao et al., 1991
Внутривидовая изменчивость	<i>Arabidopsis thaliana</i> <i>Avena sativa</i> <i>Hordeum vulgare</i> <i>Hydrophyllum appendiculatum</i> <i>Lycopersicon esculentum</i> <i>Oryza sativa</i> <i>Phalaris arundinacea</i> <i>Plantago lanceolata</i> <i>Secale cereale</i> <i>Sorghum bicolor</i> <i>Trifolium repens</i> <i>Triticum aestivum</i> <i>Zea mays</i>	Ihnatovich et al., 2006 Гриценко и др., 1987 Гусакова, Лыкова, 2004 Lome, 1993 Брежнев и др., 1980 Sugawara, Takahashi, 1987 Sahramaa, Hömmö, 2000 Schmitt et al. 1992; Wulff et al. 1994 Санин, 2004 Pedersen, Toy 2001 Деписова, 1996, 1998 Лыкова, 1997б, 1998, 2007 Tang et al., 1999, 2000
Морфологические различия семян	Строение тесты <i>Plantago</i> Алейроновый слой Poaceae	Miao et al., 1991; Пилипов, 1998 Лагтев, 1989; Тарасенко, 2003
Угасание в последующих поколениях	<i>Lolium multiflorum</i> <i>Plantago major</i> <i>T. aestivum</i>	Edwards, Emara, 1970 Miao et al., 1991б Карпова, 2002
Воздействия лимитирующих факторов среды превегетации <sup>а</sup>	Питательный пульс Минеральное питание Почв.-климатич. зона Рельеф Сроки посева Густота посева Температура воздуха Влажность почвы Фотопериод	Miao, Bazzaz, 1990; Miao et al. 1991 Стефанова, 1998 Ремерс, Илли, 1969 Илли, Полномочнов, 2005 Стефанова, 1997 Яблоков, 1990 Ермаков и др., 2001 Лыкова, 2007 Ihnatovich et al., 2006
вегетации <sup>а</sup>	НПК: концентрация и ритм подачи раствора Засуха Температура Фотопериод Срок посева НПК, срок уборки	Miao, Bazzaz, 1990; Miao et al., 1991а; Wulff et al., 1994 Маймистов и др., 1998 Пикифорова, Татьянако, 1984 Reymond, 2006 Сурова, 1987; Стефанова, 1997 Schmitt et al. 1992; Wulff et al. 1994
Сниженное влияние фактора в его последствии	НПК, <i>Plantago lanceolata</i> <i>N. T. aestivum</i>	Wulff et al., 1994 Lykova et al., 2004
Изменение биохимических показателей потомства	<i>T. aestivum</i> : в 2р. → N, P, K <i>H. vulgare</i> : в 2-3р. → белки <i>S. tuberosum</i> : в 6-22р. → крахмал	Лыкова и др., 2008 Лыкова и др., 2007 Лыкова, Хомяков, 2007
Поражение патогенами <sup>а</sup>	Грибная инфекция Бактериальная инфекция	Чулкина и др., 2000 Санин, 2004
Условия хранения плодов и семян <sup>а</sup>	Комнатная температура Ускоренное старение	McBurnie, 2002 Pedersen, Toy 2001
Риск ошибок в количественных испытаниях генотипов	<i>T. aestivum</i> <i>H. vulgare</i>	Лыкова, 2007

Примечание<sup>а</sup> действие фактора усиливает эффект превегетации, <sup>б</sup> изменение уровня минерального питания материнских растений в 2 раза приводит к значимому изменению указанных биохимических характеристик в потомстве

Наследование определённого набора генетических детерминантов цитоплазматических органелл составляет цитоплазматический генетический класс материнских эффектов (**maternal effects**). В литературном обзоре D. Roach и R. Wulff за 1987 г., посвящённом материнским эффектам в растениях, воздействия материнского фенотипа и эндосперма семени отмечены как отдельные классы материнского

влияния наряду с цитоплазматическим наследованием. Участие материнского организма в формировании фенотипа потомства не ограничивается передачей яйцеклетке половинной доли хромосом. Д. Роч и Р. Вульф выделают три класса материнских эффектов: цитоплазматический генетический, ядерный эндоспермный и материнский фенотипический, определённый в 1994 г. как воздействия материнского генотипа и материнской среды (от англ. «**the effects of maternal genotype and environment**»).

Касательно предмета обсуждения, в англоязычной литературе используют также разнообразную описательную терминологию: *aftereffects* – последствия, последствия, *preharvest factors – weather conditions during seed ripening and harvesting* – факторы предуборочного периода – погодные условия во время созревания и уборки урожая, *environmental conditions during grain-fill* – условия формирования семян, *seed formation phase – maturation phase* – фаза образования, формирования семян – фаза созревания, «*postharvest*» biology (США, Новая Зеландия и др.) – «постуборочная» биология, *pre-dispersal hazards* – помехи (риски) пре-диссеминации, вызванные до момента распространения созревших семян, включающие, в том числе, формирование плодов и семян, неполное опыление, недоразвитие семязачатка, ограниченные запасы питательных веществ (*resource limitation*), уничтожение вредителями. *Pre-dispersal resource limitation hazards* – риски формирования разнокачественных семян под воздействием лимитирующих факторов среды в пре-диссеминационный период – предмет нашего поиска и углублённого исследования на протяжении 20 лет. Кроме того, существуют термины «*post-effect*» и «*pre-post effect*» от англ. *postponing* (откладывать) и *prevent* (предупреждать), которые, однако, активно используются в микробиологии, физиологии, медицине и социологии.

Исследования приспособительных реакций растений при пересеве их из одной (родной) среды в другую (чужую) имеет определённую селекционную, генетическую и эволюционную ценность [3].

Нами обобщены литературные данные об исследованиях экологических последствий, или эффекта превегетации (рис., табл.). Трудно выделить главенствующий фактор превегетации. Любой из факторов может стать ведущим. Для обнаружения эффекта превегетации требуется определённое сочетание условий среды в течение вегетационного периода. Это могут быть низкая или избыточная влажность почвы, низкая температура, место репродукции, недостаточность минерального питания. Степень проявления эффектов превегетации зависит от генотипа. Воздействия экологических условий формирования растений на рост и развитие растений следующего поколения определяются: 1) наличием лимфактора во время превегетации; 2) часто наличием лимфактора во время вегетации; 3) видоспецифичностью; 4) внутривидовым разнообразием (или разным ответом в разных популяциях); 5) изменением (уменьшением или увеличением) значений количественных признаков в среднем в 1,5–1,7 раза относительно контрольного генотипа и/или среды.

Эффекту превегетации подвержены динамика онтогенеза, интенсивность ростовых процессов, в том числе фотосинтетических, количественные показатели продуктивности, резистентность к температуре, онтогенетическая адаптивность. За счёт среды превегетации у некоторых генотипов может произойти изменение процесса роста метамерных органов растения во время вегетации, изменение содержания пигментов, протеинов в растущих органах, количества побегов кущения, снижение/увеличение продуктивности растений [6].

Эффект превегетации может быть обнаружен не только у собственно семян цветковых растений, но также у односемянных (часто нескрывающихся) плодов с апокарпным гинсцем: зерновки (*Poaceae*), односемянного боба (*Fabaceae*), одноорешка, а также нескрывающихся и нескрывающихся плодов с ценокарпным гинсцем, таких как односемянная коробочка (*Scrophulariaceae*), семянка, орех, сухая костянка, ореховидный стручок [4]. Кроме того, предполагается, что эффект превегетации может распространяться также на мерикарпии, односемянные замкнутые фрагменты распадающихся плодов, соответствующие одному плодолисту. Такие плоды выполняют защитную функцию не только в период созревания семян, но и диссеминации вплоть до прорастания семян. У большинства видов злаков зерновка опадает вместе с окружающими её цветковыми, а иногда и колосковыми чешуями и прилегающим участком оси колоска. Защитную роль в жизни растений следующего поколения, кроме плода и сохранённых и видоизменённых при плодах внесцветковых органов, формирующихся из материнской ткани, могут играть также остающиеся при плодах части цветка и соцветия. У некоторых плодов околоцветник засыхает (например, у клевера), но сохраняется при плодах и опадает вместе с ними, создавая дополнительную за-

шиту для семян. Внешне морфологическое многообразие плодов и семян обусловлено изменчивостью таких количественных признаков, как размеры, форма, окраска, характер поверхности и т. п. Однако морфологические признаки, характеризующие видовое разнообразие, остаются довольно устойчивыми в развитии растений многих поколений.

Возможно, эффект превегетации имеет чаще физиологическую (ферментативную) основу, так называемый **эффект массы** [2]. С другой стороны, углубленный поиск экологогенетических механизмов возникновения нестандартных модификаций у растений определенного генотипа (популяции) при развитии потомства показал, что для такой популяции характерны делеции в некоторых хромосомах, определяющие возникновение морфозов лишь в определенных условиях среды [9]. Такие постэффекты без применения современного генетического количественного анализа могут быть приняты за эффект превегетации, т. е. за фенотипический эффект. Проводятся исследования эпигенетической регуляции активации процессов во время прорастания семян [1]. Показано, что эндогенные факторы роста растений могут сильно изменить внешний вид и биохимические характеристики формирующихся семян, что приводит к их морфофизиологической разнокачественности. Теория экофизиологических и экогенетических механизмов эффекта превегетации требует доработки на основе новых экспериментальных данных, полученных молекулярно-биологическими методами.

Дальнейшие исследования постэффектов необходимо вести на популяционно-генетическом уровне. В связи с этим исследования экофизиологических последствий, возникающих под воздействием разных факторов физико-химической природы, необходимо было бы дополнить исследованием лимитирующих факторов биологической природы: конкуренции, патогенов.

В количественной биологии необходимо учитывать возможные экологические последствия физико-химической или биологической природы на популяцию растений и исключать подобно-го рода риски из экологогенетических, экологогенетических и популяционных исследований.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алексейчук Г.И., Заворюнова Ю.В., Ламан И.А. Эпигенетическая регуляция активности клеточного цикла при прорастании семян разного физиологического качества // Ботаника (исследования). Вып. XXXIV. Минск: «Право и экономика», 2006. С.33–42.
2. Батыгин П.Ф. Онтогенез высших растений. М.: «Агропромиздат», 1986. 100 с.
3. Животовский Л.А. Приспособленность и популяционный стресс // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 2. С.126–140.
4. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. М.: Наука, 1987. 160с.
5. Лыкова И.А. Адаптивность злаков (Роассас) в связи с условиями превегетации и вегетации // С.-х. биология. 2008. № 1. С. 48–54
6. Лыкова И.А. Эффект превегетации: экологические последствия. СПб.: Наука, 2009. 311 с.
7. Титов А.Ф., Акимова Т.В., Таланова В.В., Толочева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.
8. Fenner M., Thompson K. The ecology of seeds. Cambridge, UK: University Press. 2006. 250 pp.
9. Reymond M. Genetics of Plant Performance // MPIZinside. 2006. 4. P. 3–6

#### ANALYSIS OF HABITUAL FORMS OF NORWAY SPRUCE IN THE TRACT «DUBKI» (STRUNINO, VLADIMIR REG.)

*Makhrova T.G.*

Moscow State Forest University, E-mail: mathilda2604@mail.ru

Abstract. The tract «Dubki» is an artificial community consisting of native species of spruce and oak, and contains a large number of unique forms of Norway spruce in aged over 100 years. Such a diversity of Norway spruce collected in a small area in our country is no longer. Able to identify six forms of eating crown in the form of differing appearance and variously used in the organization of the spatial structure of the plantation. Five of the six identified forms are not described in any dendrological classification, so they cause a great deal of interest.

## АНАЛИЗ ГАБИТУАЛЬНЫХ ФОРМ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В УРОЧИЩЕ ДУБКИ (Г.СТРУНИНО ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛ.)

*Махрова Т.Г.*

Московский Государственный Университет Леса. 141005, Московская обл, г. Мытищи-5,  
ул. 1-я Институтская, д. 1. тел. 8-915-409-51-03, E-mail: mathilda2604@mail.ru

Памятник природы федерального значения «Урочище Дубки» располагается на западной окраине г. Струнино Александровского района Владимирской области, находится в ведении администрации Владимирской области и имеет площадь 55,73 га, в том числе на землях города Струнино – 40,53 га, Александровского лесничества – 15,2 га. Оно занимает плоский водораздел. Микрорельеф выражен слабо; очень неглубокие плоскодонные понижения чередуются здесь с такими же невысокими возвышениями.

Лесной массив представляет собой искусственное сообщество, состоящее из аборигенных видов ели европейской и дуба черешчатого – куртины и одиночные деревья дуба, между ними отдельные деревья ели диаметром до 60 см и более с хорошо развитой низко опущенной кроной. В южной части участка бонитет дуба выше (между вторым и первым), он лучше развит. Здесь быстро возрастает участие ели (бонитет первый). Возраст дуба немногим больше ста лет. Большой разброс диаметров объясняется, вероятно, различиями не в возрасте, а в условиях произрастания. Они же сказываются и на состоянии деревьев. Ель чаще встречается в южной половине участка. Хорошо выраженная в средних ступенях толщины в толстотной структуре группа деревьев говорит о том, что ель примерно одного возраста. Одновременно обращает на себя внимание разнообразие крон одиночно стоящих деревьев ели. У одних она узкая, плотная, у других – рыхлая раскидистая.

История урочища «Дубки» неразрывно связана с именем Асафа Ивановича Баранова, хозяина знаменитой Соколовской мануфактуры, расположенной в г. Струнино. Ткани с ярлыком «Товарищества Соколовской мануфактуры Асафа Баранова» в конце XIX–начале XX века пользовались огромным спросом и неоднократно отмечались наградами на ярмарках и выставках. В 1898 г. по приказу А.И. Баранова в урочище к западу от города, где произрастали дубы (остатки некогда существовавших здесь дубовых лесов), был заложен парк для повседневного кратковременного отдыха рабочих фабрики и жителей города. Судя по композиционным приемам, был создан парк пейзажного стиля. Создатель парка, используя ландшафт и различные формы ели европейской, добился потрясающего результата в садово-парковом искусстве [1, 5, 7].

Фактически парк представляет собой систему полян, чаще всего с солитером в центральной части, при этом солитерное растение может быть расположено по центру поляны или смещено относительно центра. Чаще всего в качестве солитера используется именно ель. Преобладающим типом насаждений в урочище «Дубки» является группа. Группы могут быть как однопородные (только из ели или только из дуба) или смешанные. Шаг посадки практически нигде не нарушается, за исключением единичных случаев – абсолютное большинство елей и дубов в насаждении имеет хорошо развитые кроны.

По всей территории парка встречаются рядовые посадки, которые приурочены к существующим или существовавшим ранее дорожкам. Аллеи практически отсутствуют. Возможно, это связано с нарушением структуры парка из-за многочисленных выпадов деревьев, и некоторые нынешние рядовые посадки когда-то были аллеями. В некоторых случаях искривленные аллеи могут рассматриваться как «коридоры» (переходы) между полянами. В этом случае их состав определяется формовым разнообразием деревьев, окаймляющих две поляны. Эта разновидность насаждений преобладает в центральной части урочища.

Изменчивость формы кроны особой ели европейской, составляющих насаждение урочища «Дубки», исследовалась по следующим признакам: высота дерева, диаметр ствола, длина кроны, диаметр кроны, угол отхождения побегов 1 порядка от ствола.

Окружность ствола деревьев измеряли мерной лентой на высоте груди – 1,3 м; для определения диаметра полученную величину делили на  $\pi$ . При измерении высоты деревьев использовали высотомер ЭВ-1. Диаметр кроны измеряли рулеткой, а расстояние до живого сучка – мерным шес-

том. Диаметр кроны определяли как сумму измерений радиусов кроны с южной и северной сторон. Тип ветвления и угол отхождения ветвей первого порядка от ствола определяли глазомерно.

По данным измерений вычисляли коэффициент  $K$ , характеризующий форму кроны, как отношение протяженности кроны к ее диаметру. Для каждого признака рассчитывали: среднюю арифметическую вариационного ряда  $X_{cp}$ , ошибку средней  $Sx_{cp}$ , дисперсию  $S^2$ , среднее квадратическое отклонение  $\sigma$ , коэффициент вариации  $S\%$ , а также показатель точности опыта  $P\%$ . Оценку коэффициента вариации проводили по шкале уровней изменчивости признака, составленной С.А. Мамасвым. Для оценки достоверности различий вычисляли коэффициент  $td$ , который сравнивали с коэффициентом достоверности Стьюдента, при 5 %-м уровне значимости, равном 1,96 [4].

Таблица 1. Морфологические характеристики форм ели европейской, составляющих урочище «Дубки»

Показатели	Высота, м	Диаметр ствола на высоте 1,3 м, см	Протяженность кроны, м	Диаметр кроны, м	Коэффициент формы кроны	Угол отхождения ветвей I порядка от ствола, °	Тип ветвления
II Ширококоническая-капделябровидная							
$X_{cp}$	18,21	51,74	13,8	6,77	2,82	90,12	щетковидный
$S^2$	4,21	5,96	2,95	1,97	0,98	0,98	
$\sigma$	17,74	35,55	8,72	3,88	0,97	0,97	
$S\%$	23,13	11,52	21,40	29,09	4,91	1,09	
$\pm Sx_{cp}$	0,77	1,09	0,54	0,36	0,18	0,18	
$P, \%$	4,23	2,11	3,91	4,32	4,38	0,20	
Яйцевидно-капделябровидная							
$X_{cp}$	20,6	51,84	15,96	5,08	4,12	90,63	щетковидный
$S^2$	43,81	119,68	12,26	1,45	1,45	0,15	
$\sigma$	6,62	10,94	3,50	1,20	1,20	0,38	
$S\%$	32,13	21,10	21,93	23,69	9,21	0,42	
$\pm Sx_{cp}$	1,21	2,0	0,64	0,22	0,22	0,07	
$P, \%$	4,87	3,86	4,01	4,33	4,34	0,08	
Крестообразная							
$X_{cp}$	21,33	57,11	17,29	7,88	2,78	70,26	гребенчатый
$S^2$	13,84	349,97	4,55	5,03	0,77	11,10	
$\sigma$	3,72	18,71	2,13	2,24	0,88	3,41	
$S\%$	17,44	32,76	12,34	28,46	1,48	3,32	
$\pm Sx_{cp}$	0,68	3,42	0,39	0,41	0,16	1,28	
$P, \%$	3,19	4,99	2,26	4,20	4,76	1,09	
Колошповидная							
$X_{cp}$	21,29	51,73	16,34	4,72	4,09	95,11	щетковидный
$S^2$	2,18	109,15	16,38	0,59	0,43	55,01	
$\sigma$	1,48	10,45	4,05	0,77	0,66	7,18	
$S\%$	6,94	20,20	24,77	14,67	6,05	8,45	
$\pm Sx_{cp}$	0,27	1,91	0,74	0,14	0,12	3,14	
$P, \%$	1,27	3,69	4,53	2,68	2,93	1,37	
Узкоколошповидная							
$X_{cp}$	21,83	46,88	18,18	3,96	5,55	100,34	щетковидноплосковетвистый
$S^2$	13,03	111,45	27,58	2,35	3,06	54,02	
$\sigma$	3,61	10,56	5,25	1,53	1,75	7,46	
$S\%$	16,54	22,52	28,88	38,68	3,54	7,37	
$\pm Sx_{cp}$	0,66	1,93	0,96	0,28	0,32	4,02	
$P, \%$	3,02	4,12	4,28	4,07	4,77	5,00	
III Ширококонусовидная							
$X_{cp}$	21,96	50,44	18,26	6,27	3,72	91,23	щетковидный
$S^2$	33,62	226,28	38,21	4,10	1,45	10,45	
$\sigma$	5,80	15,04	6,18	2,02	1,20	3,25	
$S\%$	26,40	29,82	33,85	32,28	2,35	5,48	
$\pm Sx_{cp}$	1,06	2,75	1,13	0,37	0,22	1,25	
$P, \%$	4,83	4,45	4,19	4,90	4,91	4,66	

Проведенные исследования позволили выделить следующие габитуальные формы ели европейской в урочище «Дубки»:

– канделябровидная форма. Очень необычная форма ели европейской. Несколько ветвей первого порядка, отойдя в бок от ствола под углом  $90^\circ$ , изгибаются и растут вверх, параллельно стволу, образуя сразу 2, 3 и более вершин, тем самым придавая дереву причудливую форму канделябра.

Канделябровидную форму по коэффициенту формы кроны можно подразделить на ширококоническую-канделябровидную и яйцевидно-канделябровидную.

– ширококоническая-канделябровидная форма. Дерево высотой около 18 м, с конической формой кроны, коэффициент формы кроны  $K = 2-3$ , диаметр кроны  $D_k = 6-8$  м, ветви первого порядка крупные, отходят от ствола под углом  $90^\circ$ , преобладающий тип ветвления – щетковидный.

– яйцевидно-канделябровидная форма. Дерево высотой около 21 м, с яйцевидной формой кроны, коэффициент формы кроны  $K = 4-5$ , диаметр кроны  $D_k = 5$  м, преобладающий тип ветвления – щетковидный;

– крестообразная форма. Крупное дерево высотой около 23 м, по форме кроны очень похожа на лиственницу. Ветви первого порядка длинные, от ствола отходят под углом  $60-70^\circ$  и по отношению друг к другу расположены крестообразно с большими промежутками между мутовками. Ветви второго порядка свисают вниз, напоминая гребенку. Коэффициент кроны  $K = 2-3$ . Диаметр кроны  $D_k = 8-10$  м;

– колонновидная форма. Весьма декоративная коническая форма ели европейской. Приподнятые вверх короткие, слегка свисающие ветви образуют узкую, плотную, колонновидную форму кроны. Дерево высотой около 21 м, с коэффициентом формы кроны  $K = 4$  и диаметром кроны  $D_k < 5$  м, ветви первого порядка среднего размера, отходят от ствола под углом  $90-110^\circ$ . Тип ветвления – щетковидный.

По коэффициенту формы кроны из колонновидной формы можно выделить две:

– узкоколонновидную – это дерево высотой около 23 м, с коэффициентом формы кроны  $K = 5-7$  и диаметром кроны  $D_k < 4$  м, ветви первого порядка мелкие и средние, отходят от ствола под углом  $90-110^\circ$ . Тип ветвления – щетковидно-плосковетвистый;

– ширококонусовидную – дерево высотой 21–23 м, с плотной ширококонической формой кроны, с приподнятыми побегами. Диаметр кроны  $D_k = 6-7$  м, ветви первого порядка средних размеров, отходят от ствола под углом  $90-100^\circ$ . Преобладающий тип ветвления – щетковидный. Коэффициент формы кроны  $K = 3-4$ .

Таблица 2. Коэффициенты достоверности различных выделенных форм ели европейской в урочище «Дубки» по исследуемым параметрам

Формы	Высота	Диаметр ствола на высоте 1,3 м	Протяженность кроны	Диаметр кроны	Коэффициент формы кроны	Угол отхождения ветвей 1 порядка от ствола
Ширококоническая-канделябровидная/ Яйцевидно-канделябровидная	2,67	0,04	2,58	4,01	4,57	2,64
Ширококоническая-канделябровидная/ Крестообразная	3,04	1,50	5,24	2,03	0,17	4,64
Ширококоническая-канделябровидная/ Колонновидная	3,77	0,01	2,77	4,01	5,87	0,95
Ширококоническая-канделябровидная/ Узкоколонновидная	3,57	2,19	3,98	6,16	7,44	2,03
Ширококоническая-канделябровидная/ Ширококонусовидная	2,86	0,44	3,56	1,97	3,17	0,26
Яйцевидно-канделябровидная/ Крестообразная	0,53	1,33	1,77	6,02	4,93	4,76
Яйцевидно-канделябровидная/ Колонновидная	0,56	0,04	0,39	2,54	0,12	1,99
Яйцевидно-канделябровидная/ Узкоколонновидная	0,89	2,78	1,92	3,15	3,68	1,93
Яйцевидно-канделябровидная/ Ширококонусовидная	0,85	0,41	1,77	2,76	1,29	2,14
Крестообразная/ Колонновидная	0,05	1,37	1,14	6,14	6,55	4,30
Крестообразная/ Узкоколонновидная	0,53	2,61	0,86	7,90	7,74	4,56
Крестообразная/ Ширококонусовидная	0,50	1,52	0,81	2,92	3,46	3,48
Колонновидная/ Узкоколонновидная	0,76	1,79	1,52	4,02	4,27	1,22
Колонновидная/ Ширококонусовидная	0,61	0,39	1,42	2,65	1,48	2,36
Узкоколонновидная/ Ширококонусовидная	0,10	2,06	0,05	4,98	4,71	1,39



Результаты статистической обработки данных представлены в таблице 1. Они дают возможность утверждать, что опыт достаточно точный, так как ошибка ни в одном случае не превышает 5 %. Наиболее низкую степень изменчивости имеют коэффициенты формы кроны и углы отхождения ветвей первого порядка от ствола. Это говорит о том, что как угол отхождения, так и отношение протяженности кроны к ее диаметру, являются признаками, специфичными для выделенных форм. Расчет коэффициентов достоверности различий между формами по всем изучаемым признакам (табл. 2) показывает, что все формы ели европейской, выделенные в урочище «Дубки», достоверно отличаются друг от друга по диаметру кроны. Ширококоническая-канделябровидная форма достоверно ниже всех прочих форм и имеет достоверно меньшую протяженность кроны. Узкоколонновидная форма достоверно меньше всех остальных форм по диаметру ствола. Коэффициент формы кроны и угол отхождения ветвей 1 порядка от ствола могут рассматриваться как диагностические признаки при определении формы кроны только в совокупности. Большинство выделенных форм достоверно отличаются друг от друга по коэффициенту формы кроны, но в тех случаях, когда формы имеют сходное соотношение длины и ширины кроны, они все равно достоверно отличаются по углу отхождения ветвей 1 порядка от ствола.

Выявленные нами формы кроны, за исключением колонновидной, не описаны ни в одной дендрологической классификации [2,3,6], чем вызывают к себе большой интерес. Такого разнообразия форм ели европейской, собранных в одном месте на небольшой площади, в нашей стране больше нет. В настоящий момент урочище «Дубки» силами общественности и ученых (в том числе, профессора кафедры селекции, генетики и дендрологии МГУЛ СПб. Погиба и старшего научного сотрудника Института лесоведения РАН А.В. Абатурова) приобрело статус ООПТ «Памятник природы федерального значения».

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александрова М.С., Ланин И.И., Петрова И.И. Древесные растения парков Подмосковья. М.: Наука, 1979. 236 с.
2. Колесников А.И. Декоративная дендрология. М.:Лесная промышленность. 1974. С. 174–179.
3. Махрова Т.Г. Формовое разнообразие ели европейской // Лесопользование и воспроизводство лесных ресурсов. Вып. 297. М.:МГУЛ, 1999. С.34–36.
4. Свалов И.И. Вариационная статистика. Учебное пособие для студентов лесохозяйственного факультета. Изд. 3-е. М.: МЛТИ, 1983. 70 с.
5. Теодоронский В.С. Садово-парковое строительство. М.:МГУЛ, 2003. С. 123–174.
6. Eiselt M.G., Schroder R. Nadelgehölze. Leipzig: Neumann verlag, 1976. S. 143–145.
7. Kluckert E. European Garden Design. H.F. Ullmann, 2007. 496 p.

#### WATER STRESSES, OSMOLYTES AND TREE STEMS GROWTH

*Mapelli S., Bertuni A.*

CNR – Institute For Agricultural Biology and Biotechnology, via Bassini 15, 20133 Milan, Italy,  
+39-022369418, mapelli@ibba.cnr.it

**Abstract.** The abiotic stresses, such as soil flooding as well as drought, can have negative effect on growth of plants that can give reduced or lost of yield in annual harvest. In trees the problem sometime is under considered in view that one season stress may have relative less effect on long living species. In West European countries reforestation programs encountered wide interest and economical support either at European Union, National, and Regional levels. The request of planting material is increasing for wide range of ecological habitats, hilly or plain lands, dry or water rich area, hot or temperate climate. In this view studies to select the best genotypes for each habitat are important points to reduce environmental effect on growth rate and stem quality to obtain trees with low defect in wood at the moment of the cutting some year decades after planting. Experiments were carried out on walnut (*Juglans regia*), well known for the high nutritive value of fruits and one of the more appreciated wood tree in Italy and South Europe for furniture production and on black locust (*Robinia pseudoacacia*), also an interesting tree for its hardwood suitable for handwork other than for the quality of its honey. Working on those two tree species the aim was to search and test physiological and or biochemical

parameters useful in the selective process for genotypes suitable for specific habitat area. In the last ten years about 20 varieties or provenances for *J. regia* as well as for *R. pseudoacacia* has been compared, in soil flooding or soil drought growing conditions, investigating radial stem growth, photosynthetic and transpiration rates, osmotic potential, and its main components amino acids and soluble sugars, and stress marker compounds like ethylene, ethanol. The comparison of two significant genotypes of walnut and black locust are presented and compared. The studies give indication that comparing different genotypes is possible to have indication of the presence between them of a different degree of resistance to flooding or drought stresses. The use of daily course stem diameter evolution seems to be an indicator of stress status. Experiences indicate that flooding or drought could have negative effect on cambial activity and consequently on wood formation also in the successive growing seasons. Furthermore there are evidence that flooding or drought act in different ways and different intensity also in relation of tree species or genotypes. The use of physiological and biochemical markers can contribute to obtain indication useful for selection of stress resistance aptitude. In particular ethylene or ethanol presence and evolution can be markers for hypoxia resistance and osmotic potential seems related to drought conditions in young trees. Long time experiments are necessary to evaluate the response on elder trees and the stresses consequence on wood characteristic and quality.

Too much water (flooding or waterlogging soil) as well the low water availability (drought, deep water table) are both to be considered water stresses for plant growth. If the crops, vegetables or weeds, as consequence of unbalanced water availability, lose the growth and productivity in the year when water stresses occur, for trees a water stress may have consequence in the following years tree life, harmonical growth and wood quality. The trees may have to suffer water stresses more times during the life and as consequence the trunks show an unhomogeneous rings that can influence wood quality and economical value.

In West European countries, after the long time of tree cutting in the last decade of the 20th century, reforestation programs encountered wide interest and economical support either at European Union, National, and Regional levels.

So, the request of planting material is increasing for wide range of ecological habitats, hilly or plain lands, dry or water rich area, hot or temperate climate. In this view it is clear that differences inside the biodiversity of the same tree species exist and studies to select the best genotypes for each habitat are important points to reduce environmental effect on growth rate and stem quality to obtain trees with low defect in wood at the moment of the cutting some year decades after planting.

The walnut (*Juglans regia*), well known for the high nutritive value of fruits, is one of the more appreciated wood tree in Italy and South Europe for furniture production. Sometimes the fruit production is considered only a side product. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) is also an interesting tree for its hardwood suitable for handwork other than for the quality of its honey. Working on those two tree species the aim was to search and test physiological and or biochemical parameters useful in the selective process for the best genotypes suitable for each specific habitat area. In the last ten years about 20 varieties or provenances for *J. regia* as well as for *R. pseudoacacia* has been compared, in soil flooding or soil drought growing conditions, investigating radial stem growth, photosynthetic and transpiration rates and stomatal conductance, osmotic potential, and its main components amino acids and soluble sugars, and stress marker compounds like ethylene, ethanol and proline. Here comparison of two significant genotypes of walnut and black locust are presented and compared. For walnut two years old trees, obtained from seeds, were potted in 50 l individual cylindrical containers filled with a mixture of 50 % clay soil and 50 % peat. Black locust was propagated in winter by root cuttings, in same size container and soil mixture, and used from the first growing seasons. The trees were grown outdoors and irrigated with automatic system two times a day (at dawn and sunset). Early in spring trees has been selected for homogeneity considering the length of new shoot formed and number of leaves. For flooding treatment plant containers were immersed in a larger one and filled it with water to about 2 cm above soil level. For drought stress the selected tree pots do not received irrigation water and were protected from season rain under plastic shelter and maintained in open field conditions. To measure the radial growth, Linear Variable Differential Transducers (LVDT) were applied. LVDT with home build supports, were fixed to the tree stems. The complete system weighted about 40 g and the part in contact to the stems, Parafilm and glue, were permeable to water vapour. The device had a displacement of  $\pm 2,5$  mm and according to the constructor data it gave an output signal of 900 mV/mm. LVDT were connected to a datalogger, with data averaged over 15 min. Datalogger resolution is at 0,1 mV in the range  $\pm 700$  mV, that is

equivalent to 0,1  $\mu\text{m}$  of tree stem diameter fluctuations. When necessary the LVDT can be repositioned without any disconnection from the stem and interruption of data collection.

Net photosynthesis, transpiration, conductance were simultaneously measured, during all the growing season, with a portable Infra-Red Gas Analyzer (IRGA). Periodically, in the period from June to the end of September, leaves, stem and root pieces were collected from control plants. From flooded or droughty trees, samples were collected at interval times during stresses and after stress remove. The samples are used for biochemical substances extraction and analyses that had been carried out standard and HPLC methods.

The Figure 1 shows the typical effect of stresses, flooding or drought on walnut stem trunk diameter during the growing season. The Lozeronne genotype has been identified as one of the most sensitive to soil flooding effect. The block of diameter growth effect caused by short period of flooded soil in many genotypes have consequence also in the following years, when only some lateral branches will growth and wood formation in the main trunk restart to growth only two or more years later.

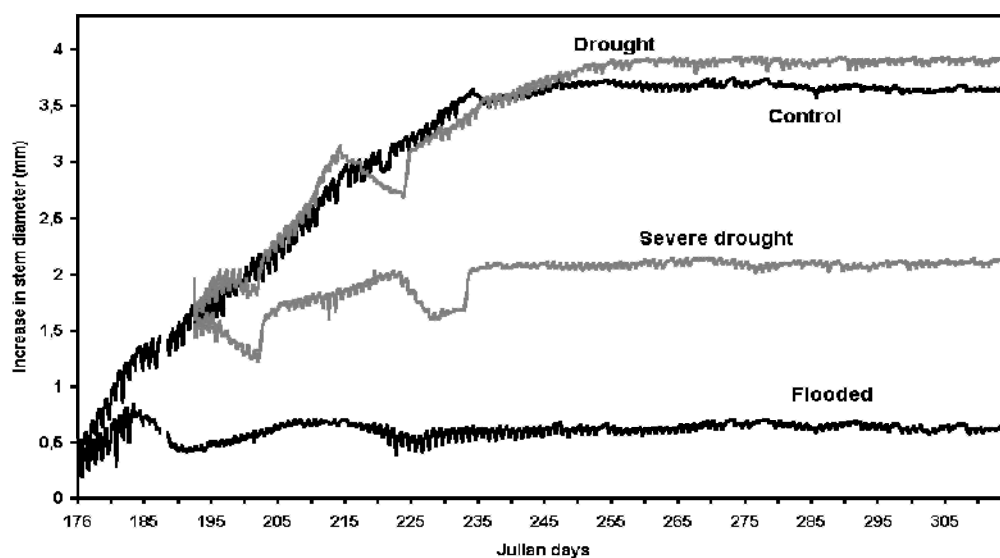


Figure 1. Lozeronne walnut stem diameter increase during growing season. Flooding was imposed from day 181 to 188. Drought was from the days 204 to 211 and again between 230 and 242. Severe drought was between days 190 and 203 and days 222 to 233.

In all *J. regia* genotypes considered, a rapid decrease of carbon dioxide assimilation was the evident consequence of the stress. In sensitive *J. regia* genotypes as v. Lozeronne, few days were enough to for wilting leaf symptoms. The wilting was extended to whole leaves and began to shed also after soil drainage. On the contrary, in the Soroloviner progeny of selected *J. regia* trees, subjected to soil anoxia, showed a decrease in  $\text{CO}_2$  assimilation but they showed the ability to recover the photosynthetic activity when the stress was ended after 9 days (Fig. 2), without visible leaves damages. The recovered functionality of leaves, however, was not accompanied by recover of stem enlargement. In Soroloviner progeny, that is one of more resistant to soil flooding, if the stress was prolonged to 13 days leaves started to wilt and in 1–2 days all leaves desiccate and subsequently shed.

Ethylene as phytohormone is well known for its interaction in the plants growth subjected to abiotic and biotic stresses, ethanol is well know metabolite during hypoxic conditions and accumulation can became toxic. Analysis of ethylene in the leaves of Soroloviner genotypes trees (Table 1) showed increase during the stress treatment. Ethylene increase begun concomitantly to the  $\text{CO}_2$  assimilation decrease. The ethanol, already present in leaves of control trees, also increased during root anoxia condition and it continued to rise till the 11th day, later the leaves became wilted and measures became unreliable. On the contrary in the v. Lozeronne low level of ethanol is present in control trees and relatively low increase occurred during the stress period. All those two compounds in some ways seemed related to flooding resistance in walnut considering that in our experience both were present in genotypes that showed higher resistance to flooding.

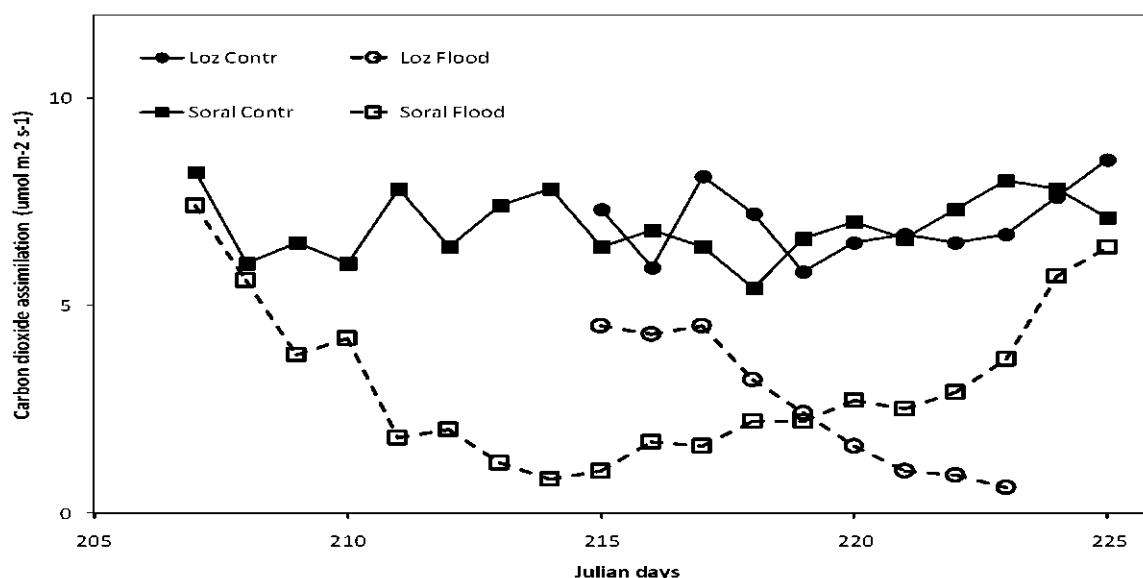


Figure 2. Net photosynthesis in control or in soil flooded walnut trees. The treatment began at day 207 for Soroloviner and ended 12 days later. For Lozeronne was from day 215 till day 222. At this day leaves were wilted.

Table 1. Changes of ethylene and ethanol content in leaves of tolerant or intolerant *J. regia* tree varieties to soil anoxia treatment

	Ethylene ng/g leaf fresh weight		Ethanol µg/g leaf fresh weight	
	6 days	11 days	6 days	11 days
	<b>Soraloviner</b>			
drained soil	Trace	Trace	15,23 ± 1,81	18,39 ± 1,92
flooded soil	31,21 ± 2,66	23,36 ± 2,73	21,65 ± 1,73	33,67 ± 2,14
	<b>v. Lozeronne</b>			
	2 days	4 days	2 days	4 days
drained soil	Trace	Trace	1,91 ± 0,09	1,27 ± 0,11
flooded soil	1,95 ± 0,06	3,56 ± 0,13	2,76 ± 0,84	5,53 ± 1,07

When osmotic potential is evaluated of wide interest is the free aminoacids component or solutes. In leaves of control plants free aminoacids ranged between 2–5 nmoles/mg F W. In genotypes resistant to soil flooding the concentration rised up to 25–30 nmoles/mg F W. The increase was characteristic of flooding stress. When the same walnut genotypes are subjected to drought the the total osmotic potential increase but not more of 25–30 % comparing the control trees.

Over then the high increase seemed of interest the aminocids composition. The glutamine increased to be about 70 % of the total aminocid quantities. The post flooding period showed the increase of the citrulline. The quantities of those two amino acids contribute to support the hypothesis of role as compounds for nitrogen storage and remobilization during hypoxia and recovery periods.

The black locust trees were mainly investigated for responses to drought stress, large part of experiments had been carried out on Nyirsegi and Ulloi varieties constituted several decades ago in Hungary with indication that Ulloi is more sensitive to drought then the Nyirsegi.

The Figure 3 show the stem radial growth for the Nyirsegi when the drought has been imposed at two different level of replacing the water transpired by leaves, the effect on radial stem increase is evident with different intensity. The severe drought blocked the stem growth in few days. When soil had been rewatered the stem of droughty trees showed a recovery of different amplitude in relation to the drought degree previously applied to the trees. The Ulloi gave similar response in stem radial growth; the two varieties did not evidenced differences in the rate of growth and sensitivity to the drought and this seems in contrast to previous field observation made during long period. Together all the *R. pseudoacacia* accessions tested can be divided in three groups on the basis of stem diameter responses to drought stress. Control and high stressed trees of Ulloi

and Nyirsegi were monitored during winter and next spring season. The stem radial growth started to increase at least 15 days later and with slow rate on Ulloi tree subjected to drought in the previous year.

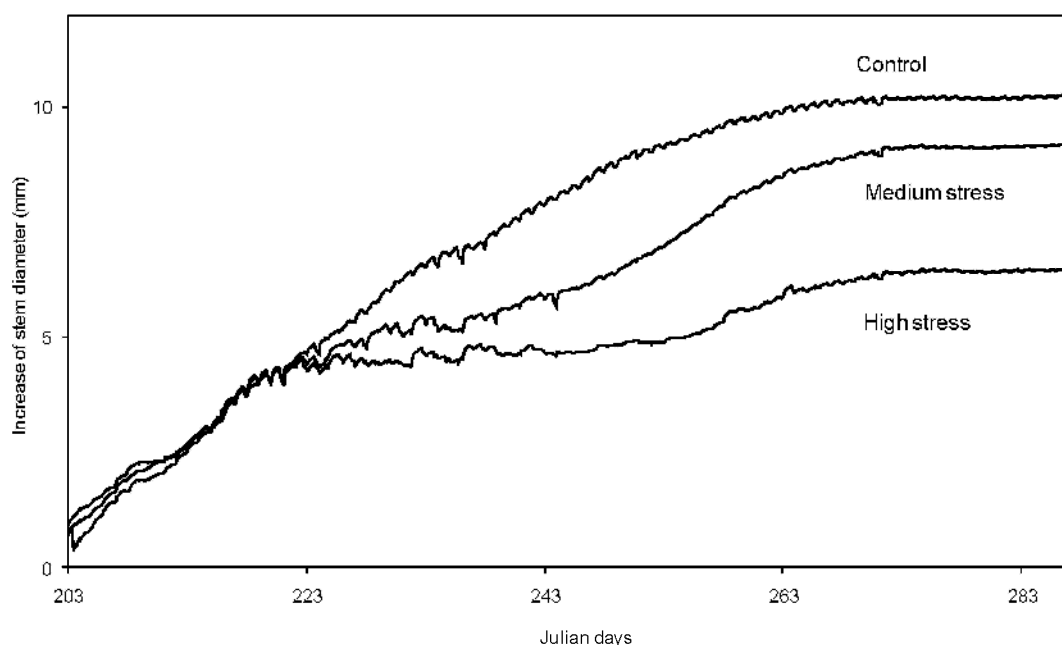


Figure 3. Comparison of stem radial growth in growing season of *R. pseudoacacia* cv Nyirsegi trees grown in well watered condition and drought condition started at day 216 and terminated at day 244.

Within the physiological and biochemical parameters measured the osmotic potential seemed the more interesting. The osmotic potential of Ulloi and Nyirsegi samples are shown in Figure 4. The Ulloi leaves and root do not show differences in osmotic potential comparing control to medium or high stressed trees. The Nyirsegi samples show an increase in osmotic potential with increasing stress intensity. To note that the maximum potential measured in Nyirsegi stressed leaves was comparable to the osmotic value measured in control leaves of Ulloi. So, the absence of total osmotical increase in stressed Ulloi trees could be due either to the absence of adaptive mechanism or the high osmotic potential in control is already too high to permit a further increased by drought condition. In general, considering all the black locust genotypes studied the high osmotic potential in trees growing in well watered soil can be related to their lower adaptiveness to drought.

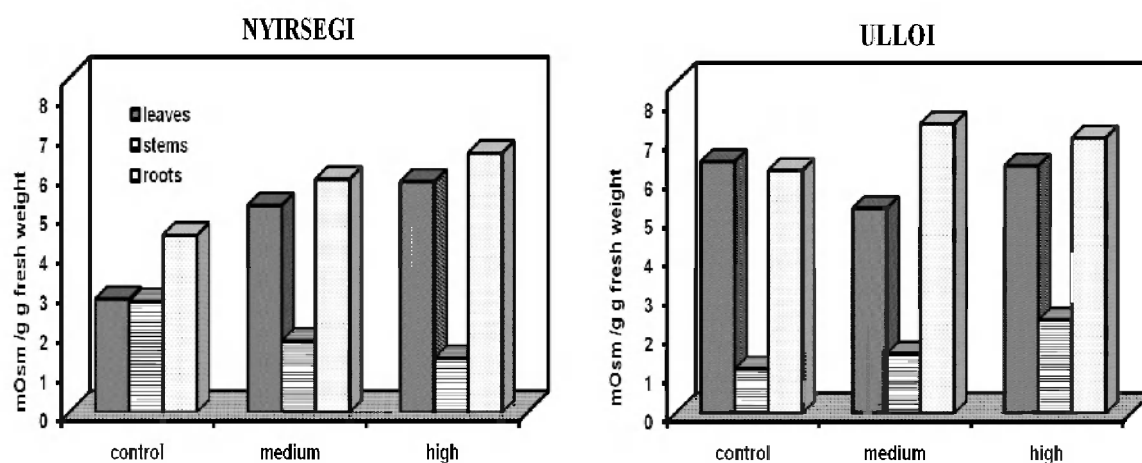


Figure 4. Comparison of osmotic potential in control and drought stress robinia trees in tree components measured after 28 days of controlled stress conditions.

The analyses of some components of the substances that are part of osmotical components has been carried out. In both clones determination of total amino acids showed increased concentration due to drought. Furthermore, the proline (widely considered as amino acid stress marker) content increases also in both clones during drought condition. Those data indicate that both clones react to stress increasing amino acids concentration. The determination of total soluble sugars (sucrose plus reducing sugars) indicate no general significant increase during stress period in both clones comparing the level in the control samples. The analyses carried out did not explain what are the components of high osmotic potential measured in control Ulloi. Further analysis will be developed considering other carbohydrates (fructan, thralose), organic acids as possible osmolytes.

Considering the wide differences in osmotic potential measured between Ulloi and Nyirsegi young control trees used for experiment, leaves from large number of trees, 2 and 35 years old has been collected in black locust plantations. This in order to subject them to osmotic measures and evaluate the statistical significance between the two clones. The Table 2 reports data from which it is possible to see that the two varieties have significant osmotic component concentration.

Table 2. Osmotic potential measured in leaves of 35 year old and 2 year old Ulloi and Nyirsegi trees (mOsm / g F W)

	35 years old trees (n 21)	2 years old trees (n 36)
Nyirsegi	1,016 ± 0,04542	1,358 ± 0,03239
Ulloi	3,149 ± 0,03584**	3,774 ± 0,05942**

\*\* significant different at  $P < 0,05$

The studies give indication that comparing different tree genotypes is possible to have indication of the presence between them of a different degree of resistance to flooding or drought stresses. The use of daily course stem diameter evolution seems to be an indicator of stress status. Experiences indicate that flooding or drought could have negative effect on cambial activity and consequently on wood formation. The negative effects may have consequence also in the successive growing seasons. Furthermore there are evidence that flooding or drought act in different ways and different intensity also in relation of tree species or genotypes. The use of physiological and biochemical markers can contribute to obtain indication useful for selection of stress resistance aptitude. In particular ethylene or ethanol presence and evolution can be markers for hypoxia resistance and osmotic potential seems related to drought conditions in young trees. Long time experiments are necessary to evaluate the response on older trees and the stresses consequence on wood characteristic and quality.

## CAMBIAL ACTIVITY IN CERRADO SPECIES OF SOUTHEASTERN BRAZIL

*Marcatti C. R.<sup>1</sup>, Wiedenhoft A. C.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Unesp – Universidade Estadual Paulista FCA, Departamento de Recursos Naturais, Fazenda Lageado - Rua José Barbosa de Barros, nº 1780, CP 237, 18603-970, Botucatu, SP, Brazil, +55(14)38117162, carmen@fca.unesp.br.

<sup>2</sup> Center for Wood Anatomy Research, Forest Products Laboratory, One Gifford Pinchot Dr., Madison, WI, 53726-2398, USA.

Studies on seasonal activity of the vascular cambium and how that activity is influenced by environmental factors (temperature, rainfall, soil moisture, daylength), phenology, and plant habitat provide critical data for understanding the growth dynamics of trees. It is generally assumed that, in temperate trees, cambial activity is influenced primarily by temperature and daylength, and that in tropical trees, rainfall and available water are more important factors in the control of cambial activity.

Distinctly seasonal cambial activity occurs in many tropical and subtropical regions that experience severe annual dry seasons, including regions of Brazil [31, 32, 4, 19, 6, 10, 20, 21], but most of the detailed studies from such regions have been conducted on Indian taxa [13, 14, 15, 8, 9, 1, 18, 29, 23, 24, 25, 26, 30]. The period of cambial activity in tropical trees typically is longer than that of temperate trees – in some tropical species extending throughout the year [11, 17].

Because of the paucity of detailed information on cambial activity in Brazilian species, the present work was aimed at providing information on cambial activity in relation to water availability in 1, 2, and 3

year old branches of ten species (*Acosmium subelegans* (Mohlenbr.) Yakovlev, *Bowdichia virgilioides* Kunth and *Machaerium villosum* Vogel, Leguminosae-Faboideae; *Annona coriacea* Mart, Annonaceae; *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC, Malpighiaceae; *Diospyros hispida* A. DC, Ebenaceae; *Gochnatia barrosi* Cabrera and *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker, Asteraceae; *Pouteria torta* (Mart.) Radlk, Sapotaceae; *Roupala montana* Aubl, Proteaceae) from the cerrado of Brazil.

The area of study is a remnant of cerrado of São Paulo State (23° 02' 55, 5'' S and 48° 31' 26, 1'' W), Pratânia municipality, at an altitude of approximately 700 m above mean sea level. Cerrados, savanna-like ecosystems, are characterized by limited water availability during the dry season, high irradiation levels, low fertility and acidic sandy soil, high incidence of herbivores, and periodic fires [7, 12, 16].

Three or four individuals were sampled for each species and branch age at the beginning of the rainy season (October), during the rainy season (February and March) and dry season (June), and at the end of the dry season (September).

The material was fixed in CRAF III (10 % chromic acid, glacial acetic acid, 37 % formaldehyde and distilled water; Berlyn and Miksche [3] for about 10 days.

Transverse sections were obtained with the use of a sliding microtome. The sections, about 15 µm thick, were clarified with sodium hypochlorite (50 %) then double stained with aqueous 1 % safranin [5] and aqueous 1 % astra blue [27] (1: 9). Some sectioned material was embedded in synthetic resin (Entellan®).

Smaller fragments (ca. 0,5 cm<sup>3</sup>) of the branches were dehydrated and embedded in plastic resin (Historesin®), according to Bennett [2], and transverse, radial, and serial tangential sections about 5 µm thick were obtained with the use of a rotary microtome. The sections were stained with toluidine blue, in acetate buffer, pH 4,7, producing a metachromatic stain [22].

Cambial activity was underway in one 1-year-old branch of eight (*Annona*, *Bowdichia*, *Diospyros*, *Gochnatia*, *Byrsonima*, *Machaerium*, *Piptocarpha* and *Roupala*) of the ten species in September, which corresponded with the first rainfall at the end of the dry season. However, the cambium was dormant in all of the other 1-year-old branches of all ten species. The cambium was still dormant or activity had just begun in the 1-year-old branches of *Byrsonima*, *Pouteria*, *Bowdichia*, *Diospyros*, and *Gochnatia* in October at the beginning of the rainy season. Thus, no clear relationship existed between the initiation of cambial activity and water availability in these cerrado species. The first rainfall in September (around 5 mm in 2004, and 12 mm in 2005) was too sparse to replace the water in the soil at the end of the dry season. By October, the 1, and 2 year old branches of all species showed clear cambial activity. In most of our plants, cambial activity was initiated in 1-year-old branches earlier than in the 2-year-old branches, and in the 2-year-old branches earlier than in the 3-year-old ones, suggesting that cambial activity might spread basipetally in these taxa.

Cambial activity began to decline in February, and by March, the cambium was dormant in all ten cerrado species; that is, during the rainy season when water was readily available in the soil. Thus, unlike many tropical trees in which cambial activity continues for most or all of the year, in these cerrado trees and shrubs the cambium was dormant for six to nine months, with the onset of dormancy taking place during the rainy season. The nutrient poor, acidic sandy soils [16], of the cerrado may be limiting factors for cambial activity. It is important to note that Rossatto *et al.* [28] also found cessation of above-ground growth to occur in savanna species of the cerrado region of central Brazil (near Brasília) prior to the end of the wet season, when water was still abundant. They suggested that cessation of above-ground growth at a time of active photosynthesis may reflect a shift in assimilate allocation to roots and reserves.

## LITERATURE

1. Ajmal S., Iqbal M. Annual rhythm of cambial activity in *Streblus asper* // IAWA Bull. 1987. 8:275-283.
2. Bennett H.S. Science and art in preparing tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate, glass knives and simple stains // Stain Technol. 1976. 55:71-97.
3. Berlyn G.P., Miksche J.P. Botanical microtechnique and cytochemistry. The Iowa State University Press, Ames, 1976.
4. Botosso P.C., Vetter R.E. Alguns aspectos sobre a periodicidade e taxa de crescimento em oito espécies arbóreas tropicais de floresta de terra firme (Amazônia) // Rev Inst Flor São Paulo. 1991. 3:163-180.
5. Bukatsch F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin // Mikrokosmos. 1972. 61:255.



6. Coradin V.T.R. Formação de anéis de crescimento e sazonalidade da atividade cambial de dez espécies lenhosas do cerrado // PhD Thesis, Universidade de Brasília, Brazil, 2000.
7. Coutinho L.M. O cerrado e a ecologia do fogo // *Ciência Hoje*. 1990.12:23-30.
8. Dave Y.S., Rao K.S. Seasonal activity of the vascular cambium in *Gmelina arborea* Roxb // *IAWA Bull.* 1982. 3:59-65.
9. Deshpande B.P., Rajendrababu T. Seasonal changes in the structure of the secondary phloem of *Grewia tiliaefolia* a deciduous tree from India // *Ann Bot.* 1985. 56:61-71.
10. Dünisch O., Montóia V.R., Bauch J. Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon // *Trees*. 2003. 17:244-250.
11. Fahn A. Plant anatomy. 4th edn. Pergamon Press, Oxford, 1990.
12. Franco A.C. Ecophysiology of woody plants // In: Oliveira O.S., Marquis R.J. (eds.) The cerrados of Brazil. Columbia University Press, New York, 2002. P. 178-197.
13. Ghouse A.K.M., Hashmi S. Seasonal cycle of vascular differentiation in *Polyalthia longifolia* (Annonaceae) // *Beitraege zur Biologie der Pflanzen*. 1978. 54:375-380.
14. Ghouse A.K.M., Hashmi S. Cambium periodicity in *Polyalthia longifolia* // *Phytomorphology*. 1979. 29:64-67.
15. Ghouse A.K.M., Hashmi S. Periodicity of cambium and the formation of xylem and phloem in *Mimusops elengi* L., an evergreen member of tropical India // *Flora*. 1983. 173:479-487.
16. Haridasan M. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrados of Central Brazil. In: McClain M.E., Victoria R.L., Ricbey J.E. (eds.) The biogeochemistry of the Amazon Basin. Oxford University Press, New York, 2001. P. 68-83.
17. Iqbal M. The vascular cambium. Research Studies Press Ltd, Taunton, Somerset, England, 1990.
18. Iqbal M., Ghouse A.K.M. Anatomy of the vascular cambium of *Acacia nilotica* (L.) Del. var. *telia* Troup (Mimosaceae) in relation to age and season // *Bot J Linn Soc.* 1987. 94:385-397.
19. Luchi A. Periodicidade de crescimento em *Hymenaea courbaril* L. e anatomia ecológica do lenho de espécies de mata ciliar. PhD Thesis, Universidade de São Paulo, Brazil, 1998.
20. Marcati C.R., Angyalossy V., Evert R.F. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae) // *IAWA J.* 2006. 27:199-211.
21. Marcati C.R., Milanez C.R.D., Machado S.R. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae-Caesalpinioideae) // *Trees*. 2008. 22:3-12.
22. O'Brien T.P., Feder N., McCully M.E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O // *Protoplasma*. 1964. 59:368-373.
23. Rajput K.S., Rao K.S. Cambial activity and development of xylem in *Tamarindus indica* L. growing in different forests of Gujarat State // *Acta Bot Hung.* 2001. 43:379-390.
24. Rao K.S., Rajput K.S. Seasonal behaviour of vascular cambium in teak (*Tectona grandis*) growing in moist deciduous and dry deciduous forests // *IAWA J.* 1999. 20:85-93.
25. Rao K.S., Rajput K.S. Cambial activity and development of wood in *Acacia nilotica* (L.) Del. growing in different forest of Gujarat State // *Flora*. 2000. 195:165-171.
26. Rao K.S., Rajput K.S. Relationship between seasonal cambial activity, development of xylem and phenology in *Azadirachta indica* growing in different forests of Gujarat State // *Ann Forest Sci.* 2001. 58:691-698.
27. Roeser K.R. Die Nadel der Schwarz Kiefer-Massenprodukt und Kunstwerk der Natur // *Mikrokosmos*. 1972. 61:33-36.
28. Rossatto D.R., Hoffmann W.A., Franco A.C. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary // *Functional Ecology*. 2009. 23:689-698.
29. Venugopal N., Krishnamurthy K.V. Seasonal production of secondary xylem in the twigs of certain tropical trees // *IAWA Bull.* 1987. 8:31-40.
30. Venugopal N., Liangkuwang M.G. Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* Linn.) in relation to phenology and climatic factor growing in sub-tropical wet forest of northeast India // *Trees*. 2007. 21:101-110.
31. Worbes M. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia // *Amazoniana*. 1985. 9:459-484.
32. Worbes M. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas, and a mountain forest in the Neotropics // *IAWA Bull.* 1989.10: 109-122.

## STUDY OF MORPHOLOGICAL STRUCTURE AND THE GENETIC CONTROL OF LIGNOTUBER IN EUCALYPTUS

Martins L.<sup>1</sup>, Bertolozzo T.-M.<sup>1</sup>, Furtado E. L.<sup>2</sup>, Oda S.<sup>3</sup>, Marino C. L.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Genetics, Instituto de Biociências, UNESP – Universidade Estadual Paulista Campus de Botucatu CEP 18618-000, São Paulo – Brazil.

<sup>2</sup> Faculdade de Ciências Agrônômicas UNESP – Universidade Estadual Paulista Campus de Botucatu CEP-18.610-307, São Paulo – Brazil.

<sup>3</sup> Suzano Papel e Celulose SA Company, Itapetininga, São Paulo – Brazil.

**Introduction.** *Eucalyptus sp.* originates from Australia and has adapted very well to Brazilian climatic conditions, from being used as a source of timber and raw material for production of pulp, paper and other supplies [5]. *Eucalyptus* hermaphrodite flowers, pollination by insects, outcrossing favored by protandry, but is also a rate of inbreeding [4].

This genus has a characteristic common to almost all species (95 %), which is the presence of a basal body, the lignotúber. Lignotúberes are lumps of wood found in the axils of the cotyledons or the first pair of leaves in the early stages of development. The lignotúber has the task of promoting the budding of plants and store nutrients [9, 1], possessing large amounts of reserve parenchyma (stock carb), and also many dormant buds that have the role of sprouting [7].

The heritability for the character lignotúber varies among species and even within sub-races, which suggests environmental influences on expression of this trait. The morphology and silvicultural aspects of lignotúber been relatively well studied, however, the genetic information of this nature are not well understood, and its inheritance in hybrid individuals [6, 8].

The objective of this work was the understanding of the type of inheritance lignotúber in *Eucalyptus grandis* X *urophylla* as well as monitoring the appearance of this character in the study population during the time covered in this study.

### MATERIAL AND METHODS.

**Analysis of the genetic control of Lignotuber.** We used 111 individuals from a population of self-fertilization of a hybrid individual *urograndis*. This hybrid was obtained from a cross between the species *E.grandis* and *E.urophylla* belonging to the breeding program at Suzano Papel e Celulose. The seeds were germinated in plastic pots cleaned, containing a mixture of sand and vermiculite. Part of successfully seeded, and after reaching an acceptable level of development of root system were transferred to pots.

In total, 111 seedlings were transplanted, with 111 young subjects filled, with varying degrees of development.

Was conducted in this population monitoring of plant growth under the conditions offered, as well as developments in the emergence of lignotúber in individuals over time in which the study was conducted.

### RESULTS AND DISCUSSION.

**Evaluation of the development of lignotúber.** From the cuts made in lignotúber it was possible to observe the various cell types such as parenchymatous cells, which contain reserves of starch and are quite numerous in relation to the stem, the region of the yolk, where the expansion takes place to form the mass of lignotúber. These observations agree with previous studies [1, 2] lignotúber they found in the same tissues in the stem, as foreign exchange, phloem lignified walls, rhytidome (bark), the conductive vessels.

These individuals was quantified the proportion of positive and negative for the presence of character, and the results are presented in Table. In individuals are discriminated against and their situation in each of the assessments.

In the first and second evaluation, conducted on 21.03.2005 and 02.06.2005 respectively, some individuals had a low level of development, which did not allow their inclusion in the statistics on the presence or absence of lignotúber. They are: 20, 24, 35, 41, 52, 80 and 91.

This evolution in the emergence of lignotúber is clearly visible in the figure, which presents the results of the evaluations.

The analysis of table and figure indicates that when the stress was increased the number of plants with lignotuber were increased too, this indicates the ratio of formation of lignotuber and abiotic stress., We believed that the lignotuber, as a body related to reserves and regrowth, facilitates the adaptation and survival of individuals with scarce environments, the population was exposed.

Table. Subjects of the population with and without lignotuber

analysis	Excluded individuals	Individuals with lignotuber	Individuals without lignotuber
21/03/05	20, 24, 35, 41, 52, 80 e 91	6,7,10,11,16,23,26,34,37,44,46, 47,49,53,59,61,65,66,68,75,78, 81, 85,92,93,96, 98,100, 105,109 e 110	<b>Other subjects not listed on the side, until the 111</b>
02/06/05	20, 24, 35, 41, 52, 80 e 91	<b>All subjects above plus:</b> 1,3,19,22,25,29,40,43,55,58, 72,76, 79,82,84,87,89,94,101 e 111	<b>Other subjects not listed on the side, until the 111</b>
01/08/05	20, 24, 41, 52, 80 e 91	<b>All subjects above plus:</b> 2,18,32,35,38,42,56,62 e 97	<b>Other subjects not listed on the side, until the 111</b>
06/09/05	20, 24, 41, 52, 80 e 91	<b>All subjects above plus:</b> 9,17,28,54,88 e 104	<b>Other subjects not listed on the side, until the 111</b>
31/10/05	24, 41, 52 e 80	<b>All subjects above plus: 20 and 51</b>	<b>Other subjects not listed on the side, until the 111</b>
18/01/06	24 (morreu), 41 e 52	<b>All subjects above plus:</b> 13,48 and 71	4,5,8,12,14,15,21,27,30(morreu),31,33,36,39,45,50,57,60,63, 64,67,69,70,73,74,77,83,86,90, 91,95,99,102,103,106 e 108.

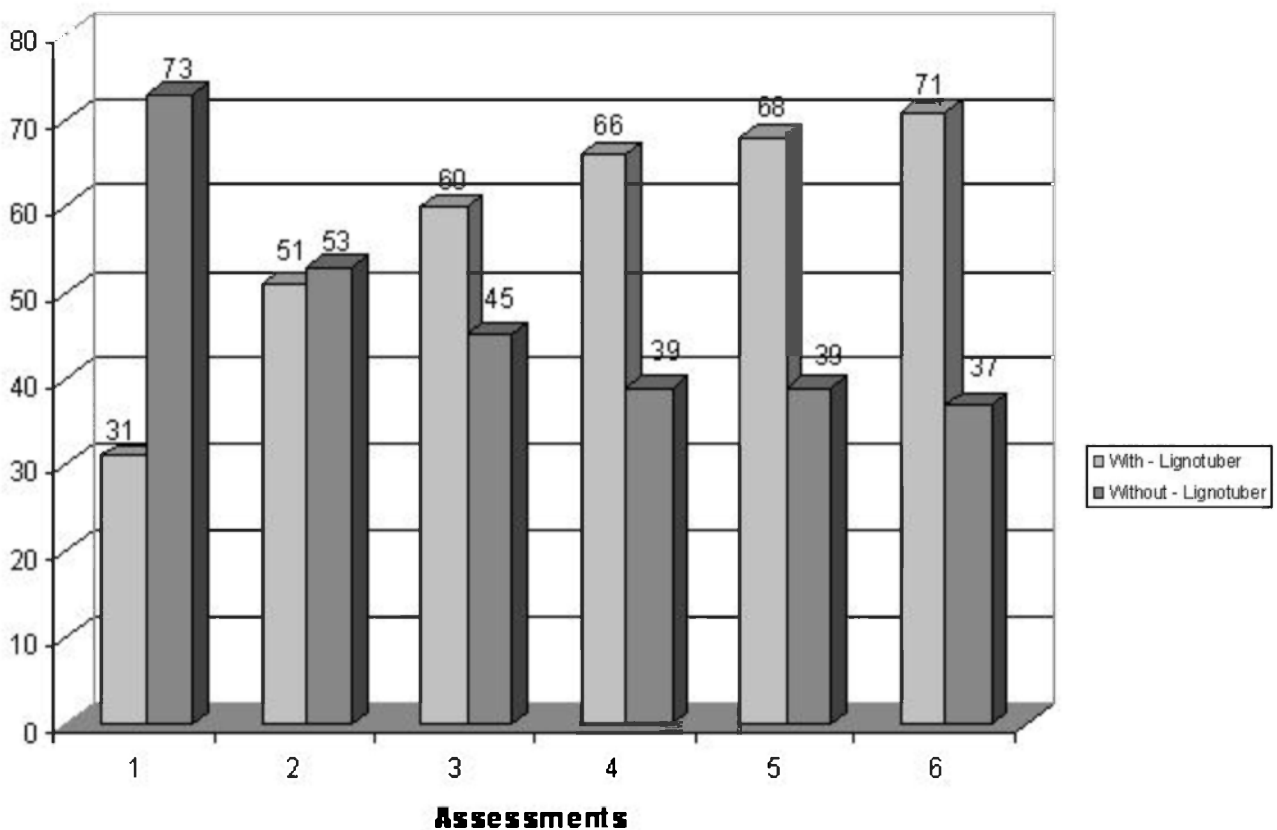


Figure. Proportion of plants with and without lignotuber after the six assessments.

The species *E. grandis* used with one of parentasi Lignotuber not present while the species *E. urophylla* has the character. The hybrid urograndis lignotuber presented in 100 % of plants assessed.

Considering that the F<sub>1</sub> parents were heterozygous for this trait, it is expected that three quarters of the F<sub>2</sub> plants lignotuber present

When was the first evaluation, only one fourth of the plants had lignotuber, this number has fallen by half in the second evaluation, and was also growing in subsequent evaluations, reaching 66 % in the sixth review.

It is likely that even more plants of this population may present lignotuber, but even this does not occur, this number reached up to the sixth assessment is sufficient and acceptable for the test of chi-square for the initial hypothesis is accepted, i. e. control gene for the trait is monogenic and dominant lignotuber.

From the assessments made in the field with the population, could also see that the development of lignotuber may be late in many plants, and that real assessment about the presence or absence of this character must necessarily be regarded as the time. This has previously been reported in other studies, as in Carr et al, [2], Carter and Paton, [3], among others

The formation of lignotuber is given by the expansion of surrounding tissue yolks accessory, and can be developed in four distinct ways. In all four modes, lignotuber begins to appear in 3 to 6 months of age of the plant, differing by the relative positions occupied by the developing axillary buds and the buds ancillary lignotuber. The same authors, says, however, that the ability to form lignotuber is not restricted to the cotyledon nodes of the primary buds, but also is owned by branches from the accessory buds.

#### LITERATURE

1. Bamber, R.K., Mullette, K.J. Studies of the lignotubers of *Eucalyptus gummiifera* (Gaertn & Hochr) II Anatomy // Australian Journal of Botany. 1978. Vol. 26. P. 15–22.
2. Carr, D.J., Janhke, R., Carr, S.G.M. Initiation, development and anatomy of lignotuber in some species of *Eucalyptus* // Australian Journal of Botany. 1984. Vol.32. P. 415–437.
3. Carter, A.S., Paton, D.M. The role of the cotyledonary node in the induction of lignotuber formation in *Eucalyptus* // Australian Forest Research. 1985. Vol. 15. P. 509–513.
4. Eldridge, K. *Eucalyptus Domestication and Breeding*. Claredon Press, 1994, 288 p.
5. Kocurek, M. J., Stevens, C. F.B. Pulp and Paper manufacture; V.1: Properties of fibrous raw materials and their preparation for pulping.
6. Mullette, K.J. Studies of the lignotubers of *Eucalyptus gummiifera* (Gaertn e Hochr) I. The nature of the lignotuber // Australian Journal of Botany. 1978. Vol.26. P. 9–13.
7. Sampson, J.F. Multiple paternity of in *E. rameliana* (Myrtaceae). Heredity, v. 81, p. 349–355.
8. Sedgley, R.H. Inheritance of important traits in interspecific *Leucadendron* hybrids. International Protea Conference Maui, USA, 2002.
9. Whittock, S.P., Apiolaza, L.A., Kelly, C.M., Potts, B.M. Genetic control of coppice and lignotuber development in *Eucalyptus globulus* // Australian Journal of Botany. 2003. Vol.51. P. 57–67.

#### PIGMENT APPARATUS OF DIFFERENT BIOMORPH OF *SAXIFRAGA OPPOSITIFOLIA* IN ARCTIC

Markovskaya E. F.<sup>1</sup>, Shmakova N. Ju.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Petrozavodsk State University, E-mail: volev@sampo.ru

<sup>2</sup> Polar-Alpine Botanical Garden-Institute (PABGI), Kirovsk, E-mail: shmanatalya@yandex.ru

Abstract. Our investigation was made in the High Arctic tundra at region Barentsburg (Svalbard) during the seasons of 2007–2010 years. *Saxifraga oppositifolia* L. is morphologically variable, and many scientists recognize two morphs: the prostrate form and cushion form. The plastid pigments content of prostrate and cushion forms of *Saxifraga oppositifolia* were analyzed. Variability within these forms appeared not very significant. Morphological variability within population of *S. oppositifolia* appeared to be adaptive for this species as a pioneer in the primary succession in High Arctic where the selective forces vary spatially and temporally.

## ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ *SAXIFRAGA OPPOSITIFOLIA* РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В АРКТИКЕ

Марковская Е.Ф.<sup>1</sup>, Шмакова Н.Ю.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Петрозаводский государственный университет, Петрозаводек, E-mail: volev@sumpo.ru

<sup>2</sup> Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского НЦ РАН, Кировск, Мурманской обл., E-mail: shmanatalya@yandex.ru

В условиях экстремального климата Арктики у сосудистых растений арктической флоры сформировался комплекс морфологических адаптаций, ведущим из которых являются жизненные формы. Особый интерес представляют виды, которые представлены несколькими жизненными формами. Именно эти виды могут представлять специальный интерес и рассматриваться как модельные объекты для разработки вопросов адаптогенеза. К таким видам относится *Saxifraga oppositifolia* L. – представитель семейства камнеломковых, которое демонстрирует в условиях Арктики биологический прогресс, проявляющийся в особенностях адаптивной радиации [3]. *Saxifraga oppositifolia* входит в одну из групп этого семейства, где приспособление идет за счет сильного ветвления боковых побегов [2], что приводит к увеличению ассимиляционных возможностей растения. Розетка не образуется, происходит сокращение длины междоузлий. Это позволяет виду проявлять удивительную пластичность, когда в зависимости от условий экотопа растение может приобретать разные формы роста. На Шпицбергене выделяют несколько форм *Saxifraga oppositifolia*, из которых наиболее различающимися являются простратная и подушковидная [7]. Форма роста и репродуктивные характеристики тесно связаны. Для простратных форм характерно вегетативное размножение фрагментами стеблей, для подушковидных – половое размножение. Морфологические различия между популяциями *Saxifraga oppositifolia* представляются адаптивными для этого вида при их продвижении в высокую Арктику, где сильный отбор варьирует в пространстве и времени.

Цель работы – сравнение пигментного аппарата растений *Saxifraga oppositifolia* разных жизненных форм.

Работа выполнена в арктической тундре в районе пос. Баренцбург (78°04' с. ш., 14°12' в. д., архипелаг Шпицберген) в течение вегетационных сезонов 2007 – 2010 гг. Пробы листьев *S. oppositifolia* разных жизненных форм, достигших зрелости, отбирали в фазе цветения в 3–4-кратной биологической повторности в различных местообитаниях. Содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом (СФ-26, Россия) в спиртовой вытяжке по оптической плотности в максимумах поглощения хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов [1, 5]. Долю хлорофиллов в ССК (светособирающий комплекс) рассчитывали, приняв, что практически весь хлорофилл *b* находится в ССК и соотношение хлорофиллов *a/b* в нем равно 1,2 [5, 6].

Проведенное исследование показало, что пигментный аппарат двух исследуемых форм *S. oppositifolia* достоверно не различается. Можно отметить лишь незначительную тенденцию увеличения содержания хлорофиллов и каротиноидов у растений простратной жизненной формы. По величине соотношений хлорофиллов *a/b*, хлорофиллы/каротиноиды и размерам ССК растения подушковидной формы показали меньшее светлюбие, чем растения простратной формы, что согласуется и с различиями в организации их ассимилирующей системы. Ранее было показано, что у этих двух форм одинаковой оказалась и интенсивность фотосинтеза [4]. Для различных форм *Saxifraga oppositifolia* в Альпах, существенно различающихся по продолжительности вегетационного сезона, было показано, что ускоренное развитие растений нивальных экотопов связано с различиями в активности ферментов.

Наши исследования показали, что функциональная активность не связана с типом морфологической жизненной формы. Это подтверждается высоким уровнем пластичности *S. oppositifolia* на уровне морфоформы: адаптации к локальным условиям не затрагивают принципиальных изменений в фотосинтетическом аппарате. Вопрос о существовании функциональных форм, аналогичных альпийским, требует специального исследования.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф., Попова И.А., Королева О.Я. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Ботан. журн. 1978. Т. 63. С. 1586–1592.

2. Скиткина А.А. Морфолого-биологические особенности и экология камнеломок Кольского полуострова. Л.: Наука, 1978. 122 с.
3. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные труды. М., 2008. 580 с.
4. Kume A., Nakatsubo T., Bekku Y., Masuzawa T. Ecological Significance of Different Growth Forms of Purple Saxifrage, *Saxifraga oppositifolia* L., in the High Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard // Arctic and Alpine Research. 1999. Vol. 31. № 1. P. 27–33.
5. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and Carotenoids – Pigments of Photosynthetic Biomembranes // Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
6. Maslova T.G., Popova L.A. Adaptive Properties of the Plant Pigment Systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. P. 195–203.
7. Rønning O.I. The Flora of Svalbard. Oslo: Norsk Polarinstitut, 1996. 184 p.

## MORPHOLOGICAL VARIATION OF *ZOSTERA MARINA* L. ON THE WHITE SEA COASTS

Markovskaya E. F., Shklyarevich G.A., Sergienko L.A., Starodubtceva A.A.

Petrozavodsk State University. E-mail: botanika@psu.karelia.ru

Abstract. For White Sea coasts, different authors, depending on their point of view on the volume of species in the genus *Zostera* L., lists several species: *Z. marina* L., *Z. nana* Rotb., *Z. angustifolia* (Hornem.) Reichenb., *Z. marina* subsp. *marina*, *Z. marina* subsp. *hornemanniana* (Tutin) Lemke, *Z. marina* L. var. *angustifolia* Hornem., *Z. hornemanniana* Tutin. Our research was carried out in 2005–2010 on the coasts of White Sea. Studies of morphological variability of aboveground parts of plants showed that within a single plant, depending on the depth of their growth, substrate, water salinity and climatic conditions, there is the wide variation of such characters as plant height, length and width of leaf and leaf area. The variation coefficient of these parameters is above 20 %. Based both on literature data and own data, the hypothesis of dominance in the habitat of the genus *Zostera*, only one species – *Z. marina* is suggested.

## К ВОПРОСУ О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *ZOSTERA MARINA* L. НА ПОБЕРЕЖЬЯХ БЕЛОГО МОРЯ

Марковская Е.Ф., Шкляревич Г.А., Сергиенко Л.А., Стародубцева А.А.

Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Ленина, 33, E-mail: botanika@psu.karelia.ru

В последнее десятилетие значительно возрос интерес ученых к вопросам экологии, биологии и распространения морских трав, относящихся к роду *Zostera*. Произрастая на подвижных рыхлых грунтах, где не могут поселиться другие виды макрофитобентоса, заросли zostеры стабилизируют их и таким образом укрепляют грунт от размывания. Популяции zostеры отличаются богатством эпифауны и инфауны беспозвоночных, являясь важным блоком трофических звеньев в экосистемах прибрежных зон. Луга zostеры служат излюбленным местом нереста, надежного убежища и нагула молоди многих беспозвоночных и некоторых промысловых рыб, в частности сельди. Листья и побеги *Zostera marina* имеют большое значение в питании гусей и лебедей, останавливающих для восстановления сил на весеннем и осеннем пролете в Белом море [24].

В 30-х годах 20 века в северной части Атлантического океана наблюдалась массовая гибель zostеры [13, 35]. В литературе обсуждаются различные причины этой биологической катастрофы, повлекшей за собой нарушение трофических связей и целую цепочку последствий. Причиной эпидемии могли быть паразитические микроорганизмы – микомиксины *Labyrinthula zosterae* Porter et Muchlstein [35, 37]. Многие исследователи указывают, что определенные неблагоприятные экологические условия, преобладающие в те годы, возможно, привели к повышению восприимчивости zostеры к паразитам [15, 28, 34]. Например, действие повышенных температур может снижать уровень защитных фенольных соединений в клетках zostеры [28]. Позже в 1934–1937 гг. *Labyrinthula zosterae* был обнаружен в Черном море, что, по мнению авторов, могло быть причиной гибели zostеры и в этом бассейне [2, 15].

Массовая гибель zostеры морской в 30-е годы в морях Атлантического океана не коснулась беломорских популяций этого вида, вероятно, вследствие их изолированности [1]. Однако в 60-е годы на Белом море также наблюдалась массовая гибель zostеры, где до этого она встречалась повсеместно [3, 13]. По времени массовая гибель zostеры совпала со строительством электростанций и заполнением искусственных водохранилищ, которые в течение нескольких лет забирали воду рек (Нива, Ковда, Кемь), впадавших в море и поставлявших в него пресную воду. В период с 1936 по 1966 гг. на Белом море появились 4 новые водохранилища (Имандровское, Князегубское, Иовское, Кумское). В результате, в западной части Белого моря, оказался зарегулирован гигантский водосборный бассейн – практически все основные реки от Нивы до Беломоро-Балтийского канала [20]. Как показали исследования, *Labyrintula zosterae* не выдерживает опреснения, обитает при солёности воды 22–40 ‰ [32] и своим массовым распространением обязан повышению солёности воды. Zosterу ранее в этом регионе спасали от него обильные весенние паводки [20].

По другой гипотезе, гибель zostеры связана с её обильным цветением летом 1960 г., что очень редко происходит на Белом море. Особенно обильно цвела zostера, произраставшая в зоне сублиторали. На одном растении могло быть по 10 и более соцветий. Осенью этого же года произошло массовое отмирание побегов. Летом 1961 г. на побережьях встречались единичные проростки zostеры, восстановления не наблюдалось [10].

Начиная с 1965 г., на Белом море происходит процесс восстановления популяции этого вида [2, 5]. Однако в 1975 г. вновь были обнаружены пораженные *Labyrintula* sp. побеги zostеры вдоль всего побережья от Кандалакши до южного побережья Онежского залива и Соловецких островов [3]. На данный момент процесс восстановления зарослей zostеры на Белом море продолжается [20, 25]. Причины гибели вида до настоящего времени обсуждаются в литературе.

*Zostera marina* L. – zostера морская, взморник морской, морская трава. Класс *Liliopsida*, *Monocotyledones*, порядок *Najadales*, семейство *Zosteraceae* [19, 23].

*Zostera marina* – многолетник, который иногда образует однолетние формы. Некоторые авторы выделяют однолетние формы как отдельный вид *Z. angustifolia*, однако специальные исследования на побережье Нидерландов показали, что однолетние формы могут сменяться двулетними или многолетними [32, 36]. Для Белого моря некоторыми авторами приводятся и другие виды zostеры. Так В.В. Кузнецов, Л.А. Зенкевич и Н. С. Гасевская указывают для Белого моря и *Z. nana* Roth., Н.Н. Цвелев – *Z. hornemanniana* Tutin (*Z. angustifolia* (Hornem) Reichenb.) [6, 12, 14, 23]. Для Карелии А.В. Кравченко [11] указывает *Z. angustifolia*, как обычный массовый вид для Кемского, Выгозерского и Топозерского флористических районов, в этих же районах отмечена и *Z. marina*. Вид *Z. angustifolia* также указывается для Соловецкого архипелага [9]. *Z. angustifolia* отличается от *Z. marina* лишь линейными размерами листовой пластинки, а *Z. nana* отличается от *Z. marina* как размерами, так и формой верхушки листа – у *Z. marina* ширина листа более от 2,0 до 9,0 мм, верхушка листа округлая, у *Z. nana* ширина листа от 0,5 мм до 2,0 мм, верхушка листа выемчатая (табл. 1). Наиболее значимое отличие *Z. angustifolia* и *Z. nana* от *Z. marina* в экологии видов: два первых – стеногонные, стеногалинные мелководные формы, предпочитающие мелководные «ванны», заполненные водой даже в максимальный отлив, а *Z. marina* – эвритопный, эвригалинный вид, с более широкой экологической амплитудой, легко заселяющий разнообразные донные субстраты и предпочитающий небольшие возвышения между «ваннами» в отлив.

Таблица 1. Некоторые диагностические признаки видов рода *Zostera* [14, 17, 22]

Признак	<i>Z. marina</i>	<i>Z. angustifolia</i> ( <i>Z. hornemanniana</i> )	<i>Z. nana</i>
Ширина листа, мм	2–9	1,5–3	0,5–2
Число жилок	3–7	3	1–3
Верхушка листа	округлая		выемчатая
Длина листа, см	50	до 50 (100)	10–20
Характер влагалища	замкнутое	замкнутое	расщепленное
Строение пестика	столбик вдвое длиннее рыльца	столбик почти равен рыльцу	
Длина шлода, мм	3–3,5	2–3	2
Поверхность шлода	бороздчатые	бороздчатые	гладкие
Длина стебля, см	60–150	до 150	10–40

Для уточнения видового состава zostеры в районе Беломорской биостанции МГУ в 1978 г. В.Н. Вехов и Г.А. Пронькина [4] провели исследование морфологической изменчивости ряда ее признаков. Установлено, что на длину и ширину листа может влиять глубина произрастания. Для доказательства этого положения были проведены опыты по пересадке литоральных растений в сублитораль; уже через два месяца пересаженные растения имели листья большей длины, чем контрольные. Исследование показало, что многие из диагностических признаков (длина листа, ширина листа, число жилок, расстояние от боковых жилок до края листа, форма верхушки листа, отношение ширины соцветия к ширине ножки соцветия) варьируют в очень широких пределах и применять их в качестве диагностических нецелесообразно. Этот анализ позволил авторам сделать вывод, что вид *Z. nana* указан для Белого моря ошибочно, а два вида *Z. marina* и *Z. hornemanniana* отличить по вегетативным признакам не представляется возможным. Проведенный авторами предварительный анализ морфологического строения пестиков показал, что в одном соцветии могут находиться пестики с различным соотношением длин столбиков и рылец. В период с 1972 по 2009 гг. *Z. nana* не была отмечена на западном побережье Белого моря от вершины Кандалакшского залива до Кондострова в Онежском заливе [1, 24].

В наших исследованиях [18] максимальная длина растения составляет 60 см, минимальная – 4 см. Такие небольшие размеры растений связаны, в первую очередь, с небольшим диапазоном глубины (литораль – верхняя сублитораль) исследования. Биометрические размеры листьев варьируют в широком диапазоне и, в большей степени, это касается длины листа (табл. 2). Коэффициент вариации длины листа изменяется от 37,6 до 56,3 % в разных точках исследования. Показано, что у растений из Коровьей губы ширина листьев на одном растении варьирует от 2,0 до 4,0 мм. Более широкие листья у сублиторальных растений были отмечены на трансекте около д. Лувсньга: в среднем горизонте литорали они имеют ширину в среднем  $1,6 \pm 0,3$  мм; а на сублиторали –  $3,1 \pm 0,7$  мм. Увеличение ширины листа также может являться морфологической адаптацией к пониженной освещенности.

Полученные нами данные по площади листа и суммарной площади листьев одного побега показали, что эти показатели увеличиваются с глубиной произрастания, что сопровождается снижением освещенности. Эти данные свидетельствуют о сходстве реакции водных и наземных растений на снижение освещенности. По данным В.Н. Вехова и Г.А. Пронькиной [4] особенно крупные растения встречаются возле русел рек. Листья у них могут достигать 2 м. В опытах В.Н. Вехова и Г.А. Пронькиной [4] было показано, что длина листовых пластинок зависит от глубины произрастания растений. Ширина листа также изменяется с глубиной, но этот параметр в значительной степени зависит и от других факторов: характера грунта, наличия опреснения [4, 18, 25]. Аналогично морфологическим параметрам изменяются и анатомо-метрические характеристики: толщина эпидермиса, кутикулы, размеры клеток хлоропластов, механических тканей и объем воздушных полостей. Причем, наиболее варьирующими и сходными с величиной вариабельности морфологических параметров листа являются параметры воздушных полостей (объем и линейные размеры:  $C_v$  – выше 50 %) [8].

Таблица 2. Коэффициент вариации некоторых характеристик zostеры

$C_v$ , %	Вехов, Пронькина, 1983	Стародубцева, 2011
Высота побега, %	–	19,8–41,0
Длина листа, %	9,2–31,8	37,6–56,3
Ширина листа, %	5,5–29,3	12,0–35,0

Полученные данные показали, что высокий уровень морфологической изменчивости свидетельствует о большой сложности использования биометрических показателей вегетативных органов в качестве параметров видовой характеристики [4]. Эти отличия затруднительны для использования при выделении видов, произрастающих в динамичных условиях приморской полосы арктических морей, и Белого моря в особенности.

В литературе на основании внутривидовой изменчивости морфологических характеристик растений, произрастающих в широком диапазоне условий, выделяют морфотипы. Как правило, у морских трав выделяют два морфотипа: мелколистный и крупнолистный. Авторы высказывают гипотезу о различных факторах, вызывающих различия между морфотипами, которыми могут быть характер грунта (ил или песок), глубина произрастания, условия освещенности [33]. Крупнолистный морфотип произрастает в нижнем горизонте литорали и сублиторали, а мелколистный в сред-



нем горизонте литорали. Считается, что увеличение длины листа является морфологической адаптацией к пониженной освещенности. Морфотипы могут отличаться по анатомическим, физиологическим, биохимическим и генетическим параметрам [28, 32, 33]. В нашей работе и работах других авторов на Белом море также выявлены различия между растениями zostеры на литорали и сублиторали, однако между двумя этими формами существует плавный переход. В.Н. Веховым и Г.А. Пронькиной [4] было показано, что при пересадке особой zostеры из литорали в сублитораль и наоборот, биометрические параметры растений изменяются адекватно условиям выращивания. Возможно, в более южных морях дифференцировка морфотипов более выражена, и различия выявляются и на генетическом уровне.

Таким образом, убедительных доказательств о существовании на территории Белого моря нескольких видов zostеры нет. Мы принимаем вид *Z. marina* L. и приводим его краткую синонимистику – *Zostera marina* L., 1753, Sp.pl.: 968; Юз., 1934, Фл. СССР, 1 6 266; Толм., 1960, Аркт.фл. СССР, 1 : 88; Hulten, 1968, Fl. Alaska a. neighb. terr.: 69; Кравченко, 2007, Конспект Флоры Карелии: 297., Юрцев и др., 2010, Конспект флоры Чукотской тундры: 68.

Наши данные показывают широкую морфологическую пластичность растений, относящихся к *Z. marina*. Вполне вероятно, что во время массовой гибели zostеры на Белом море совпадение таких событий, как расселение паразитического организма *Labyrinthula zosterae*, продолжающегося эвстатическое поднятие берегов западного побережья Белого моря, понизившее уровень моря, привели к вымиранию мелководных форм рода *Zostera*, и благодаря своей морфологической пластичности в подходящих местообитаниях остался более глубоководный вид *Z. marina*. В литературе отмечается тот факт, что до настоящего времени отсутствуют растения больших размеров, которые были широко представлены на побережье до гибели zostеры. Но, поскольку приморская полоса является ареной видообразования [7, 18], имеется некоторое противоречие, которое может быть выяснено при использовании методов молекулярной генетики.

*Работа выполнена при финансовой поддержке грантов № 3832 «Морфологические и физиологические аспекты видообразования и формирования адаптационных стратегий видов в прибрежных экосистемах приливных морей Голарктики и Арктики» в рамках АВИЦП «Развитие научного потенциала высшей школы» и «Морфолого-физиологические показатели лишайников и сосудистых растений для оценки и прогнозирования состояния прибрежно-водной среды» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК 14.740.11.0300).*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Белое море и биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Исследование фауны морей. Вып. 42 (50) СПб., 1995. Ч. 1. 249 с.
2. Вехов В.И. Восстановление зарослей zostеры на Белом море // Биология Белого моря. Труды Беломорской биологической станции МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1970. Т. 3. С. 149–153.
3. Вехов В.И. Зостера морская (*Zostera marina* L.) Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1992. 144 с.
4. Вехов В.И., Пронькина Г.А. Изменчивость *Zostera marina* L. на Белом море // Труды Беломорской биологической станции МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1983. С. 118–133.
5. Возжисская В.Б. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука, 1986. 188 с.
6. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Наука, 1963. 739 с.
7. Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул, Издательство «Азбука», 2004. 228 с.
8. Куреева Е.В. Влияние глубины произрастания на строение листа морской травы *Zostera marina* L. // Экология моря. 2002. Вып. 60. С. 33–38.
9. Киселева К.В. Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. Моск. гос. ун-т. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 161–174.
10. Колеватова Г.А. Некоторые результаты наблюдений над зарослями zostеры в районе губы Чула // Проблемы моря и внутренних водоемов Карелии. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 1. С. 149–152.
11. Кравченко А.В. О своеобразии систематической и географической структуры флоры островов Онежского залива Белого моря // Биогеография Карелии. Труды КарНЦ РАН. Сер.: Биология. Петрозаводск. 2005. Вып. 7. С. 87–102.
12. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.

13. Кузнецов В.В., Матвеева Т.А. К биологическим особенностям zostеры Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водосмов Карелии. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 1. С. 145–149.
14. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. Гасвская Н.С. (ред.) М.: Советская наука, 1948. 740 с.
15. Садогурский С.И. Отмирание зарослей *Zostera marina* L. у Сары-Булатских островов (Каркинитский залив, Черное море) // Заповідна справа в Україні. 1999. Т. 5. Вып. 2. С. 17–22.
16. Сергиенко Л.А. Флора и растительность побережий Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск, 2008. 225 с.
17. Станков С.С. Определитель высших растений Европейской части СССР М.: Советская наука, 1959. 743 с.
18. Стародубцева А.А. Экология, физиология и продуктивность zostеры морской *Zostera marina* L. на Белом море // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ПетрГУ. Санкт-Петербург, 2011. 24 с.
19. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.–Л.: Наука, 1966. 611с.
20. Телегин А.В. Современное состояние поселений zostеры морской (*Zostera marina* L.) в губе Бабье море (Кандалакшский залив Белого моря) // Матер. IV–V Междун. семинаров «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей». Кандалакша, 19 июля 1999 г., 18 июля 2000 г. СПб.: Изд-во РГГМУ, 2000. С. 118–125.
21. Толмачев А.П. Арктическая флора СССР: в 6 т. Л.: Наука, 1960–1971. С. 88.
22. Флора Европейской части СССР: [в 11 т.] / под ред. А.А. Федорова. Т. 4 Покрытосеменные двудольные, однодольные / [Н.Д. Агапова и др.; ред Ю.Д. Гусев]. Л., 1979. 355 с.
23. Цвелев Н.Н. Семейство взморниковые (*Zosteraceae*) / Н.Н. Цвелев // Жизнь растений в 6 т. Т. 6: Цветковые растения / А.Л. Тахтаджян, З. Т. Артюшенко, И.А. Грудзинская и др. М.: Просвещение, 1982. С. 39–41.
24. Шкляревич Г.А. О некоторых сторонах биологии *Zostera marina* L. на литорали островов в вершине Кандалакшского залива // Природа заповедников РСФСР и ее изменения под влиянием естественных и антропогенных факторов. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: 1982. С. 76–89.
25. Шкляревич Г.А., Сергиенко Л.А. Особенности экологии *Zostera marina* L., обитающей на литорали о. Ряшкво (Северный архипелаг Кандалакшского залива Белого моря) // Матер. VI–VII Международ. семинаров «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей». Кандалакша, 18 июля 2002 г., 17 июля 2003 г.: Часть I. Комплексное управление прибрежными зонами. Роль заповедников в обеспечении устойчивого развития прибрежной зоны северных морей. СПб.: Изд-во РГГМУ, 2004. С. 134–139.
26. Юзепчук С.В. Флора СССР в 30 т. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1969. С. 266.
27. Юрцев Б.А., Королева Т.М., Петровский В.В., Жукова И.Г., Полозова Т.Г., Каменин А.Е. Конспект флоры Чукотской тундры. Санкт-Петербург. Изд-во ВВМ, 2010. 628 с.
28. Aarts T. L. The wasting disease and the effect of abiotic factors (light-intensity, temperature, salinity) and infection with *Labirintula zosterae* on the phenolic content of *Zostera marina* / T.L. Aarts, J.D. Degroot, L.H.T. Vergeer // Aquatic Botany. 1995. Vol. 52. № 1–2. P. 35–44.
29. Brun P. G. Clonal building, simple growth rules and phylloclimatic as key steps to develop functional-structural seagrass models // Marine Ecology Progress Series. 2006. Vol. 323. P. 133–148.
30. Hughes A. R. Morphological and physiological variation among seagrass (*Zostera marina*) genotypes // Oecologia. 2009. Vol. 159. P. 725–733.
31. Hulthen E. Flora of Alaska and Neighboring Territories. Stanford University Press, Stanford, California. 1968. 1008 p.
32. Larkum A. Seagrasses: biology, ecology and conservation / A. Larkum, R. Orth, C. Duarte. Netherlands: Springer, 2006. 690 p.
33. Peralta G. Morphological and physiological differences between two morphotypes of *Zostera noltii* Hornem. From the south western Iberian Peninsula // Helgol. Mar. Res. 2000. Vol. 54. P. 80–86.
34. Ralph P. J. Impact of the wasting disease pathogen, *Labirintula zosterae*, on the photobiology of eelgrass *Zostera marina* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. Vol. 226. P. 265–271.
35. Renn C. E. The Wasting Disease of *Zostera marina* // Biological Bulletin. 1936. Vol. 70. № 1. P. 148–158.
36. Robertson A.I. Disturbance by ice and life history adaptations of the seagrass *Zostera marina* // Marine Biology. 1984. Vol. 80. P. 131–141.
37. Tutin T.G. The autecology of *Zostera marina* in relation to its wasting disease // New Phytologist. 1938. Vol. 37. № 1. P. 50–71.

## CYTOGENETIC MECHANISMS OF MANIFESTATION THE PATTERNED WOOD OF KARELIAN BIRCH DURING LONG-TERM IN VITRO CULTIVATION

*Mashkina O.S.<sup>1,2</sup>, Butorina A.K.<sup>1</sup>, Tabatskaya T.M.<sup>2</sup>, Shchetinkin S.V.<sup>3</sup>*

<sup>1</sup> Voronezh State University. E-mail: olga\_mashkina@yahoo.com; <sup>2</sup> Research Institute of Forest Genetics and Breeding; <sup>3</sup> Branch of Federal state organization «Roslesozashita», «The Center of protection of forest of Voronezh region»

**Abstract.** Data of cytogenetically investigations of Karelian birch clone of patterned tall-growing forms with different duration of *in vitro* cultivation (1, 10, 11 and 18 years) are given. There was shown a positive correlation between patterned wood of birch and the level of mixoploidy of its somatic tissue, which is more displayed in plants received during the first years of cultivating of callus origin micro clone. Subsequently the intracellular selection leads to decrease the level of mixoploidy and, respectively, more late and less expressed of the patterned wood trait. We think that development of the character of patterned wood in Karelian birch considerably depends on mixoploidy level, which influences genetic heterogeneity of somatic tissue cells, changing their hormonal status and the character of gene expression.

## ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПРОЯВЛЕНИЯ УЗОРЧАТОСТИ ДРЕВЕСИНЫ У КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В ПРОЦЕССЕ ДЛИТЕЛЬНОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ *IN VITRO*

*Машикина О.С.<sup>1,2</sup>, Буторина А.К.<sup>1</sup>, Табацкая Т.М.<sup>2</sup>, Щетинкин С.В.<sup>3</sup>*

<sup>1</sup> Воронежский государственный университет, 394006 г. Воронеж, Университетская пл., 1, кафедра генетики, цитологии и биоинженерии. Тел. (4732)208876. E-mail: olga\_mashkina@yahoo.com

<sup>2</sup> ФГУП ЦНИИ лесной генетики и селекции, 394087 г. Воронеж, ул. Ломоносова, 105. Тел. (4732)539436. E-mail: ilgis@lesgen.vrn.ru

<sup>3</sup> Фитиал ФГУ «Российский центр заплаты леса»-«Центр заплаты леса Воронежской области», 394087 г. Воронеж, ул. Ломоносова, 105. Тел. (4732)35-71-45. E-mail: czl-voronezh@mail.ru

Повышенный интерес к изучению карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.) объясняется ее большой хозяйственной ценностью из-за высокодекоративной узорчатой текстуры древесины. В отличие от других представителей рода *Betula* L., для карельской березы на всех изучаемых уровнях организации (клеточном, хромосомном, тканевом, организменном) отмечается природная гетерогенность. На организменном уровне, например, это проявляется в большом формовом разнообразии, как по особенностям роста, так и по качеству и текстуре древесины. Формирование карельской березы происходило в экстремальных почвенно-климатических условиях, которые не могли не оказать влияния на ее морфо-биологические особенности и особенности метаболизма. Генетические ресурсы карельской березы довольно ограничены, а потребность в древесине высокая, что ставит перед лесоводами задачу разработки эффективных способов размножения ее узорчатых форм, для чего необходимо знание механизмов формирования узорчатости древесины и закономерностей наследования этого признака.

Природа узорчатости древесины до сих пор не ясна, несмотря на существование большого количества гипотез и предположений: вирусная (инфекционная) [13], интеграционная [6], гормональная [7], негормональная (нарушение углеводного обмена) [11], гибридогенная [1], эколого-генетическая [4] и др. Недостаточно изучен характер проявления этого ценного признака у микроразмноженных клонов, особенно после длительного культивирования *in vitro*. Как показали наши исследования [9,10], длительное культивирование (и микрочеренкование) *in vitro* является одним из эффективных подходов воспроизводства и сохранения (консервации *ex situ*) ценных генотипов карельской березы, а также представляет удобную модель для изучения механизмов проявления узорчатости древесины при вегетативном размножении.

Целью настоящих исследований явилось изучение цитогенетической стабильности, особенностей роста и характера проявления узорчатости древесины у растений одного и того же клона «А» каллусного происхождения узорчатой высокоствольной формы карельской березы в процессе длительного (свыше 18 лет) субкультивирования *in vitro*.

Известно, что при длительном субкультивировании растительной ткани (особенно каллусной) на средах, обогащенных фитогормонами цитокининовой или ауксиновой природы, с увеличением срока культивирования могут возникать и накапливаться значительные генетические изменения, обуславливаю-

щие нестабильность генома. Причем, даже оптимальный уровень растительных гормонов при длительном культивировании часто приводит к соматклональной или эпигенетической изменчивости растений.

Нами был предложен подход [9], уменьшающий вероятность возникновения соматклональной изменчивости при многолетнем субкультивировании: полное исключение фитогормонов из состава питательных сред. Длительное субкультивирование растений-регенерантов исходного клона осуществлялось с интервалом раз в 4–6 месяцев на безгормональной питательной среде  $\frac{1}{2}$  MS или  $\frac{1}{2}$  WPM с высадкой растений в питомник через год, 10 и 11 лет культивирования *in vitro*. Общий биологический возраст анализируемых растений (произрастающих в питомнике или находящихся в пробирочной культуре) составил 18 лет (табл., рис. 1).

Таблица. Морфометрическая и цитогенетическая характеристика растений клона Ia разной длительности культивирования *in vitro*

Анализируемые показатели	Длительность культивирования <i>in vitro</i> / возраст растений, лет			
	1/17	10/8	11/7	18/0
Число изученных растений	223	50	50	–
Высота растений, м	9,3±0,04	4,6±0,08	2,4±0,03	–
% низкорослых растений**	0,9	0,0	0,0	–
% многоствольных растений	66,0	0,0	0,0	–
% растений с признаками узорчатой древесины	100,0	48,0	20,0	–
Число делящихся клеток	2625	–	5024	1061
Патологии митоза (ПМ), %	4,3±0,7	–	1,3±0,1*	1,4±0,2*
Пределы варьирования ПМ, %	0,9–7,8	–	0,0–2,6	0,0–2,4
Уровень миксоплоидии	25,5±2,6	–	9,4±0,7*	9,6±1,1*

\* различия с исходным клоном (1 год культивирования *in vitro*) достоверны при  $P < 0,01$ ; \*\* – высота низкорослых растений в 9-летнем возрасте – 1,5–2,7 м.

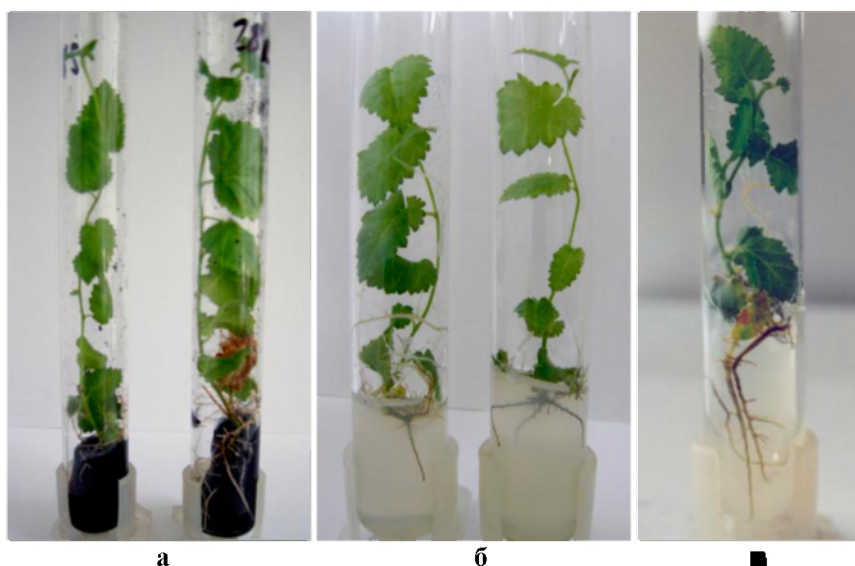


Рисунок 1. Общий вид микрорастений клонов карельской березы длительного (18 лет) срока культивирования *in vitro*.

а – клон Ia высокоствольной формы; б – клон Tr. триплоидной высокоствольной формы; в – клон А полукустовидной формы

Цитогенетическую стабильность оценивали по частоте патологий митоза (процент клеток с нарушениями в мета-, ана-, телофазе митоза от общего числа просмотренных делящихся клеток) в листовой меристеме и уровню миксоплоидии (процент клеток с числом хромосом, отклоняющимся от модального диплоидного,  $2n=2x=28$ ). Об узорчатости древесины и степени ее выраженности судили по косвенным показателям (наличию и величине вздутий на внешней поверхности ствола), а также по данным анатомического анализа.



Результаты исследований показали, что растения исходного клона, высаженные в питомник после одного года культивирования *in vitro*, характеризовались более высокой фенотипической и цитогенетической неоднородностью (а, следовательно, и генетической гетерогенностью соматической ткани) по сравнению с растениями длительного (10–18 лет) срока культивирования (табл., рис. 2 и 3). Это может быть связано с клеточной и тканевой селекцией клона каллусного происхождения в процессе его многолетнего культивирования на безгормональной питательной среде. Наряду с типичными по росту растениями, отмечено появление отдельных карликов (с частотой 0,9 %) и значительного количества (66 %) многоствольных рамет. Ценным свойством явилось раннее (с 3–5 лет), полное (у всех деревьев к 5–8-летнему возрасту) и хорошо выраженное проявление внешних признаков узорчатости древесины. Отмеченные особенности были характерны и для других клонов карельской березы каллусного происхождения (высокоствольной, полукустовидной и кустовидной форм). У растений, полученных из культуры меристем или выращенных по обычной технологии (семенным путем), признаки узорчатости проявляются позже – в 10–12 лет.

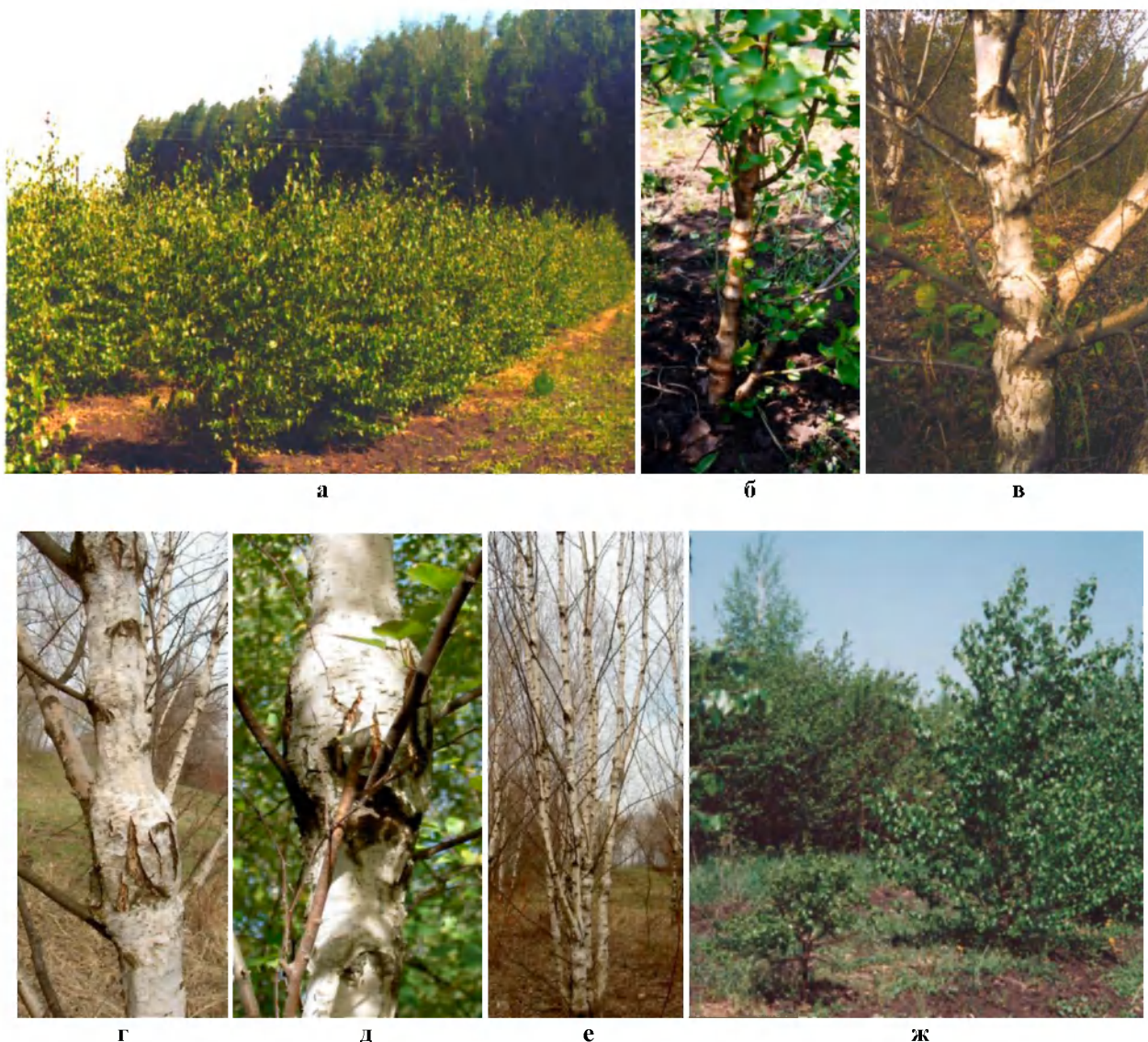


Рисунок 2. Общий вид плантационных культур (а) и отдельных рамет клона (б-ж) высокоствольной формы карельской березы, выращенных из растений-регенерантов каллусного происхождения после одного года культивирования *in vitro*. Семилукский питомник, Воронежская обл.

а – плантационные культуры в возрасте 5 лет; б-д – хорошо выраженные вздутия на поверхности ствола у растений-регенерантов в возрасте 5-ти (б), 6-ти (в), 16-ти (г) и 18-ти (д) лет; е-ж – соматоклональные варианты: многоствольная рамета в возрасте 16 лет (е) и карлик (на переднем плане) в возрасте 5 лет.

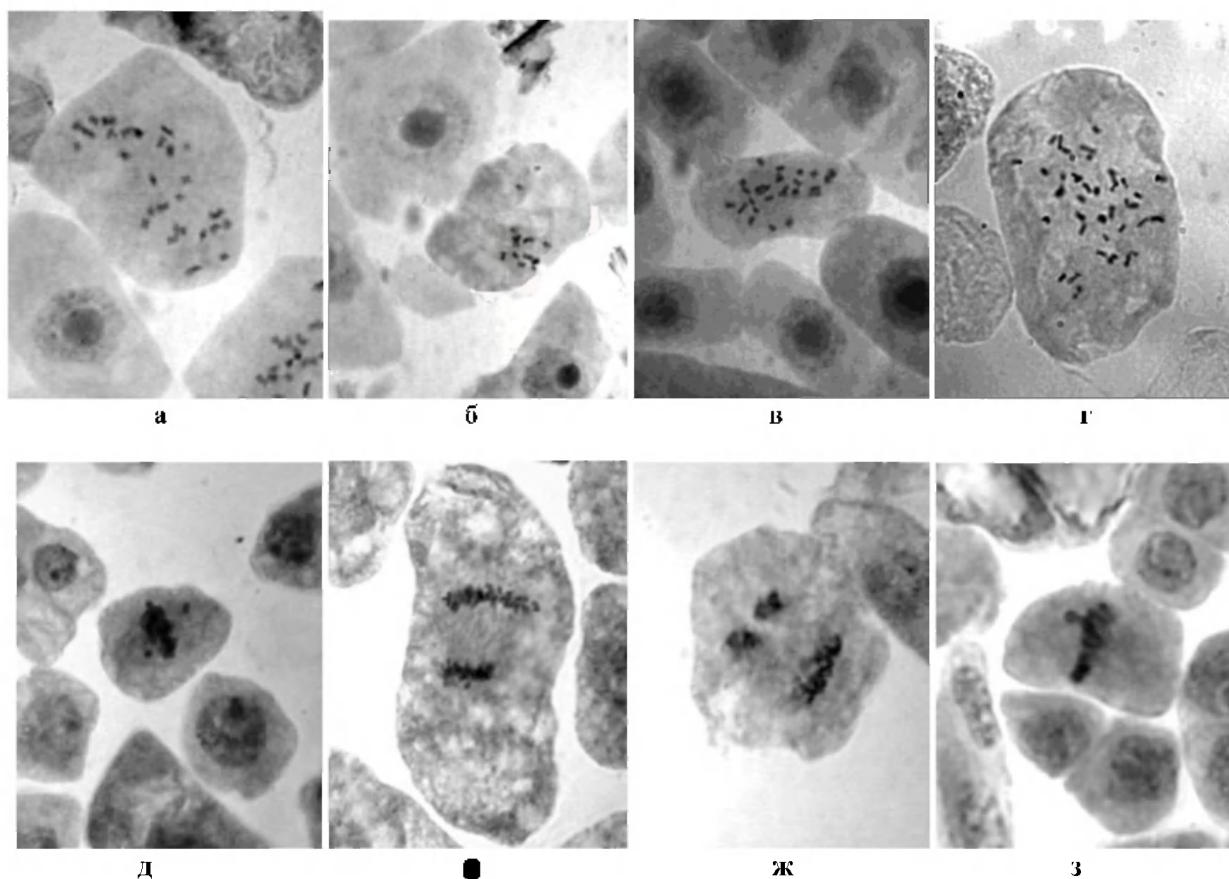


Рисунок 3. Примеры метафазных пластинок (а-г), типов патологий митоза (д-ж) и остаточное ядрышко (з), выявленных в клетках листовой меристемы миксополидного исходного клона 1а карельской березы, прошедшего один год субкультивирования *in vitro*. Увеличение 10х x 100х x 1,5х.

а –  $2n=2x=28$  (модальное диплоидное число хромосом); б–11 ( $n=3$ ); в – 24 ( $2n=4$ ); г – 34 ( $2n=6$ ); д – отставание хромосом в метакинезе; е – неравноценное расхождение хромосом в анафазе; ж – трехполюсный митоз; з – остаточное ядрышко в метафазе

Анатомическое изучение 3-летних растений-регенерантов подтвердило наличие у них аномальных структур стебля, характерных для узорчатой древесины: обширные участки паренхимной ткани и ложных годичных слоев, формирование ложно-широких лубо-древесинных лучей [15] (рис. 4). Причем, у растений каллусного происхождения аномальный гистогенез был более выражен по сравнению с растениями, полученными через культуру меристем. Особый интерес представляют выявленные в 1–3-летнем стебле специфические структуры – сфероиды, образующиеся в результате аномальной активности локальных групп инициалей латеральной меристемы – камбия. Производные таких камбиальных инициалей как бы закручены в спираль. Подобные структуры мы наблюдали в стебле карельской березы, березы повислой и ольхи черной, однако у растений-регенерантов в этом процессе участвуют значительно более многочисленные группы инициалей и диаметр «спиралей» в однолетнем стебле достигает 300–500 мкм. Образование сфероидов связано, по-видимому, с функционированием переходных по своему типу, укороченных, видоизмененных, с нарушенной пространственной ориентацией камбиальных клеток. Последнее обстоятельство может свидетельствовать о существенных нарушениях ploидности инициалей латеральной меристемы растений-регенерантов. Повторное изучение этих же растений-регенерантов в 18-летнем возрасте показало, что их древесина имеет хорошие декоративные свойства, связанные с формированием типичной узорчатой древесины карельской березы (рис. 5).

После длительного (10, 11 лет) культивирования *in vitro* не отмечено ни одного случая внутрислоновой изменчивости (отсутствуют карлики, все растения клона одноствольные), а также раннего проявления внешних признаков узорчатости (рис. 6). Первые внешние признаки узорчатости



начали проявляться с 6–7 лет у части рамет и были менее выражены по сравнению с растениями исходного клона того же возраста. Растения исходного клона были миксоплоидными (74,5±2,5 % диплоидных клеток и 25,5±2,6 % – анеуплоидных), что в целом характерно для карельской березы [2, 3]. С увеличением длительности культивирования наблюдалось существенное уменьшение частоты (в 3 раза) и спектра патологических митозов, а в результате этого, и уровня миксоплоидии (в 2,7 раза). Причем, только у исходного клона были отмечены случаи появления остаточных ядрышек на стадиях метафазы-телофазы митоза (рис. 3), присутствие которых рассматривают, как проявление эпигенетической изменчивости и связано с активностью генов рибосомальных цистронов, обычно ингибированных на этой стадии, что приводит к синтезу измененного состава белков.

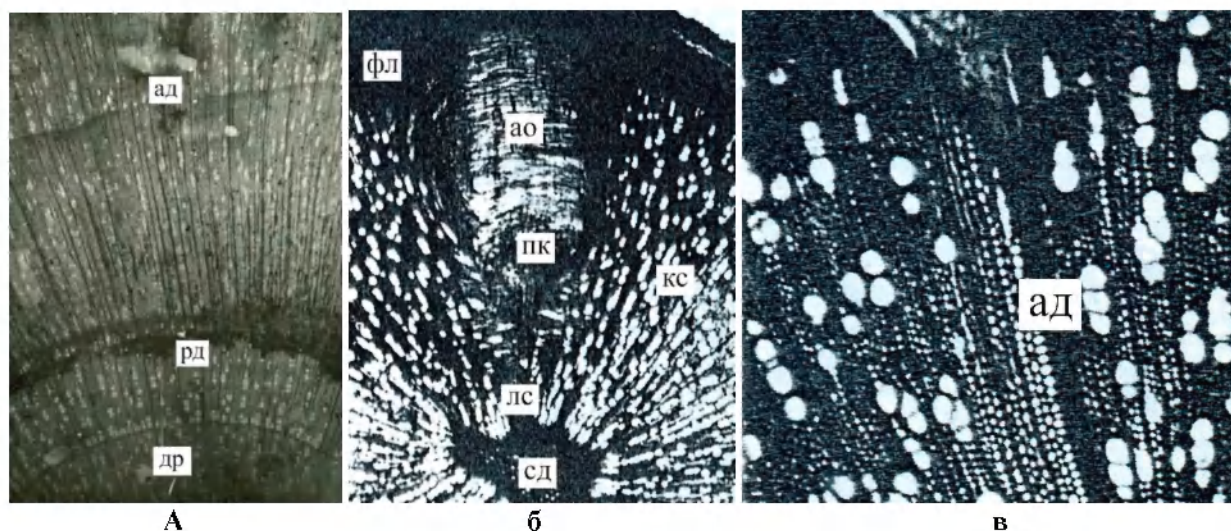


Рисунок 4. Анатомическая структура древесины (поперечные срезы) однолетних (б) и 3-летних (а,в) стеблей растений-регенерантов исходного клона карельской березы.

др – нормальная древесина, рд – раневая древесина, ад – anomальная древесина, ao – anomальное образование (сфероид), сд – сердцевина, пк-паренхимные клетки сфероида, фл – флоэма, кс – ксилема, лс – листовый след

На наш взгляд, причиной фенотипической и цитогенетической неоднородности рамет исходного клона явился целый комплекс факторов, связанных с биологическими особенностями карельской березы и вызванных условиями культивирования (стрессорирующими факторами). Это: наличие и реализация исходной (предсуществующей) гетерогенности (имеющейся в геноме узорчатых форм карельской березы по уровню плоидности и миксоплоидии, содержанию и балансу эндогенных гормонов и др.); отсутствие регулирующего влияния со стороны интактного растения; влияние модифицирующего или мутагенного действия условий культивирования (в частности фитогормонов, используемых нами на первых этапах культивирования); микроклональное размножение через каллусные культуры, характеризующиеся достаточно высоким уровнем геномной изменчивости, что могло привести к индукции дополнительной изменчивости при переходе клеток из дифференцированного к дедифференцированному состоянию.

Внутриклоновые различия выявлены и на гормональном уровне. У растений того же клона Ia, высаженных в питомник после одного года культивирования *in vitro*, отмечен более высокий уровень и удельный вес регуляторов роста индольной природы (ауксины) и меньший – ингибиторов роста фенольной природы по сравнению с растениями, высаженными в питомник после 11 лет культивирования *in vitro* [14].

Таким образом, узорчатость древесины у карельской березы положительно коррелирует со степенью миксоплоидии соматической ткани и ее гормональным статусом. Это дает нам возможность предположить, что на проявление признака узорчатости древесины у карельской березы существенное влияние оказывает уровень миксоплоидии, который обуславливает генетическую гетерогенность клеток соматической ткани, изменяющую их гормональный статус и характер экспрессии генов.

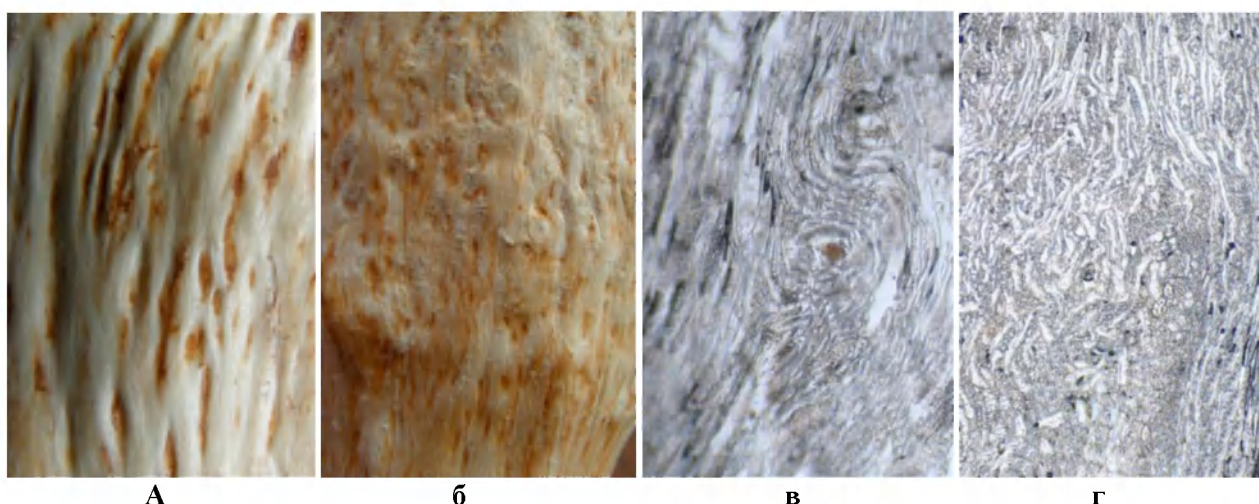


Рисунок 5. Ямчатая поверхность древесины под снятой корой (а,б), тангентальный срез узорчатой древесины (в,г) 18-летних деревьев карельской березы, выращенных из микрорастений после одного года культивирования *in vitro*.

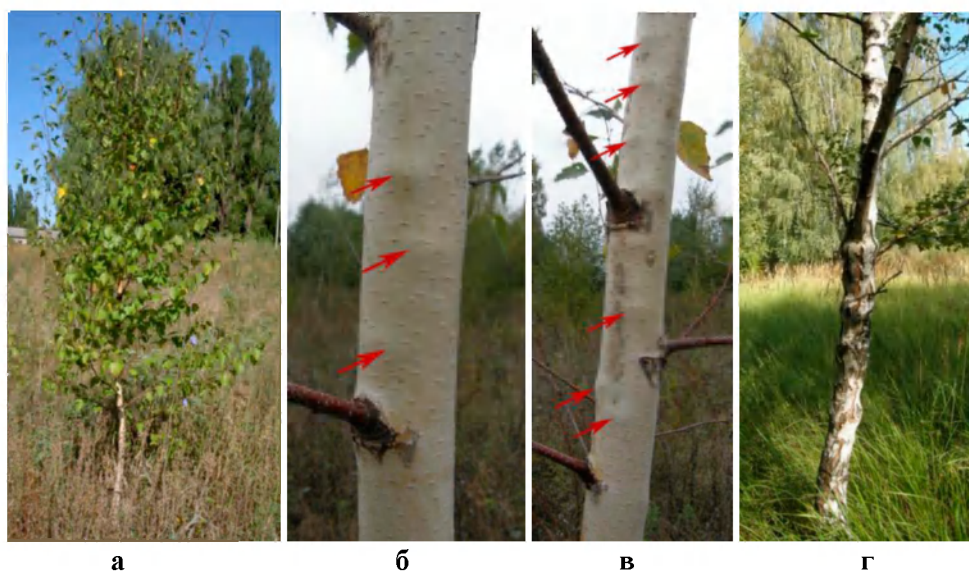


Рисунок 6. Общий вид одноствольных рамет клона высокоствольной формы карельской березы с различной степенью проявления внешних признаков узорчатости древесины после 10 лет культивирования *in vitro*. Семилукский питомник, Воронежская обл.

а – растение в возрасте 8 лет без внешних признаков узорчатости древесины; б,в – на стволах видны небольшие вздутия (указаны стрелками) – начало проявления внешних признаков узорчатости древесины в возрасте 8 лет (б) и 11 лет (в); хорошо выраженные вздутия на поверхности ствола у 11-летнего растения.

По мнению ряда ученых [5,8,12,16 и др.], формирование и проявление узорчатой древесины связано с наличием у карельской березы особого генотипа: присутствием специфического гена или скорее группы генов (полигенов) с количественным характером наследования, которые кодируют ее отличительные признаки. Известно, что формирование и проявление узорчатой древесины происходит в условиях специфического сочетания факторов внешней среды: температуры, освещенности, влажности и плодородия почвы. Это позволило рассматривать карельскую березу как экологическую форму березы повислой [4,11]. По данным Л.Л. Новицкой [11], нарушение углеводного обмена (избыточное содержание сахарозы – активного индуктора морфогенеза, в проводящей флоэме и камбиальной зоне) карельской березы вызывает образова-



ние специфических структурных изменений ткани, приводящих к узорчатой древесине, т. е. проявление признака узорчатости древесины находится под контролем целого комплекса генетических и средовых факторов.

Как показали наши исследования, различия в проявлении узорчатой древесины у клона разной длительности культивирования обусловлены как генетической изменчивостью (миксоплоидией тканей, различными цитогенетическими аномалиями в клетках), так и эпигенетической (изменением физиологического состояния клеток при воздействии экстремальных факторов окружающей среды).

Приводя к полиморфизму клеточных популяций по числу хромосом, миксоплоидия ведет также к изменениям состояния генов в связи с усложнением передачи сигналов от генов к признаку в ядрах разного уровня плоидности (диплоидных, гипо- и гиперанеуплоидных, гаплоидных), способным привести к гормональному дисбалансу и нарушению структуры ткани, что следует рассматривать как эпигенетические изменения, поскольку они не связаны с изменением структуры ДНК.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов О.Ю., Марковская Ю.А. Особенности генетической структуры березы карельской по гену *Cp1-2* // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения). Гомель: ИЛНАН Беларуси. 2003. Вып. 59. С.181–185.
2. Буторина А.К. Цитогенетика хозяйственно-ценных форм карельской березы // Генетика. 1985. Т. 21. №7. С. 1192–1198.
3. Буторина А.К. О природе узорчатости древесины у карельской березы // Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов. Воронеж: НИИЛГиС, 1993. С. 40–47.
4. Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* LM.: Наука, 2005. 269 с.
5. Ермаков В.И. Закономерности наследования текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 4–20.
6. Исаков Ю.И. О природе исключительно высокого фенотипического полиморфизма березы карельской // Генетика популяций. М., 1985. С. 65–66.
7. Косиченко П.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты дифференциации и диагностики узорчатости древесины березы карельской // Современные аспекты древесиноведения. Красноярск, 1987. С. 27–29.
8. Любавская А. Я. Карельская береза М.: Лесн. пром-ть., 1978. 58 с.
9. Машикина О.С., Табацкая Т.М., Стародубцева Л.М. Длительное микрочеренкование для масового клонального размножения карельской березы и тополя // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 6. С. 950–953.
10. Машикина О.С., Табацкая Т.М. Длительное культивирование в условиях *in vitro* как один из способов сохранения представителей ценного генофонда карельской березы // Достижения и проблемы лесной генетики и селекции. Воронеж: НИИЛГиС, 2010. С. 31–52.
11. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
12. Романовский М.С. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика. 1986. Т. 22. № 1. С. 86–94.
13. Сакс К.А. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 294–300.
14. Самсонова А.Е., Машикина О.С., Табацкая Т.М. Физиолого-биохимические особенности клонов карельской березы разной длительности культивирования в условиях *in vitro* // Современное состояние, проблемы и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе. Гомель: Институт леса НАН Беларуси. 2009. С.127–130.
15. Табацкая Т.М., Машикина О.С., Щетинкин С.В. Технология *in vitro* в создании плантационных культур карельской березы // Генетика и селекция – на службе лесу. Воронеж: НИИЛГиС, 1997. С. 63–66.
16. Ruden I. Om valbjork og endel andre unormale veddannelser hos bjork // Medd. Fra. Det. Norske Skogforsoksv. 1954. Bd. 43. № 12. S. 451–505.

## FEATURES OF LEAF STRUCTURAL ADAPTATION TO CLIMATE IN WHITE BIRCHES (*BETULA PENDULA* ROTH AND *B. PUBESCENS* EHRH.)

*Migalina S.V.*

The Botanical Garden, Urals Branch of Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia, E-mail: Fterry@mail.ru

**Abstract.** Climate depended changes of leaf parameters have been revealed in *B. pendula* and *B. pubescens* along latitude transect. Birch species differed in directions of morphological parameters changes along transect. Leaf sizes and venation parameters had no relations with wheather conditions, while leaf form depended on conditions of vegetation season. Interspecies differences of mesophyll structure and directions of mesophyll changes along transect have been defined. Investigations, which have been carried out in geographical cultures of birches, have proved the heritability of morphology and mesophyll structure of leaf in *B. pendula* and *B. pubescens*. It was concluded, that *B. pendula* u *B. pubescens* have different ways of adaptation of leaf structure to climate. All adaptive changes of leaf parameters provide photosynthesis level, necessary to life of *B. pendula* and *B. pubescens* under certain climatic conditions.

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНОЙ АДАПТАЦИИ ЛИСТА БЕЛЫХ БЕРЕЗ (*BETULA PENDULA* ROTH И *B.PUBESCENS* EHRH.) К КЛИМАТУ

*Мигалина С.В.*

Ботанический сад УРО РАН, г.Екатеринбург, ул. Билимбаевская, 32-а, тел 8(343)322-56-34. E-mail: Fterry@mail.ru

В основе формирования адаптивных реакций растений лежит изменение листовых параметров под воздействием факторов среды, которое является одним из направлений экологической адаптации фотосинтеза [12, 6, 8]. В этой связи целью данной работы было изучение закономерностей изменения морфологических параметров и структуры мезофилла *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль глобального климатического градиента. Исследования проводили в течение трех вегетационных сезонов в природных популяциях *Betula pendula* и *B. pubescens*, вдоль зональной трансекты протяженностью 1600 км, представляющей основные природно-климатические зоны Урала и Западной Сибири, а также в географических популяционных культурах берез, созданных на полусибирской основе.

Адаптивные изменения листового аппарата берез изучали на разных уровнях его организации. Морфологию листа оценивали на основе определения размерных параметров, параметров жилкования и параметров формы. Изучение структурной организации листа на тканевом и клеточном уровнях проводили с использованием методики определения количественных параметров мезофилла [1, 8].

*Betula pendula* и *B. pubescens* имеют обширный совместный ареал, но при этом различаются по своим экологическим свойствам [3]. Для *B. pendula* оптимальными являются экотопы с хорошо дренированными почвами, в то время как *B. pubescens* занимает ниши с достаточно увлажненными и более кислыми почвами. В северных районах Урала и Западной Сибири ареал *B. pubescens* включает лесотундру, а распространение *B. pendula* ограничено северотасжной подзоной. На юге в степной зоне доминирует *B. pendula*, в то время как произрастание *B. pubescens* приурочено к понижениям рельефа с более влажными почвами [5].

Анализ изменения размеров листа вдоль трансекты показал, что центральный участок зональной трансекты (южная тайга) являлся переломным для обоих видов берез. При этом *B. pendula* и *B. pubescens* имели противоположные направления изменения этих параметров при удалении от климатического оптимума. На северном и южном участках трансекты размеры листа у *B. pendula* увеличивались, у *B. pubescens*, напротив, имели минимальное значение. Погодные условия конкретного вегетационного сезона не отражались на изменении средних значений размеров листа у деревьев из разных климатических зон.

Показана связь размерных параметров листа берез с показателями климата. На северном участке трансекты у *B. pendula* обнаружена сильная отрицательная связь площади листа со среднемесячной температурой, а у *B. pubescens* – положительная (рис.). На южном участке трансекты у обоих видов характер этой связи менялся на противоположный. В южных районах размеры листа у

*B. pendula* отрицательно коррелировали со среднемноголетним количеством осадков, у *B. pubescens* положительно. На наш взгляд, разный характер зависимости размеров листьев от климатических факторов у *B. pendula* и *B. pubescens* связан с экологическими и физиологическими свойствами этих видов. Увеличение площади листа *B. pendula* при удалении от оптимальных для роста берез условий, является проявлением ее конкурентных свойств [9]. Напротив, редукция листа у *B. pubescens* связана с ее устойчивостью к экологическому стрессу [12], что позволяет ей успешно адаптироваться к низким температурам и продвигаться далеко на север.

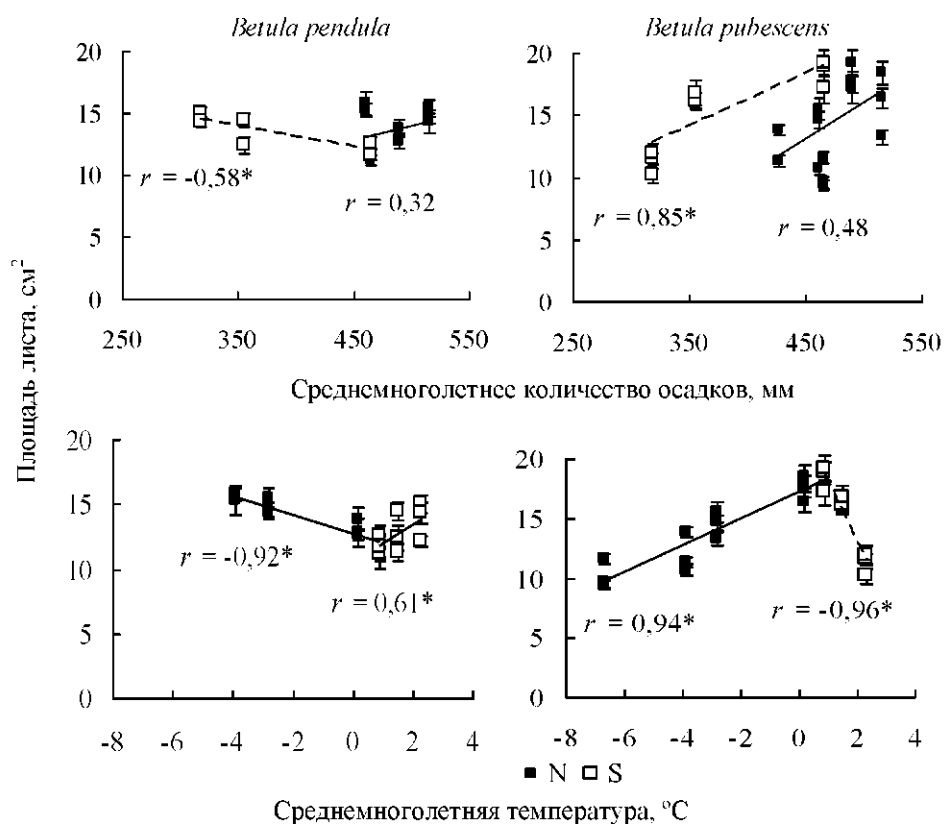


Рисунок. Связь площади листа *B. pendula* и *B. pubescens* со среднемноголетними параметрами климата.

N – северный участок трансекты (южная тайга-лесотундра), S – южный участок трансекты (южная тайга-степь). \*корреляции достоверны при  $p < 0,05$

Размеры листа являются производными от параметров системы жилкования [2]. Популяции, находящиеся на разных участках зональной трансекты, различались по средним значениям длин боковых жилок первого порядка, расстояний между ними и углам отхождения от центральной оси. У *B. pendula* в крайних точках широтного ряда увеличивались длины боковых жилок и расстояние между ними, при этом углы отхождения боковых жилок от центральной оси уменьшались. У *B. pubescens*, напротив, в северных и южных популяциях длины боковых жилок и расстояние между ними уменьшались. При этом углы ответвления увеличивались. Размеры боковых жилок первого порядка, расстояние между ними и углы ответвления от центральной оси вносят наибольший вклад в изменение величины листовой пластинки [5]. Поскольку у *B. pendula* и *B. pubescens* параметры жилкования изменялись сопряжено с размерами листа в различных направлениях в широтном ряду, можно предположить, что виды имели сходный механизм формирования листовой поверхности, который заключался в изменении размеров сегментов листа между крупными жилками.

Плотность жилкования листьев у обоих видов берез была связана с географическим положением популяции и не зависела от погодных условий сезона. Изученные виды берез имели разные

направления изменения плотности жилкования вдоль трансекты. У *B. pendula* в северных и южных популяциях плотность жилкования уменьшалась, что свидетельствует о сокращении механических и проводящих элементов и увеличении доли фотосинтетических тканей в листе. Напротив, у *B. pubescens* в южной и северной частях трансекты формировались листья с более высокой плотностью жилкования. Уменьшение плотности жилкования, прямо пропорциональной гидравлической проводимости листа [17] в условиях водного дефицита, у *B. pendula* может способствовать компенсаторному снижению скорости тока воды внутри листа и уменьшению испарения. У *B. pubescens* увеличение плотности жилкования в южной части трансекты свидетельствует о повышении гидравлической проводимости листа и усилении потока воды от магистральных проводящих путей к устьицам. В связи с этим распространение *B. pubescens* в районах с засушливым климатом приурочено к микропонижениям рельефа, где скапливаются запасы воды.

Нами также показано наличие у *B. pendula* и *B. pubescens* сильной отрицательной корреляции между площадью листа и численной плотностью жилкования [5], что свидетельствует о перераспределении массы листа между фотосинтетическими и структурными тканями [14].

Форма листа также определяется системой жилкования [2, 10]. *B. pendula* отличалась более высокими значениями коэффициента формы по сравнению с *B. pubescens*. Это означает, что лист *B. pendula* имеет более сложную форму, которая связана с большей вытянутостью верхней части листовой пластинки [4, 5]. У изученных видов берез не обнаружено связи между параметрами формы листа и географическим положением популяции, а также среднесезонными параметрами климата. При этом в отличие от размеров листа, параметры формы у обоих видов берез значительно различались между вегетационными сезонами (табл. 1). В условиях теплого и засушливого 2003 года оба вида формировали листья более округлой формы с меньшими значениями коэффициента формы.

Таблица 1. Влияние климатических и погодных условий района произрастания на изменение коэффициента формы листа ( $F2d$ ) берез

<i>Betula pendula</i>	<i>Betula pubescens</i>
Природные популяции	
$F_{год} = 57,5, p < 0,0001$ $F_{геогр} = 8,3, p < 0,0001$ $F_{взаим} = 7,9, p < 0,0001$	$F_{год} = 41,7, p < 0,0001$ $F_{геогр} = 8,0, p < 0,0001$ $F_{взаим} = 3,0, p < 0,0001$
Культуры	
$F_{год} = 96,6, p < 0,0001$ $F_{геогр} = 2,4, \text{нд}$ $F_{взаим} = 4,8, p < 0,0001$	$F_{год} = 82,3, p < 0,0001$ $F_{геогр} = 1,2, \text{нд}$ $F_{взаим} = 7,7, p < 0,0001$

Примечание – приведены значения критерия Фишера для оценки влияния погодных условий текущего сезона ( $F_{год}$ ), географического положения популяции ( $F_{геогр}$ ) и их взаимодействия ( $F_{взаим}$ ),  $p$  – уровень значимости критерия, нд – критерий не достоверен.

Поскольку форма листа может влиять на сопротивление пограничного слоя воздуха (прилегающего к листу) при диффузии газов и теплообмене [13], изменение параметров формы листа, на наш взгляд, может отражать акклиматизацию фотосинтетического аппарата к условиям сезона [5].

В культурах у обоих видов берез сохранялись закономерности изменения размеров, жилкования и формы листа вдоль зонального градиента.

Плотность листа (УППЛ), тесно связанная с важными физиологическими параметрами [16, 19], у обоих видов берез зависела от географического положения популяции (табл. 2). *B. pendula* и *B. pubescens* имели разные направления изменения вдоль зональной трансекты. Максимальные значения УППЛ у *B. pendula* отмечены в центральной части градиента, минимальные – в крайней северной точке трансекты. У *B. pubescens* УППЛ увеличивалась в северных популяциях. Кроме того, *B. pubescens* отличалась более высокими средними значениями плотности листа по сравнению с *B. pendula*.

Толщина листа тесно положительно коррелирует с объемом клеток мезофилла и количеством слоев этих клеток внутри листовой пластинки, таким образом определяя эффективность поглощения света ассимилирующей поверхностью [7]. Для *B. pubescens* отмечены более высокие средние значения толщины листа. У обоих видов берез толщина листа была связана с широтой произрастания (табл. 2) и увеличивалась вдоль трансекты в направлении с юга на север. При этом толщина листа у обоих видов берез не зависела от погодных условий сезона, но имела тесные корреляции с

температурными параметрами. В культурах значения данного параметра также увеличивались в северных происхождениях и отличались более высокими значениями у *B. pubescens*.

Размеры клеток мезофилла у обоих видов берез в значительной степени зависели от климата (табл. 2), что выражалось в их линейном 1,5–2–кратном увеличении вдоль трансекты в направлении с юга на север. При этом размеры клеток не зависели от погодных условий года (табл. 2). Виды берез различались по средним значениям объемов клеток. У *B. pubescens* во всех точках трансекты объемы клеток мезофилла были примерно на 20 % больше по сравнению с *B. pendula*.

Таблица 2. Влияние климатических условий района произрастания и погодных особенностей вегетационного сезона на изменение параметров мезоструктуры *B. pendula* и *B. pubescens* (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа)

	УШЛ	Тл	V <sub>ккл</sub>	Хл	N <sub>кл</sub>
<i>Betula pendula</i>					
Год	**	нд	нд	нд	***
Географическая широта	***	***	***	***	*
Географическая широта*год	нд	нд	нд	нд	**
<i>Betula pubescens</i>					
Год	нд	нд	нд	нд	***
Географическая широта	***	***	***	***	***
Географическая широта*год	нд	нд	нд	нд	*

Примечание: Тл – толщина листа, V<sub>ккл</sub> – объем клетки, Хл – число хлоропластов в клетке, N<sub>кл</sub> – количество клеток в единице площади листа. Звездочками обозначены уровни статистической значимости. Критерия: \*p < 0,05, \*\* p < 0,01, \*\*\* p < 0,001, нд – Критерий не имеет статистической значимости.

Количество хлоропластов в клетке, так же как размеры клеток, у обоих видов берез было тесно связано с параметрами климата и увеличивалось в северных широтах. При этом число хлоропластов не зависело от погодных условий сезона (табл. 2). Для *B. pubescens* отмечено более высокое число хлоропластов в клетках по сравнению с *B. pendula*.

Суммарный объем хлоропластов в объеме клетки у обоих видов берез уменьшался вдоль трансекты в направлении с юга на север и не различался между сезонами. Для *B. pendula* были характерны более высокие значения данного параметра по сравнению с *B. pubescens*.

Количество клеток на единицу площади листа у *B. pendula* и *B. pubescens* уменьшалось вдоль трансекты в направлении с юга на север и в значительной степени зависело от погодных условий года (табл. 2): в 2004 г. значения этого параметра были на 25 %, в 2003 г. – на 37 % меньше по сравнению с 2002 г. Для *B. pubescens* отмечены более низкие значения данного параметра по сравнению с *B. pendula*. В культурах сохранялись средние значения и закономерности изменения данного параметра в зависимости от широты происхождения и погодных условий сезона.

Внутрилистовая поверхность, образуемая суммарной поверхностью клеток мезофилла, определяет мезофилльное сопротивление диффузии CO<sub>2</sub> к центрам карбоксилирования и скорость фотосинтеза [11]. Индекс общей поверхности клеток (ИМК) в природных популяциях и культурах увеличивался в направлении с юга на север вдоль трансекты за счет значительного увеличения размеров клеток. При этом ИМК различался между сезонами. В 2003 и 2004 гг. у обоих видов суммарная поверхность клеточных мембран была ниже.

Индексы мембран хлоропластов (ИМХ) в популяциях и культурах *B. pendula* и *B. pubescens* увеличивались в зональном ряду в направлении с юга на север за счет значительного увеличения количества хлоропластов клеток. Индексы мембран хлоропластов также значительно различались между вегетационными сезонами. В 2003 и 2004 гг. значения данных параметров были ниже у обоих видов берез.

Нами показана связь параметров мезоструктуры с климатом и погодными условиями сезона. У обоих видов берез толщина листа, объемы клеток и число хлоропластов в клетке тесно отрицательно коррелировали с температурой воздуха. При этом объемы клеток и количество хлоропластов в них были положительно связаны с количеством осадков. Число хлоропластов на единицу площади листа, индексы мембран клеток и хлоропластов тесно положительно коррелировали с количеством осадков за год. У *B. pubescens*, кроме того, обнаружена отрицательная связь между ИМК и среднегодовыми значениями температуры.

В культурах сохранялись средние значения и направления изменения параметров мезоструктуры вдоль климатического градиента.

Интенсивность фотосинтеза, рассчитанная по содержанию азота в листьях [17], имела постоянные значения, за исключением самых крайних точек трансекты, где у обоих видов берез отмечены более высокие значения данного параметра.

Таким образом, *B. pendula* и *B. pubescens* имеют разные механизмы адаптации листового аппарата к климату. *B. pubescens*, как более стрессоустойчивый вид, приспосабливается к неблагоприятным условиям за счет редукции листовой поверхности, увеличения толщины и плотности листа в результате увеличения объемов клеток. *B. pendula* при ухудшении условий произрастания увеличивает листовую поверхность при постоянных значениях толщины и плотности листа, что связано с более высокой конкурентоспособностью данного вида.

Все адаптивные изменения листовых параметров направлены на поддержание уровня фотосинтеза, необходимого для жизнедеятельности данных видов берез в определенных климатических условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Бот. журнал. 2002. Т. 87. № 12. С. 17–28.
2. Корона В.В., Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. Екатеринбург.: УрО РАН, 2002. 222 с.
3. Махнев А.К. О внутривидовой изменчивости и популяционной структуре белых берез на Урале // Экология и физиология основных лесобразующих видов Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 3–14.
4. Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 128 с.
5. Мизалитина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вне климатического оптимума // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 5. С. 948–953.
6. Мокрошосов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5–30.
7. Пьянков В.И., Коштрачук А.В. Основные типы структурных перестроек мезофилла листа растений Восточного Памира при адаптации к высокогорным условиям // Физиология растений, 2003. Т. 50. С. 34–42.
8. Цельшикер Ю.И. Регуляция хлоропластов и ее значение для фотосинтеза // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 30–45.
9. Atkinson M.D. Biological flora of British Islands. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) *B. pubescens* Ehrh. // J. of Ecology, 1992. Vol. 80. №. 175. P. 837–870
10. Dengler N.G., Kang J. Vascular patterning and Leaf Shape // Current Opinion in Plant Biology, 2001. Vol. 4. P. 50–56.
11. Evans J.R., von Caemmerer S., Setchel B.A., Hudson G.S. The relationship between CO<sub>2</sub> transfer and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of rubisco // Aust. J. Plant Physiol., 1994. Vol. 21. P. 475–495.
12. Givnish T. J., Vermeij G. J. Sizes and shapes of liane leaves // Am. Nat., 1976. Vol. 100. P. 743–78.
13. Niinemets Ü, Sack L. Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials // Progress in Botany, 2006. Vol. 67. P. 385–419.
14. Niinemets Ü., Portsmouth A., Tobias M. Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: a neglected source of leaf physiological differentiation // Functional Ecology. 2007. Vol. 21. P. 28–40.
15. Nobel P.S. Internal leaf area and cellular CO<sub>2</sub> resistance: Photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species // Physiol. Plant., 1977. Vol. 40. P. 137–144.
16. Poorter H, Remkes C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate // Oecologia, 1990. Vol. 83. P. 553–559.
17. Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J. M., Gresham C., Volin J.C., Bowman W.D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes // Ecology. 1999. Vol. 80. P. 1955–1969.
18. Sack L., Frole K. Leaf Structural Diversity is Related to Hydraulic Capacity in Tropical Rain Forest Trees // Ecology. 2006. Vol. 87. P. 483–491.
19. Wright, I. J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Barusch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin F.S., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., J.J. Midgley, M.-L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V.I. Pyankov, C. Roumet, S.C. Thomas, Tjoelker M.G., Veneklaas E.J., Villar R. The worldwide leaf economics spectrum // Nature, 2004. Vol. 428. P. 821–827.

## EFFECT OF THE INTENSITY OF INTRASPECIFIC COMPETITION ON GROWTH AND RESISTANCE OF PHOTOPHILOUS AND SEMI-SHADE PINE SPECIES

*Milyutina I.I., Sudachkova N.E., Romanova L.I.*

V.N.Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia, E-mail: biochem@ksc.krasn.ru

**Abstract.** The dynamics of change in chlorophyll, hydrogen peroxide, glutathione, ascorbic and dehydroascorbic acid contents, as well as superoxide dismutase, catalase, peroxidase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities in the annual needles of the 26-year-old trees of *Pinus silvestris* L. and *Pinus sibirica* Du Tour. with an initial planting density of 0,5 and 128 thousand trees per hectare were investigated. It is shown that in densified stands of photophilous *Pinus silvestris* an oxidative stress effect is more pronounced compared to semi-shade *Pinus sibirica* and is accompanied by increasing of chlorophyll concentrations and a decrease (especially in the second half of vegetation period) of chlorophyll a:b ratio. The most essential feature of oxidative stress in the needles of *Pinus silvestris* from the high-density stands was the high activity of guaiacol peroxidase and glutathione reductase.

## ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ВНУТРИВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ НА РОСТ И УСТОЙЧИВОСТЬ СВЕТОЛЮБИВОГО И ТЕНЕВЫНОСЛИВОГО ВИДОВ СОСНЫ

*Мильютин И.И., Судачкова Н.Е., Романова Л.И.*

Институт леса им. В.Н. Сукачевы СО РАН, 660036 Красноярск, Академгородок  
Тел. (391)2494614, E-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Продуктивность лесных насаждений в большой степени зависит от действия неблагоприятных факторов среды. На формирование древостоев помимо абиотических и антропогенных стрессов всегда оказывают значительное влияние конкурентные взаимоотношения между отдельными особями в древостое, приводящие к естественному изреживанию насаждений. Начальная густота посадки определяет интенсивность конкурентных взаимоотношений между растениями, в густых насаждениях наблюдается более раннее развитие конкурентных отношений, негативно влияющих на скорость роста и накопление биомассы. Замедление роста и снижение интенсивности ксилотогенеза в густых посадках позволяет оценивать это состояние как стрессовое. Совокупность негативных воздействий на растения в густых посадках вследствие конкуренции за основные жизненные ресурсы вызывает состояние, обозначаемое как фитоценотический стресс [2]. Одним из основных стрессовых факторов выступает конкуренция за свет. Очевидно, что влияние этого фактора должно различаться для светолюбивых и теневыносливых видов, что прежде всего может отразиться на состоянии пигментного аппарата. Поскольку стрессовое состояние растений обычно сопровождается образованием активных форм кислорода (АФК), включающих свободные радикалы и перекиси, повреждающие клетки и ткани, растения выработали систему антиоксидантной защиты, включающую ряд ферментов и их субстратов.

В задачу исследования входило изучение содержания пигментов, ферментных систем, участвующих в антиоксидантной защите, а также ряда метаболитов, участвующих в контроле уровня свободных радикалов в хвое светолюбивого и теневыносливого видов сосны, произрастающих в насаждениях различной густоты, отличающихся интенсивностью фитоценотического стресса.

Объектами исследования служили 26-летние посадки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), в тексте называемой кедром сибирским, в подзоне южной тайги Средней Сибири в Большемуртинском лесхозе Красноярского края, заложенные лабораторией лесоведения на серых лесных почвах в однородных лесорастительных условиях с начальной густотой 0,5 и 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup> [1].

В течение вегетационного сезона четыре раза с интервалом в 1 месяц в образцах однолетней хвои определяли концентрацию хлорофиллов *a* и *b*, уровень активности ферментов супероксиддисмутазы (СОД) (1.15.1.1), каталазы (1.11.1.6), пероксидазы (1.11.1.7), аскорбатпероксидазы (1.11.1.11), глутатионредуктазы (1.8.1.7), концентрацию пероксида водорода, восстановленного глутатиона, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот.



Деревья в посадках повышенной густоты, растущие в условиях жесткой конкуренции, имеют сниженные морфометрические параметры, причем у светолюбивой сосны обыкновенной различия более выражены по сравнению с теневыносливым кедром сибирским (табл. 1).

Таблица 1. Морфометрические характеристики деревьев сосны обыкновенной и кедра сибирского из насаждений различной густоты

Параметр	Сосна обыкновенная		Сосна сибирская	
	0,5 тыс.	128 тыс.	0,5 тыс.	128 тыс.
Густота, экз. га <sup>-1</sup>	0,5 тыс.	128 тыс.	0,5 тыс.	128 тыс.
Диаметр корневой шейки, см	28,8±1,3	6,3±0,8	17,9±0,9	5,9±0,7
Длина однолетней хвои, см	7,5±0,2	5,9±0,1	11,5±0,1	9,5±0,1
Масса 100 шт. хвоинок, г	6,55±0,02	2,93±0,01	5,80±0,01	3,01±0,01

Содержание хлорофилла наибольшим изменениям подвержено в хвое сосны из высокогустотного насаждения: его общая концентрация выше в течение сезона в 1,4–1,7 раза по сравнению с хвоей свободно растущей сосны. Различия в содержании хлорофилла в хвое деревьев кедра в посадках разной густоты невелики и не превышают в течение вегетационного периода 15 % (рис. 1). При этом в хвое светолюбивого вида даже в насаждениях низкой густоты средняя за сезон концентрация общего хлорофилла в 1,5 раза выше, чем у теневыносливого. Кроме изменения общего содержания хлорофилла происходит изменение концентраций и соотношения хлорофиллов *a* и *b*. Отношение *a:b* в течение вегетационного периода снижается у обоих видов сосен, но у деревьев в условиях сниженной конкуренции оно выше по сравнению с деревьями из загущенных насаждений. Уровень этих различий намного выше у сосны обыкновенной, особенно в первую половину вегетации (табл. 2).

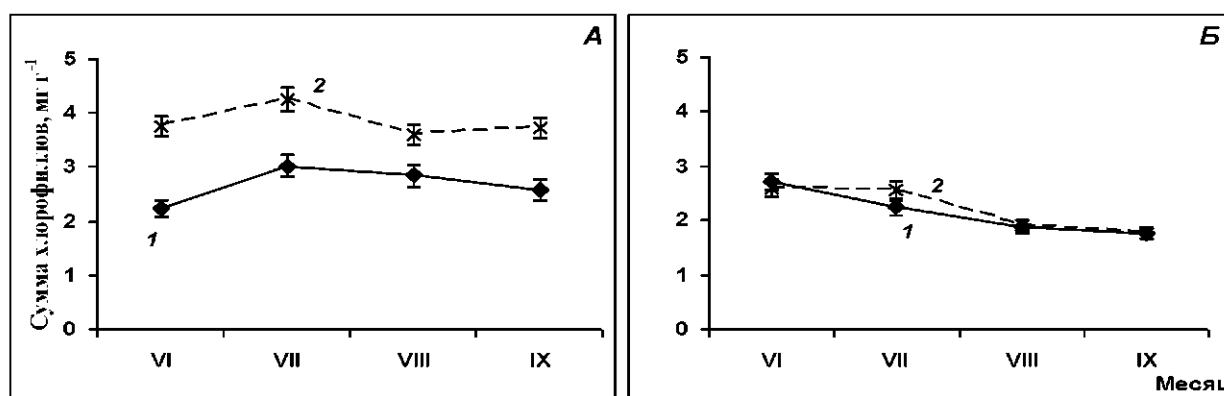


Рисунок 1. Общее содержание хлорофилла в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты.

А – сосна, Б – кедр, 1 – густота 0,5 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, 2 – густота 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup>

Таблица 2. Отношение хлорофиллов *a:b* в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках разной густоты

	Густота, экз. га <sup>-1</sup>	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее за сезон
		Июнь	Июль	Август	Сентябрь	
Сосна	0,5 тыс.	4,78±0,19	3,23±0,10	3,13±0,23	3,00±0,25	3,56±0,36
	128 тыс.	3,88±0,37	2,44±0,10	2,65±0,25	2,58±0,30	2,89±0,55
Кедр	0,5 тыс.	3,49±0,14	2,28±0,15	1,88±0,16	1,61±0,19	2,32±0,23
	128 тыс.	3,28±0,19	2,16±0,21	1,61±0,25	1,35±0,16	2,10±0,41

Определение концентрации соединений, участвующих в контроле уровня свободных радикалов, показало существование флуктуаций, связанных с густотой насаждения, при этом динамика изменения в течение вегетационного сезона подвержена существенным вариациям (рис. 2). Наибольшие различия в содержании восстановленного глутатиона в зависимости от густоты от-

мечены в течение вегетации в хвое сосны. Если в начале и конце вегетации различия в концентрации глутатиона невелики, то в июле разница в содержании глутатиона в хвое деревьев обоих вариантов достигает 4,5 раз, и сохраняется в августе на уровне 1,7 раза. В хвое кедр из редкого и загущенного насаждений различия в содержании восстановленного глутатиона недостоверны (рис. 2А).

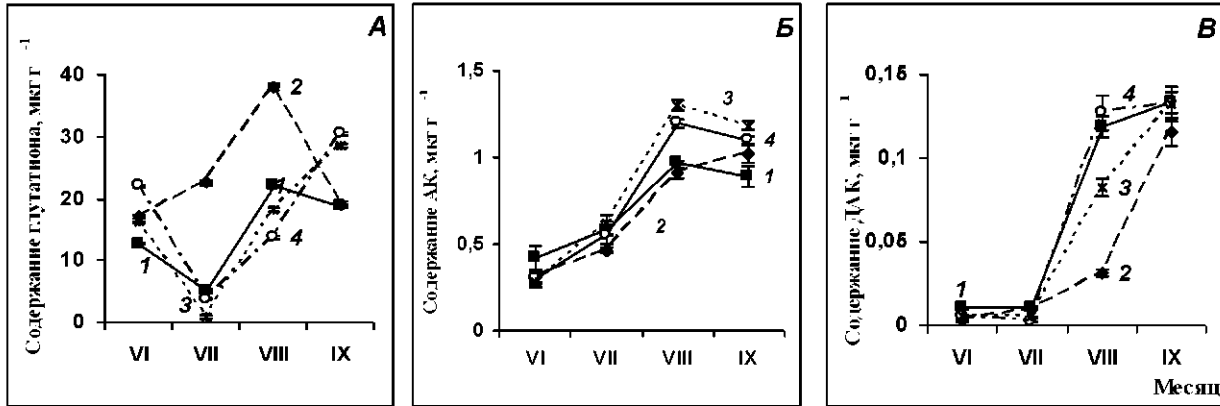


Рисунок 2. Содержание восстановленного глутатиона (А), аскорбиновой (Б) и дегидроаскорбиновой (В) кислот в хвое сосны обыкновенной и кедр сибирского в посадках различной густоты.

1, 2 – сосна, 3, 4 – кедр, 1, 3 – густота 128 тыс. экз. га<sup>-1</sup>, 2, 4 – густота 0,5 тыс. экз. га<sup>-1</sup>

В редокс-системе аскорбат-дегидроаскорбат доминирующее положение во всех исследованных вариантах занимает восстановленная форма – аскорбиновая кислота, ее доля в хвое составляет от 87 до 99 %, причем в первую половину вегетации она выше как у сосны, так и у кедр. Анализ динамики изменения аскорбиновой кислоты показывает повышенное ее содержание в хвое сосны из густого насаждения по сравнению с разреженным, за исключением осеннего срока (рис. 2Б). Динамика содержания аскорбиновой кислоты в хвое кедр обоих вариантов густоты насаждения практически одинакова.

Существенные различия в концентрации дегидроаскорбиновой кислоты отмечены только в августе, когда ее уровень в хвое угнетенных деревьев у сосны выше, а у кедр ниже по сравнению со свободно растущими деревьями. В целом заметного влияния степени густоты посадки на содержание аскорбиновой кислоты и соотношение ее восстановленной и окисленной форм в хвое сосны и кедр не обнаружено (рис. 2В).

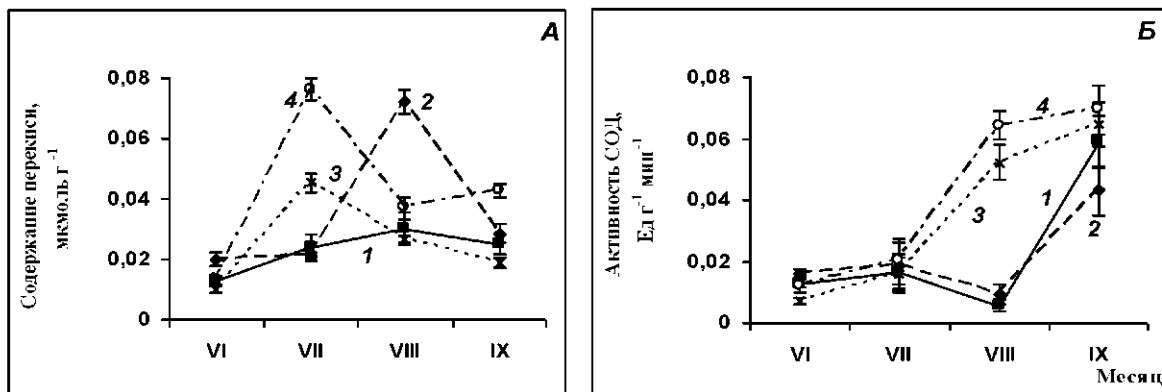


Рисунок 3. Содержание пероксида водорода (А) и активность супероксиддисмутазы (Б) в хвое сосны обыкновенной и кедр сибирского в посадках различной густоты.

Обозначения как на рис. 2.

Деревья из загущенного насаждения, в целом, отличаются низким содержанием пероксида водорода в хвое. Содержание этого соединения в тканях характеризует потенциальный уровень опасности окислительного стресса для клеток, но вопреки ожиданиям в условиях жесткой конкуренции накопления  $H_2O_2$  не отмечено. Более того, в хвое кедра в условиях слабой внутривидовой конкуренции концентрация перекиси стабильно выше в течение всего сезона вегетации. В хвое сосны также отмечено значительное превышение концентрации пероксида водорода в августе при низкой густоте, что не может быть следствием работы СОД, обнаруживающей в этот период минимальную активность (рис. 3А).

Динамика активности СОД имеет явно видоспецифичный характер, слабо варьируя у сосны и кедра в зависимости от густоты посадки (рис. 3Б).

Активность пероксидазы выше в хвое деревьев из насаждений повышенной густоты, но если у кедра это превышение составляет примерно 1,5 раза (только в июне около 3), то у сосны в августе достигает 7,2 (рис. 4А).

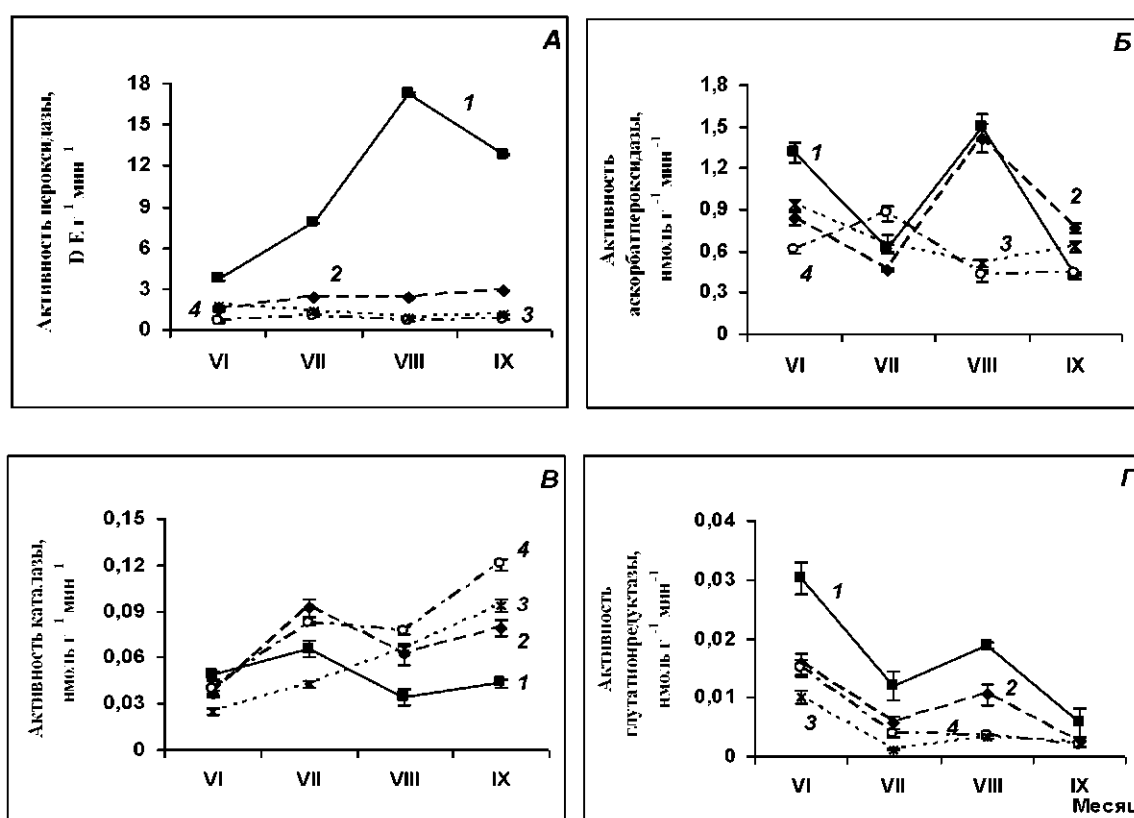


Рисунок 4. Активность пероксидазы (А), аскорбатпероксидазы (Б), каталазы (В) и глутатионредуктазы (Г) в хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты.

Обозначения как на рис. 2.

Уровни активности аскорбатпероксидазы, окисляющей аскорбиновую кислоту, сходны у загущенного и низкогустотного насаждений в течение вегетационного периода, как у сосны, так и у кедра (рис. 4Б).

Уровень активности каталазы ниже в хвое деревьев сосны и кедра, растущих в густых посадках. Исключением является лишь первый срок отбора образцов, когда у сосны из загущенного насаждения активность фермента в хвое была выше по сравнению со свободно растущими деревьями (рис. 4В).

Характер изменения динамики активности глутатионредуктазы в хвое в течение вегетационного периода сходен для всех изученных вариантов, но для кедра все изменения выражены значительно слабее, и различия между деревьями из насаждений разной густоты невелики. Достоверное превышение

уровня активности фермента в течение всего периода наблюдений в хвое из загущенного насаждения сосны может рассматриваться как индикатор стрессового состояния. Но даже высокая активность глутатионредуктазы не гарантирует достаточного уровня восстановленного глутатиона в ткани (рис. 4Г).

В ряде работ отмечена вариабельность проявления окислительного стресса у древесных растений, развивающегося как следствие действия другого стресса биотического или абиотического происхождения: различные стрессоры или различная интенсивность стресса могут активировать разные элементы антиоксидантной защиты [3–5, 7–8]. В нашем исследовании достаточно жесткое влияние конкуренции из-за повышенной густоты насаждения сильнее отразилось на светолюбивой сосне обыкновенной по сравнению с теневыносливым кедром сибирским.

Большая густота насаждения светолюбивой сосны значительно сильнее изменяет содержание и соотношение хлорофиллов в хвое по сравнению с теневыносливым кедром, повышая как общую концентрацию зеленых пигментов, так и долю хлорофилла *b*. Повышение содержания хлорофиллов, и в большей степени хлорофилла *b*, может являться общей адаптивной реакцией на изменение интенсивности светового потока, поскольку сходный эффект наблюдался и при прореживании насаждений ели, причем, чем большей густоты было исходное насаждение, тем отчетливее была ответная реакция [6].

Более существенные изменения в содержании и соотношении хлорофиллов, повышение активности пероксидазы и глутатионредуктазы в хвое светолюбивой сосны обыкновенной в сравнении с теневыносливой сосной сибирской в ответ на жесткую внутривидовую конкуренцию свидетельствуют о большей чувствительности этого вида к действию фитоценотического стресса.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бузыкин А.И., Пиленчикова И.С. Влияние густоты на морфоструктуру и продуктивность культур сосны // Лесоведение. 1999. № 3. С. 38–43.
2. Плаксина И.В., Судачкова И.Е., Бузыкин А.И. Влияние густоты посадки на ксилогенез и метаболизм сосны обыкновенной и лиственницы сибирской // Лесоведение. 2003. № 4. С. 47–53.
3. Miszalski Z., Libik M., Surówka E., Niewiadomska E. Cu/Zn superoxide dismutase and catalase activities in *Pinus mugo* needles growing at elevated stands in the mountains, and their photochemical efficiency of PSII // J. Plant. Physiol. 2005. Vol. 162. № 8. P. 895–902.
4. Munné-Bosch S., Peñuelas J. Drought-induced oxidative stress in strawberry tree (*Arbutus unedo* L.) growing in Mediterranean field conditions // Plant Sci. 2004. Vol. 166. P. 1105–1111.
5. Richardson C.J., Di Giulio R.T., Tandy N. E. Free-radical mediated processes as markers of air pollution stress in trees. In: Biologic markers of air-pollution stress and damage in forests. National Academy Press, Washington, D.C., 1989. P. 251–260.
6. Skuodienė L. Quantitative changes in amino acid proline and chlorophyll in the needles of *Picea abies* Karst. (L.) during stress and adaptation // Biologija. 2001. № 2. P. 54–56.
7. Wingsle G., Karpinski S. Differential redox regulation by glutathione of glutathione reductase and Cu/Zn-superoxide dismutase gene expression in *Pinus sylvestris* L. needles. // Planta. 1996. Vol. 198. P. 151–157.
8. Yang Y., Han Ch., Liu Q., Lin B., Wang J. Effect of drought and low light on growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings // Acta Physiol Plant. 2008. Vol. 30. P. 433–440.

#### POSITIVE EFFECT OF THE LOWERED AUTUMNAL-WINTER TEMPERATURES ON MICROSPOROGENESIS IN PLANTS

*Miroslavov E.A., Mirgorodskaya O.E., Koteeva N.K., Barmicheva E.M.*

Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia, E-mail: mirgolga@yandex.ru

Abstract. For many years we studied adaptive structural mechanisms of plants grown in cold climate in electron-microscopic level. It was shown that the lowered temperatures are essential for complete cycle of the anther development. Our study was based mainly on evaluating of dual role of low temperatures in seasonal climate as a stress-factor or as a trigger of normal development depending on growth conditions. Ultrastructural comparative investigation of anthers of early-spring ephemeroïd *Scilla sibirica*, alien *Rhododendron luteum* and local species *Ribes nigrum* plants grown in the park and those that were transferred to the greenhouse to avoid the cold time was conducted. Temporal pattern of microsporogenesis

stage sequence and tapetum functional activity differ in three species indicating different strategies of low temperature tolerance with different temperature-sensitive stages. *S. sibirica* forms bicellular pollen grains with generative and vegetative cells before the first frosts in early autumn. Microsporocytes of *R. luteum* spend period of low temperatures at stage of late vacuolization. *R. nigrum* microspores spend cold season as undifferentiated microsporocytes at premeiotic stage of development.

## ПОЛОЖИТЕЛЬНОЕ ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННЫХ ОСЕННЕ-ЗИМНИХ ТЕМПЕРАТУР НА МИКРОСПОРОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ

Мирославов Е.А., Миргородская О.Е., Котеева Н.К., Бармичева Е.М.

Ботанический институт им. В.И.Комарова РАН, С-Петербург, Россия, E-mail: mirgolga@yandex.ru

Изучению сезонных изменений растений, т. е. изменений, происходящих в процессе адаптации растений к осенне-зимним условиям среды, всегда уделялось и уделяется большое внимание в нашей стране и за рубежом. В рамках данной проблемы выполнено большое число исследований. Во всех этих работах пониженные температуры осенне-зимнего времени рассматривались лишь как стрессор. Вместе с тем хорошо известно, что для прохождения полного цикла развития многим растениям холодных областей необходимы пониженные температуры. К ним, в частности, относятся озимые злаки. В.Л. Витковский [1,2] исследовал черную смородину. Интересные данные в этом отношении получены Т.К. Горышиной [3] и В.В. Скрепчинским [5,6]. Они изучали ранневесенние эфемероиды и на холодное время года луковицы и клубни растений переносили в оранжерею. Фаза цветения у таких особей практически полностью выпадала. Пониженные температуры нужны и некоторым видам грибов. Как говорят микологи, им необходим «холодовой шок» [7]. Потребность в холоде испытывают и наскомые [4]. Таким образом, это явление общебиологическое. Однако до настоящего времени в этих случаях практически ничего неизвестно о структурной реакции растений на субклеточном уровне в ответ на пониженную температуру. В известной нам литературе имеется лишь одна работа, выполненная на хлоропластах мезофилла листа тополя [8].

При разработке названной проблемы нами предложен новый подход. Пониженные температуры осенне-зимнего времени рассматриваются не только и не столько как стрессор, но, прежде всего как фактор, необходимый для нормального развития растений.

Нами проведены сравнительные изучения ультраструктуры клеток растений, растущих в открытом грунте и на холодное время года перенесенных в оранжерею. В частности, в рамках проекта были изучены пыльники ранневесеннего эфемероида *Scilla sibirica* (грант № 06-04-49028), интродуцента *Rhododendron luteum* и местного вида *Ribes nigrum* (грант № 09-04-01636а).

Все выбранные виды произрастают на территории Ботанического сада Санкт-Петербурга. Формирование репродуктивных структур у них начинается в июне-июле, а заканчивается весной, таким образом, затрагивает два вегетативных сезона. Особое значение уделяется строению клеток тапетума, как секреторной ткани, способствующей нормальному развитию микроспороцитов. Генеративные почки фиксировали 2 раза в месяц в течение двух вегетационных периодов, захватывая полный цикл их развития «от цветения до цветения» методами рутинной просвечивающей электронной микроскопии. Ультратонкие срезы просматривали и фотографировали на электронном микроскопе Hitachi-H600. Для сравнительного анализа растения *S. sibirica*, *R. luteum* и *R. nigrum* переносили с сентября в оранжерею с постоянной температурой воздуха +20°C.

В начале августа пыльники *S. sibirica*, растущей в парке, содержат одноядерные клетки тапетума с хорошо развитыми органеллами и редкими липидными каплями. Стросние микроспороцитов не отличается от строения клеток апикальной меристемы. В конце августа клетки тапетума двуядерные с амилопластами, содержащими, как правило, одно крупное крахмальное зерно. К этому времени образовались тетрады микроспор, окруженные каллозной оболочкой. В сентябре в клетках тапетума крахмал не обнаружен. Микроспоры одноклеточные, одноядерные. В цитоплазме микроспор находятся довольно мелкие амилопласты, заполненные небольшими крахмальными зёрнами, и вакуоль неправильной формы. К концу сентября оболочки клеток тапетума полностью разрушены. К середине октября пыльцевые зёрна двуклеточные. Генеративная клетка мелкая. Вегетативная клетка значительно крупнее. Ее ядро по размеру сопоставимо с ядром генеративной клетки. Амилопласты вегетативной

клетки содержат округлые крахмальные зерна. Митохондрии многочисленны. Они нередко образуют скопления. Около оболочки, разделяющей вегетативную и генеративную клетки, со стороны первой, находятся отдельные липидные капли, резко различающиеся по размерам. К ноябрю содержимое клеток тапетума находится в локуле. Оно представлено, главным образом, массивными электронно-плотными образованиями, между которыми находятся фрагменты цитоплазмы. Обращает на себя внимание то, что цистерны ретикулума находятся главным образом около пластид. С конца декабря до февраля включительно крахмальные зерна вегетативной клетки на срезах имеют вид шестигранника. Это обусловлено тем, что амилопласты буквально забиты крахмальными зёрнами, которые очень плотно упакованы в пластиде. Почти каждая пластида имеет обкладку ГЭР. Мембрана, прилегающая к пластиде, практически лишена рибосом. Значительно крупнее стали липидные капли. Увеличилась их численность. Они почти вплотную прилегают друг к другу.

Растения переносили в оранжерею непосредственно перед наступлением холодов на стадии двуклеточных пыльцевых зёрен. Уже через десять дней после перенесения луковиц в оранжерею около оболочки ядра генеративной клетки сформировались скопления конденсированного хроматина. Все митохондрии в той или иной мере деградированы. У некоторых кристы практически полностью разрушены, матрикс сильно просветлен, в нем выявляются пузыревидные образования. Встречаются митохондрии с оболочкой, имеющей разрывы. В вегетативной клетке митохондрии плотно группируются вокруг ядра. Выявляются и автофаговые вакуоли. Вакуоли формируются и в генеративной клетке, прежде всего, в ее тончайшем слое цитоплазмы, окружающем ядро и в самом ядре. Все эти признаки указывают на то, что в пыльцевых зёрнах происходят процессы апоптоза – запрограммированной смерти клетки. В январе протопласт всех пыльцевых зёрен полностью разрушен.

Таким образом, в парке формирование пыльцевых зёрен у ранневесеннего эфемероида *S. sibirica* начинается с лета и заканчивается весной. У растений, перенесенных в оранжерею, в январе в отсутствие пониженных температур происходит апоптозоподобная деградация пыльцевых зёрен, приводящая к их гибели.

У *Rhododendron luteum*, растущего в парке, репродуктивные структуры начинают дифференцироваться с середины июля. В начале августа отчетливо выявляются микроспороциты, окруженные клетками будущего тапетума. В сентябре проходят этапы мейоза, в результате которого образуются тетрады микроспор, окруженные каллюзной оболочкой. В начале октября микроспоры формируют более плотную оболочку, состоящую из эктэкины и эндэкины, за исключением интины. Ядра расположены в центре микроспор. В цитоплазме идет образование небольших вакуолей. С ноября по апрель, включительно, в цитоплазме формируется крупная вакуоль, смещающая ядро и цитоплазму на периферию клетки. В таком состоянии *R. luteum* переносит пониженные температуры зимы и ранневесенние заморозки. В середине мая (за неделю до цветения) образуется генеративная и вегетативная клетки, формируется интина стенки пыльцевого зёрна. В цитоплазме вегетативной клетки выявляются пластиды, содержащие крупные крахмальные зёрна. У рододендрона тетрады не распадаются и связаны друг с другом висциновыми нитями. В таком виде они попадают на рыльце пестика.

Функциональная сезонная активность клеток тапетума неоднородна. Во время мейоза микроспороцитов (сентябрь) клетки тапетума находятся в гиперактивном состоянии. Профили срезов его цистерн ГЭР имеют свособразную топографию. Нередко выявляются картины, на которых цистерны одним концом примыкают к липидной капле, расходясь от нее в разных направлениях наподобие лучей, а другим концом они нередко примыкают к вакуолям. Цитоплазма клеток тапетума выглядит электронноплотной из-за обилия рибосом. Далее в осенние месяцы в цитоплазме клеток тапетума повсюду наблюдаются параллельно расположенные цистерны шероховатой эндоплазматической сети. В январе цистерны ГЭР собраны в стопки. Цитоплазма клеток сильно везикулирована. В апреле клетки тапетума приобретают вид меристематической клетки. Между плазмалеммой и клеточной стенкой накапливается электронно-плотный секрет – тельца Убиша. В мае наблюдается сильная вакуолизация цитоплазмы с участками клетки с эргастоплазмой. Остатки тел Убиша непосредственно контактируют с экзиной пыльцевых зёрен. В конце мая, когда пыльца полностью созрела, тапетум разрушается. Таким образом, процесс созревания пыльцевого зёрна у *R. luteum* в открытом грунте занимает около 10–11 месяцев и проходит все указанные стадии: стадию микроспороцитов, тетрады микроспор, стадию ранней и поздней вакуолизации, стадию двуклеточных пыльцевых зёрен.

В условиях тропической оранжереи (+20°C) все этапы микроспорогенеза протекают через те же стадии, что и у растений открытого грунта, но в более сжатые сроки и зацветает в январе. У растений этой группы заметно снижается число распустившихся цветков: так из 15 цветков соцветия зацветают только 2–3. Пыльцевые зерна таких распустившихся цветков морфологически полноценны, как и у растений контрольной группы (парк). У остальных нераспустившихся цветков этого соцветия, заложившихся еще с лета, протопласт всех клеток тканей пыльника полностью разрушен.

Таким образом, отсутствие пониженных температур в осенне-зимний период приводит к полной деструкции большинства цветочных почек, расположенных по периферии соцветия. Изменение условий среды феноритмотипа растений, т. е. в условиях нашего эксперимента лишение их пониженных температур в осенне-зимний период, является длительным стрессом для растений и ведет к снижению генеративной функции растений.

Также было проведено сравнительное изучение микроспорогенеза и дифференциации клеток тапетума пыльников *Ribes nigrum*, произрастающих в открытом и закрытом грунте. У растений открытого грунта репродуктивные структуры начинают дифференцироваться с середины августа. Во второй половине августа в заложившихся цветочных почках различимы тычинки с хорошо развитым пучком проводящих тканей. Зачатки пыльников на этой стадии содержат недифференцированные микроспороциты на премейотической стадии. Тапетум представляет собой слой недифференцированных клеток. На субклеточном уровне клетки тапетума и микроспороциты имеют структуру меристематических клеток. Показано, что сезон пониженных температур микроспоры проводят в виде недифференцированных микроспороцитов.

Первые признаки восстановления метаболической активности как недифференцированных клеток тапетума, так и микроспороцитов наблюдаются в марте. На стадии начала дифференциации тапетума и спороцитов происходит пролиферация ядер клеток тапетума, на срезе встречается до двух ядер, содержащих ядрышки с преобладанием гранулярного компонента. Появляются достаточно крупные вакуоли, ГЭР сильно развит и представлен цистернальной формой, рибосомы многочисленны, собраны в полисомы. Пластиды, неправильной амебоидной формы, часто с чашевидными инвагинациями, имеют плотную строму, содержат одиночные тилакоиды и развитый периферический ретикулум. Все эти признаки свидетельствуют о подготовке или начале синтетической функции тапетума. На стадии вакуолизации микроспор тапетум имеет признаки высокой активности. Непосредственно перед раскрытием пыльника, тапетум сохраняет свою структурную целостность, однако ультраструктурные данные свидетельствуют о деградации цитоплазмы, ядер и клеточной стенки со стороны полости пыльника. Таким образом, формирование полностью зрелого пыльцевого зерна происходит у *Ribes nigrum* за 10 месяцев.

Изучение микроспорогенеза в условиях отсутствия низких температур было проведено на растениях, перенесенных в оранжерею с уже заложившимися цветочными почками. Зачатки пыльников содержат недифференцированные микроспороциты на премейотической стадии. Цветения в условиях оранжереи не наблюдалось. Однако вплоть до апреля встречались цветочные почки, у которых одновременно с отмершими зачатками на оси оставались зачатки без видимых на уровне световой микроскопии структурных повреждений. Судя по ультраструктурным признакам, клетки тапетума и микроспороциты в таких зачатках оставались метаболически неактивны, начиная с момента переноса в оранжерею вплоть до абортирования почек в апреле.

На основании полученных результатов, можно сделать вывод о существовании у растений умеренной зоны как минимум **трех разных стратегий** прохождения стадий микроспорогенеза в течение зимнего периода: на стадии двуклеточного пыльцевого зерна (пролеска сибирская), либо на стадии вакуолизации микроспор (у рододендрона желтого), либо на стадии недифференцированных микроспороцитов (смородина черная).

Таким образом, пониженные температуры осенне-зимнего времени являются жизненно важным фактором, необходимым для нормального развития исследованных растений холодных областей.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Витковский В.Л. Влияние пониженной и повышенной температуры в осенне-зимнее время на состояние почек черной смородины // Докл. АН СССР. 1959. Т. 126. № 4. С. 890–893.



2. *Витковский В.И.* Стадийное развитие почек древесных растений // Физиол. раст. 1963. Т. 10. № 2. С. 148–157.
3. *Горьшина Т.К.* Регулирование ритма сезонного развития ранневесенних дубравных эфемероидов в экспериментальных условиях // Физиол. раст. 1965. Т. 12. № 3–4. С. 549–550.
4. *Горьшина Т.К.* Экология растений. М.: Высшая школа. 1979. 368 с.
5. *Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл. В.* Влияние пониженной температуры на рост и развитие весеннецветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 949–958.
6. *Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко I.Г.* Роль температуры в годовом цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1233–1245.
7. *Яковлев А.Ю., Боровский Г.Б., Пензина Т.А., Петров А.И., Войшиков В.К.* Влияние отрицательных температур на рост мицелия и жизнеспособность плодовых тел некоторых высших ксилотрофных базидиомицетов // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. № 6. С. 56–62.
8. *Sagisaka S.* A cold environment is prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. №. 4. Vol. 99. P. 1657–1663.

### INTENSIVITY PHOTOSYNTHESIS OF EARLY AND LATE LEAFAGE FORM OF OAK COMMON IN CONDITIONS UNSUFFICIENT MOISTENING

*Molchanov A.G.*

Forest Science Institute RAS, Uspenskoe, Moscow obl. E-mail: root@ilan.ras.ru; a.georgievich@gmail.com

Abstract. The researches conducted in the Voronezh province in Tellerman Experimental Forest District RAS. The experimental sites were in 250-year's field-maple oak forest III- bonitet on a slope of a southern exposition with a level of ground waters about 8–9 m., where the late leafage form (LF) of trees of an oak predominated. The radicals of an oak of this form achieve capillary fringe ground. In one and too time in parallel researches also were conducted in solonchak oak forest, where the early leafage form (EF) of an oak predominated. Solonchak oak forest V6 of a class bonitet, the rooted systems master in a main superficial surface stratum of soil (10–40 cm). Researches conducted in conditions insufficient water usage, when predawn water potential of pages was –1,5 MPa. Because of day time during of intensity of a photosynthesis and light curves of a photosynthesis obtained in cloudy and sunny days came to a conclusion, that the early form of an oak common (*Quercus robur*), on a comparison with the late form oak, transfers defect much better water usage and it explains that the oak of the early form is dated for dry and very dry conditions habitat area. In more favorable conditions, it is the form of an oak can not compete to the late form, since more frequently is subjected in vernal early forest and vernal leaf beetle of insects.

### ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА РАНО- И ПОЗДНОРАСПУСКАЮЩИХСЯ ФОРМ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ

*Молчанов А.Г.*

Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Московская обл., Одинцовский р-н.  
E-mail: root@ilan.ras.ru; a.georgievich@gmail.com

Исследования проводили в Воронежской обл. в Теллермановском опытном лесничестве. Опытные площадки находились в 250-летней полево-кленовой дубраве III- бонитета на склоне южной экспозиции с уровнем грунтовых вод около 8–9 м, где преобладала поздняя форма (ПФ) деревьев дуба. Корни дуба этой формы достигают капиллярной каймы грунтовых вод. В одно и тоже время параллельные исследования проводили в солонцевой дубраве, где преобладала ранняя форма (РФ) дуба. Солонцевая дубрава V6 класса бонитета. Корневые системы дуба осваивают в основном неглубокий поверхностный слой почвы (10–40 см). Исследования проводили в условиях недостаточной водообеспеченности, когда предрассветный водный потенциал листьев был –1,5 МПа. На основе дневного хода интенсивности фотосинтеза и световых кривых фотосинтеза, полученных в пасмурные и малооблачные дни, пришли к выводу, что ранняя форма дуба черешчатого, по сравнению с поздней, значительно лучше переносит недостаток влагообеспечения, и этим объясняется

приуроченность дуба ранней формы к сухим и очень сухим условиям местообитания. В более благоприятных условиях эта форма дуба не может конкурировать с поздней формой, так как более часто подвергается весенним заморозкам и объеданию весенними листогрызущими насекомыми.

Исследования насаждений дуба в различных условиях произрастания показали значительное влияние фенологических форм на продуктивность древостоев. Дуб характеризуется широкой изменчивостью морфологических признаков и биоэкологических особенностей, обусловленных совместным действием среды и наследственности.

Период времени от начала раскрытия почек у наиболее ранораспускающихся форм дуба до наиболее поздних, в зависимости от метеорологических факторов, весной составляет от 15 до 32 дней [4]. Чем интенсивнее происходит повышение температуры, тем короче становится этот период, и наоборот. Для наступления распускания листьев у ранней формы дуба требуется сумма эффективных температур 200–250°C, а поздней – 500–600°C [5].

Рано- (РФ) и поздне- (ПФ) распускающиеся формы дуба различаются между собой не только по времени распускания листьев и цветения. ПФ дуба более устойчива к воздействиям отрицательных факторов окружающей среды, чем ранняя. Это связано с меньшей повреждаемостью распускающейся и молодой листвы ПФ весенними заморозками. Как правило, деревья ПФ меньше повреждаются насекомыми-филлофагами.

В преобладающем большинстве случаев склоны южных, восточных и юго-восточных экспозиций занимает дуб ранней формы, а на плато располагается дуб поздней формы [6]. По данным Ю.П. Ефимова [7], дуб ранней формы приурочен к сухой и очень сухой дубраве, а с улучшением условий произрастания повышается участие поздней формы. На солонцеватой почве прирост древесины поздне-распускающегося дуба сильно отстает от РФ. Так, прирост ПФ дуба на солонцеватой почве составляет только 53 % прироста РФ. Поздне-распускающийся дуб на солонцеватых почвах, вследствие более позднего начала вегетации, испытывает больший недостаток в воде, чем ранний [2].

По данным М.Г. Романовского и В.В. Мамаева [12], корневая система РФ дуба отличается мочковатой структурой, тогда как ПФ дуба – стержневой. В период времени, соответствующего концу вегетационного периода, в условиях юго-восточной лесостепи, как закономерность, наблюдается дефицит влаги. К этому периоду времени верхние слои почвы обычно иссушаются, вследствие чего запас доступной влаги в них значительно уменьшается. Поэтому РФ дуба, имеющая более развитую мочковатую корневую систему, испытывает некоторый дефицит влаги, тогда как ПФ дуба, благодаря стержневой корневой системе, которая достигает капиллярной каймы, где располагается около 10 % сосущих корней, имеет возможность потреблять воду из более глубоких слоев почвы, тем самым поддерживая необходимый водный баланс дерева.

Если с точки зрения лесохозяйственного значения дубы различных фенологических форм изучены достаточно хорошо [1, 2, 6 и др.], то с точки зрения физиологии растений, и в частности водного обмена, исследовательских работ очень мало. Известными автору работами, отображающими особенности водного обмена деревьев дуба различных феноформ, являются исследования А.А. Силиной [13], изучавшей транспирацию РФ и ПФ дуба в условиях лесостепи, и Н.Г. Жиренко [8], изучавшего ток пасоки дуба.

На основе изучения тока пасоки теплоэлектрическим методом постоянного нагрева интенсивность потока пасоки у дуба ранней феноформы во время роста листвы увеличивается, тогда как водопотребление дубом поздней феноформы значительно отстает. В период формирования листвы ПФ дуба его водопотребление увеличивается и становится близким по величине к водопотреблению деревьев РФ дуба, у которых листва находится уже в конечной стадии формирования. Таким образом, по данным Н.Г. Жиренко [8], в начале вегетационного периода большим водопотреблением отличаются деревья РФ. Это связано с более ранним началом транспирационных процессов данной феноформы. Однако при относительно невысоких температурах воздуха в начальных стадиях вегетационных периодов, интенсивность водопотребления дубом ранней феноформы составляла, приблизительно, только 7 % от величин интенсивностей водопотребления дубом в более поздние сроки вегетационных периодов [8]. Данные результаты подтверждаются исследованиями суточного расхода влаги на транспирацию в зависимости от температуры воздуха, проведенными А.А. Молчановым [9]. Так как водопотребление РФ дуба, в начале вегетационных периодов до раскрытия почек ПФ, незначительно, то в нашем случае можно констатировать, что возможность использования запасов осенне-зимней

влаги дубом ранней феноформы для его полноценного развития в нагорных дубравах решающего значения не имеет. По этой причине в нагорных дубравах РФ дуба практически не наблюдается, тогда как в сухой и очень сухой дубравах РФ имеет подавляющее большинство.

Для раскрытия причины, почему РФ дуба имеет подавляющее большинство в условиях недостаточного водообеспечения, рассмотрим зависимость фотосинтеза обеих форм дуба от солнечной радиации в условиях водного дефицита. В основу оценки фотосинтетической реакции деревьев дуба на недостаток водообеспечения положены: изменения суточной динамики газообмена ветвей, определения световых кривых дуба разных форм в малооблачный и пасмурный дни, т. е. как изменяются световые кривые в течение дня в разных условиях облачности.

Исследованиями динамики интенсивности фотосинтеза в условиях недостаточного водообеспечения различных фенологических форм дуба юго-восточной лесостепи до настоящего времени не проводилось.

В полево-кленовой дубраве III-IV бонитета, где преобладает ПФ деревьев дуба, корни дуба этой формы достигают капиллярной каймы грунтовых вод. Одновременно, параллельно исследования проводили в солонцевой дубраве, где преобладала РФ дуба, в которой корни ее осваивают в основном неглубокий поверхностный слой почвы (10–40 см), образуя мощные утолщения, и легко срываются, что уменьшает ветровальность деревьев. Деревья дуба на солонце имеют значительно большую массу корневой системы, чем деревья дуба на темносерой почве [3].

Газообмен  $\text{CO}_2$  определяли на интактных облиственных побегах с площадью листьев 7–12  $\text{дм}^2$  и площадью проекции побега 3–6  $\text{дм}^2$ . В обоих насаждениях камеру для измерения фотосинтеза устанавливали в южной световой верхней части кроны. Побеги помещали в экспозиционную камеру (полиэтиленовые пакеты), в которые компрессором нагнетали воздух, а из камеры воздух насосом отбирали в газоанализаторы со скоростью 60  $\text{л ч}^{-1}$ . В дневное время в камеру нагнетали воздух со скоростью 1000–2000  $\text{л ч}^{-1}$ . Газообмен определяли по разности концентрации  $\text{CO}_2$  в воздухе, поступающем в экспозиционную камеру и выходящем из нее. Концентрацию  $\text{CO}_2$  измеряли инфракрасным газоанализатором типа ГИП-10МБ. При нагнетании воздуха в экспозиционную камеру в ней создавалось небольшое избыточное давление, и камера приобретала шарообразную форму. Из камеры воздух выходил благодаря неплотному креплению камеры у основания ветки. Перегрев воздуха в камерах не превышал 1–2 $^{\circ}\text{C}$  по сравнению с окружающим воздухом. Одновременно с определением газообмена измеряли падающую на горизонтальную поверхность солнечную радиацию, температуру и влажность воздуха и водообеспеченность деревьев дуба. Показателем водообеспеченности служил предрассветный водный потенциал листьев. По нашему мнению, в условиях частого пересыхания верхних горизонтов почвы, этот показатель является оптимальным для диагностики влагообеспеченности и гораздо лучше характеризует водный режим деревьев дуба, чем влажность или запас влаги в почве, даже если его определение производится в слое почвы до большой глубины (в нашем древостое до 5 м) [11]. Водный потенциал листьев определяли с помощью камеры давления [14, 15]. Солнечную радиацию регистрировали термоэлектрическими пиранометрами. Датчики устанавливали в непосредственной близости от экспозиционной камеры.

Световые кривые фотосинтеза, полученные в первой половине дня, значительно изменяются в зависимости от предрассветного потенциала листа. Так, у сеянцев дуба, выращенных в лизиметре, интенсивность фотосинтеза при световом насыщении и предрассветном водном потенциале листа (ПВПЛ) – 0,9 МПа составляла 12  $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$  (19  $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ), а при ПВПЛ – 2,2 МПа она падала до 4  $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Но если предрассветный потенциал листа становился 3,3 МПа, интенсивность фотосинтеза при световом насыщении снижалась до 2  $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Кроме того, депрессия фотосинтеза с увеличением дефицита почвенной влажности наступает в меньшем интервале времени и при более низкой солнечной радиации. Так, при ПВПЛ – 0,9 МПа депрессия начинает развиваться при 50 % от максимальной интенсивности света, при ПВПЛ – 2,2 МПа – при 40 % света, а при ПВПЛ – 3,3 МПа – при 20 % света [10].

Большое влияние на световые кривые фотосинтеза оказывает состояние облачности в день исследования, особенно при значительном дефиците влаги в почве. Световые кривые фотосинтеза, полученные в малооблачный день и в день с переменной облачностью, когда предрассветный водный потенциал был равен –1,5 МПа, значительно различаются (рис. 1). В малооблачный день, когда прямые солнечные лучи попадают на листву, он очень быстро перегревается, и интенсивность фо-

тосинтеза резко падает. У ПФ дуба интенсивность фотосинтеза достигает лишь  $6 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ , тогда как у РФ дуба она становится свыше  $14 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ .

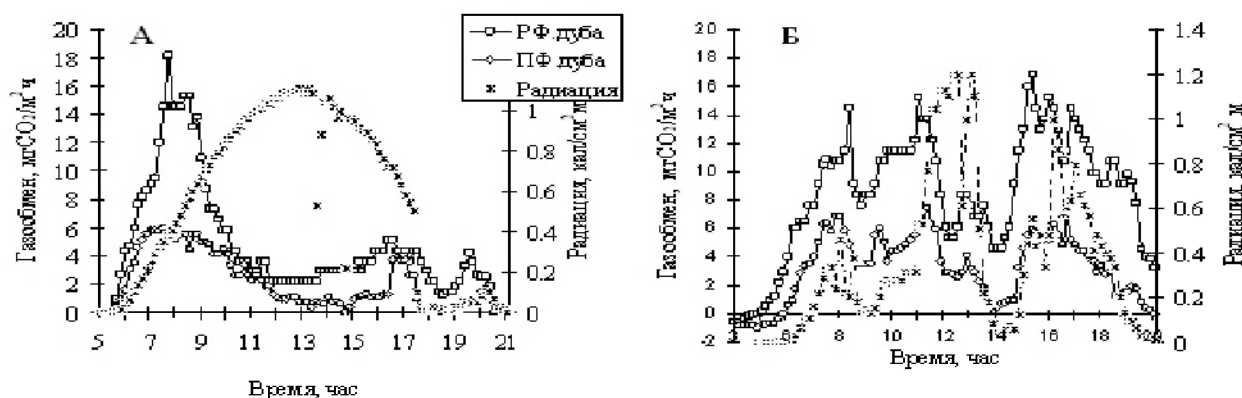


Рисунок 1. Дневной ход фотосинтеза РФ и ПФ дуба в малооблачный день (А) и в день с переменной облачностью (Б) при предрассветном водном потенциале листа  $-1,6 \text{ МПа}$ .

Однако, как у РФ, так и у ПФ дуба уже к 9 час утра интенсивность фотосинтеза резко падает. У РФ интенсивность фотосинтеза в полуденные часы была около  $3 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ , тогда как у ПФ была даже ниже  $1 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ . В послеполуденные часы, когда солнечная радиация несколько ослабла, интенсивность фотосинтеза несколько увеличилась и максимально у РФ достигла  $5 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ , а у ПФ – только  $4 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ , при этом очень низкие значения наблюдались у ПФ дуба больший период времени. В результате, в такие дни интенсивность фотосинтеза за сутки у ПФ дуба (табл.) была в 2,5–3 раза ниже, чем у РФ дуба. При переменной облачности интенсивность фотосинтеза за день при такой водообеспеченности значительно выше, чем в малооблачный день у обеих форм дуба, и при этом довольно четко следуют за изменениями в поступлении солнечной радиации, но при поступлении прямых солнечных лучей интенсивность фотосинтеза резко падает. Тем не менее, в течение всего дня как в малооблачный, так и в день с переменной облачностью, РФ дуба имела интенсивность фотосинтеза значительно выше, чем ПФ дуба (табл.).

Таблица. Суточные данные фотосинтеза, солнечной радиации и предрассветного водного потенциала у РФ и ПФ дуба

Дата	Радиация кал/см <sup>2</sup> день	Предрассветный потенциал листа, МПа	Газообмен, мгСО <sub>2</sub> /дм <sup>2</sup> день	
			ПФ дуба	РФ дуба
24.07.1998	600,8	-1,52	37,8	78,6
25.07.1998	515,2	-1,53	33,7	73,1
26.07.1998	495,4	-1,55	45,9	61,4
27.07.1998	337,4	-1,60	52,7	138,3
28.07.1998	438,9	-1,60	75,8	135,7
30.07.1998	534,3	-1,62	42,0	40,3
03.08.1998	542,5	-1,62	16,2	31,1
04.08.1998	513,4	-1,62	15,4	34,0
05.08.1998	320,4	-1,45	38,1	95,6
06.08.1998	421,6	-1,40	41,4	132,2
07.08.1998	120,4	-1,54	54,1	169,8
08.08.1998	285,9	-1,57	60,8	161,2
09.08.1998	512,6	-1,59	53,5	176,9

Световые кривые фотосинтеза в течение дня не остаются постоянными у обеих форм дуба (рис. 2). В утренние часы интенсивность на плато у РФ дуба составляет почти  $15 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ , тогда как у ПФ дуба только около  $6 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ . В послеполуденные часы световые кривые имеют параметры значительно меньше. У РФ интенсивность фотосинтеза на плато составляет всего около  $4 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ , а у поздней формы только  $2 \text{ мгСО}_2 / \text{дм}^2 \text{ч}$ .

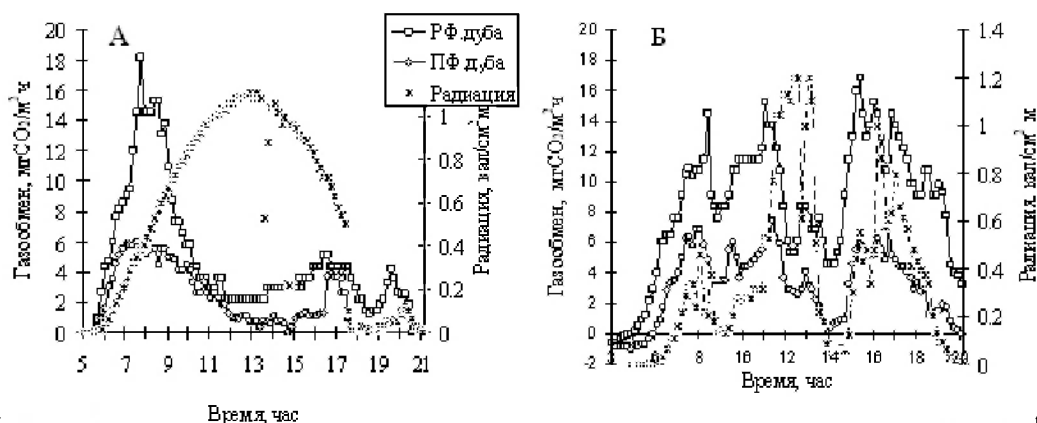


Рисунок 2. Динамика газообмена и радиационного потенциала листа  $-1,6$  МПа в период до 11 час (А) и после 16 час. (Б).

Эффективность использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез в условиях значительного недостатка влаги в дни с различной облачностью и, в результате этого, величиной прихода солнечной радиации за сутки у ранней формы значительно лучше, чем у поздней (рис. 3).

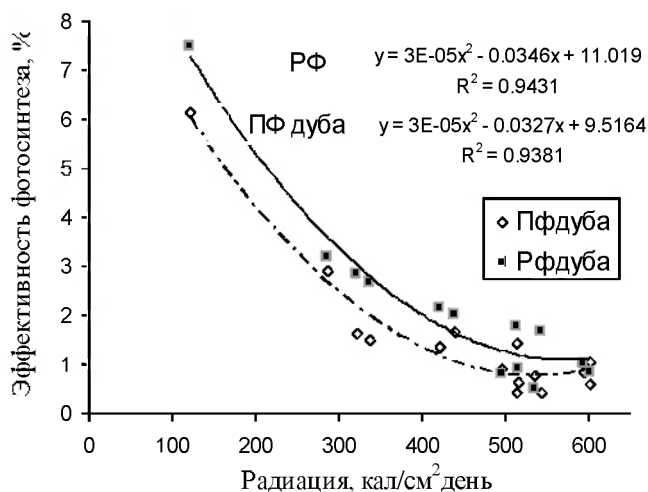


Рисунок 3. Эффективность использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез у ранней и поздней формы дуба в зависимости от поступления солнечной радиации за день.

Таким образом, ранняя форма дуба черешчатого, по сравнению с поздней формой, значительно лучше переносит недостаток влагообеспечения, и это объясняет приуроченность дуба ранней формы к сухим и очень сухим условиям местообитания. В более благоприятных условиях, эта форма дуба не может конкурировать с поздней формой, т.к. более часто подвергается весенним заморозкам и объеданию весенних листогрызущих насекомых. Кроме того, корневая система поздней формы дуба – стержневая, и в Теллермановском лесничестве, даже достигает капиллярной каймы грунтовых вод, используя влагу в большем объеме почвы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Вихров В.Е. Строение и физико-механические свойства древесины дуба. М., 1954.
2. Вихров В.Е., Енькова Е.И. Динамика вегетационного прироста древесины рано- и позднораспускающихся форм дуба в связи с условиями произрастания // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. IX. М., 1953. С. 5–29.
3. Елагин И.Н., Мина В.Н. Строение корневых систем дуба на темносерых почвах и солонцах // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. XII. М., 1953. С. 150–170.

4. Елькова Е.И. Влияние температуры воздуха на набухание и раскрытие листовых почек черешчатого дуба // Науч. зап. ВЛТИ. Т. XXI. Воронеж, 1960. С.71–85.
5. Елькова Е.И. Теллермановский лес и его восстановление. Воронеж: Изд-во Воронежского Университета, 1976. С. 29–30.
6. Елькова Е.И., Ширшин В.К. Влияние условий произрастания на физико-механические свойства древесины дуба рано- и поздораспускающихся форм // Лесоведение. 1970. № 2. С.59–73.
7. Ефимов Ю.И. К вопросу о территориальном размещении фенологических форм дуба черешчатого // Генетика, селекция и интродукция лесных пород. Воронеж, 1955. Вып.2. С. 37–45.
8. Жиренко П.Г. Динамика потока пасоки дуба черешчатого в юго-восточной лесостепи в зависимости от факторов окружающей среды // Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 11.00.09 М.: МГУ, 2007. 18 с.
9. Молчанов А.А. Научные основы ведения хозяйства в дубравах лесостепи. М.: Наука, 1964. С. 71–72.
10. Молчанов А.Г. Изменчивость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды // Лесоведение. 2002. № 6. С. 13–22.
11. Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г. Предрасветный водный потенциал листьев дуба как показатель влагообеспеченности растений. // Лесоведение, 2000. № 2. С.72–74.
12. Романовский М.Г., Мамаев В.В. Грунтовые воды нагорных дубрав Теллермановского леса // Лесоведение, 2002. № 5. С. 6–11.
13. Силина А.А. Транспирация рано- и поздораспускающихся рас дуба в условиях лесостепи // Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1958. Т.41. С. 104–110.
14. Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants // Science. 1965. Vol. 148. P. 339–346.
15. Рахи М.О. Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев // Физиология растений. 1973. Т. 20. С. 215–221.

## MORPHOMETRY OF VEGETATIVE BUDS OF BIRCH: SHORT-SHOOTS

*Nikolaeva N.N.<sup>1</sup>, Leri M.M.<sup>2</sup>, Veselkova L.L.<sup>1</sup>*

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

<sup>2</sup> IAMR Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St. 11, Petrozavodsk, Karelia, Russia,

Abstract. A woody plant vegetative bud carries in itself all the elements of a future shoot in a different maturation degree. The number of base units and their developmental character are determined by species features and by a set of environmental factors to some extent. We show that in contrast to silver birch a curly birch short-shoot buds have 1) a tendency to bud sizes growth in acropetal direction is indicated the most clear, 2) a significant increase in the size of spring buds in comparison to autumn ones, 3) higher capacity of spring buds, 4) more than 23 % of buds have 3 pairs of stipules, 5) embryonic leaves are more developed in length. Apparently, those buds characteristics of curly birch along with its higher concentrations of sucrose and lipids in phloem, specifics of vascular tissue structure and also peculiarities of assimilation apparatus composition can be considered as factors providing conditions for the formation of bigger buds with more preformed structures in curly birch plants than in silver birch plants and significantly helping short-shoots to burst more (both in number and in area) assimilating leaves and do it faster.

## МОРФОМЕТРИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК БЕРЕЗЫ: БРАХИБЛАСТЫ

*Николаева Н.Н.<sup>1</sup>, Лери М.М.<sup>2</sup>, Веселкова Л.Л.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, E-mail: mnikol@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Учреждение Российской академии наук ИИМИ Карельского научного центра РАН, E-mail: leri@krc.karelia.ru

**Введение.** Вегетативная почка древесного растения несет в себе все элементы будущего побега в различной степени развития. Количество структурных единиц и характер их развития определяются особенностями вида и, в определенной степени, набором факторов внешней среды.

Изучение характеристик почки очень важно для понимания развития архитектуры дерева с точки зрения взаимосвязи морфологии и экологии. Увеличение в высоту и формирование архитек-

туры дерева зависит от активности его апикальных меристем [2], в то время как рост по диаметру определяется камбием [8]. Очевидно, что интенсивность ассимиляционных процессов в кроне и способность транспортной системы распределять оттекающие ассимиляты по растению влияют на объем нормально функционирующего камбия.

Карельская береза (*Betula pendula* var. *carelica* Roth) известна в мире благодаря удивительно красивой текстуре древесины, которая является результатом изменения программы развития клеток камбиальной зоны, вызванным повышенным уровнем транспортных сахаров во флоэмном экссудате [14].

Ранее нами было показано, что прохождение фазы растений карельской березы отличается от динамики этих процессов у березы повислой [13]. На брахибластах карельской березы чаще формируются 3–4 листа, тогда как у березы повислой подавляющее большинство брахибластов двухлистные. У обеих групп берез отмечен метаморфоз брахибластов в мезобласты. Вероятно, стартовые условия, такие как количество, состав, степень развития внутривидовых структур, оказывают существенное влияние на возможность реализации развития почки по конкретному типу. Чтобы проверить данное предположение, мы проанализировали состав и морфометрические параметры вегетативных осенних и весенних почек на укороченных побегах.

**Материал и методика.** Исследования проводили на средневозрастных генеративных (g2) растениях *Betula pendula* var. *pendula* и *Betula pendula* var. *carelica* Roth, растущих на территории Агробиологической станции (64°45' с.ш., 34°20' в.д.) Карельского научного центра РАН (35 деревьев). В трех частях кроны (верхней – ВЧК, средней – СЧК и нижней – НЧК) срезали часть ветви до 70 см длиной на периферии кроны юго-восточной экспозиции. Образцы собирали осенью 2002 г. – почки в состоянии глубокого покоя, весной 2003 г. и 2005 г. – почки в состоянии вынужденного покоя за 2–3 недели до разверзания. Общее количество проанализированных почек составило 5031 шт. Для оценки достоверности различий между средними значениями использовали либо параметрический критерий Стьюдента, либо, при нарушении условия нормальности распределения данных, его непараметрический аналог – критерий Манна-Уитни. Все приводимые утверждения о достоверности различий подтверждаются на 5 %-ном уровне значимости.

У березы листья развиваются на двух основных типах побегов, классифицируемых как длинные или ростовые – ауксибласты и укороченные – брахибласты [4]. Фиксированные в 70 % спирте почки на брахибластах объединяли в выборку в зависимости от возраста побега (1-, 2-, n-летние). С помощью окулярного микроскопа (МБС-10) и микролинейки были сосчитаны и измерены структуры составляющие почку (длина и ширина: почки, кроющих чешуй, прилистников, эмбрионных листочков, апекса).

**Результаты и обсуждение.** Растения *B. pendula* характеризуются почками *закрытого типа*. *Листостроение* в почке складчато-продольно-складчатое, т. е. листовая пластинка сложена вдоль главной и боковых жилок, расположенных косо по отношению к главной жилке. *Почкостроение* спирально-полуобъемлющее, т. е. предыдущий лист своим краем прикрывает край последующего листа (рис. 1).

По всей кроне у исследуемых берез состав почек был гомонным (один лист – два прилистника): верхушечные и пазушные почки брахибластов имели до трех рудиментных листочков, прилистники которых преобразовались в покровные чешуи, один-восемь эмбрионных (пресформированных) листочков и апекс.

К эндогенным мелкомасштабным ритмам, период которых не совпадает с ритмами внешней среды, относится лежащая в основе развития побега ритмическая деятельность апекса, на котором периодически образуются листовые зачатки и зачатки пазушных почек [15]. Ритмы и циклы внутривидового и внутривидового развития побега не всегда совпадают, так как в период приостановки видимого роста могут закладываться в почке новые элементы побега.

Внутривидовая фаза развития побега складывается из следующих этапов:

*Первый* вегетационный сезон:

→ У березы как симпластного вида симпластическое пространство, связанное плазмодесмами, обеспечивает прямой поток сигналов от клетки к клетке [10]. Межклеточные сигнальные сети размещены и взаимосвязаны таким образом, что они поддерживают формирование определенного рисунка [1,9]. Существующие границы симпластических полей – между центром апикальной меристемы и периферией, и между туникой и корпусом предотвращают свободную диффузию сигналов, создают зоны развития с конкретными задачами [1], таким образом, происходит **обособление апекса** будущего побега в пазухе эмбрионного листочка.



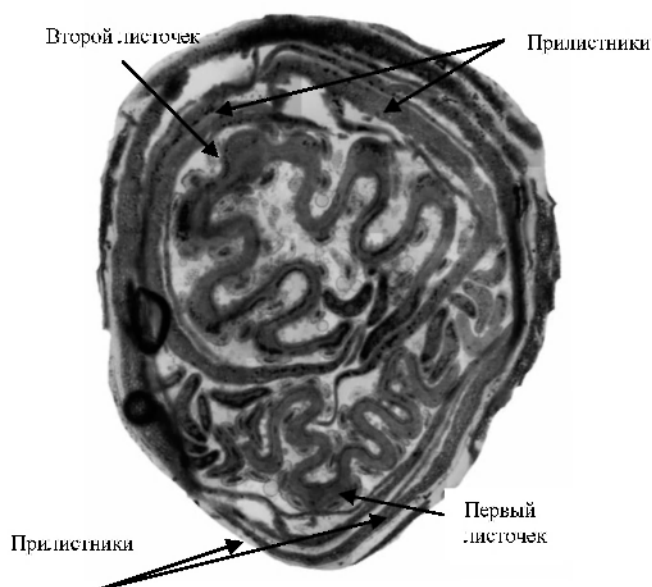


Рисунок 1. Поперечный срез почки брахибласта березы повислой.

→ Переход в состояние **глубокого покоя** характеризуется активацией выработки 1,3-β-D-глюкана, который образует скопления в сфинктрах плазмодесм у клеток апикальной меристемы, тем самым разрывает симпластические связи между клетками, тканями и делает невозможным передвижение веществ, передачу сигналов и приводит растение в неактивное состояние. Локальная активация синтеза 1,3-β-D-глюкана является необходимым шагом в направлении перехода к глубокому покою [6].

→ Переход в состояние **вынужденного покоя** характеризуется потенциальной готовностью клеток к росту, но апикальная меристема все еще не активна. Происходит процесс распада комплексов 1,3-β-D-глюкана в плазмодесмах и возобновляется возможность обмена метаболитами, сигнальными молекулами и гормонами между клетками [6]. Таким образом, предполагается, что под влиянием продолжительных отрицательных температур апикальная меристема побега не переходит в активное состояние, но провоцируется синтез и высвобождение из сферосомоподобных вакуолей 1,3-β-D-глюканазы, которая расщепляет 1,3-β-D-глюкан на концах плазмодесм, и симпластическая сеть между клетками восстанавливается [7].

*Второй* вегетационный сезон: этап активного **органогенеза** (формирование эмбрионных листочков, междоузлий, закладка пазушных почек)

→ переход в состояние **глубокого** покоя;

→ переход в состояние **вынужденного** покоя.

Далее следует внепочечный рост – разворачивание почек и видимый рост побега.

В результате анализа емкости почек брахибластов выяснилось, что более 90 % осенних почек берез содержат 2–3 эмбрионных листочка по всем частям кроны (табл.). В весенних почках ситуация несколько меняется. В базипетальном направлении у березы повислой увеличивается суммарное количество почек, сформировавших 3–4 листочка, и уменьшается процентное содержание почек с количеством листочков 5–7. Процент почек несущих 4–7 листочков у карельской березы в целом выше, чем у березы повислой.

Это находит отражение в динамике размеров почек осенью и весной (рис. 2). У изучаемых растений длина и ширина почки увеличивались в акропетальном направлении. Весенние почки были достоверно крупнее осенних по всей кроне. Береза карельская лидировала по длине почки брахибласта в верхней и средней частях кроны осенью и еще более значимое превышение было зафиксировано у **весенних** почек по всей кроне. Достоверное превышение ширины почки б.к. в верхней части кроны осенью подтвердилось для весенних почек. Почки (осенние и весенние) карельской березы крупнее, и увеличение, по сравнению с осенними данными, более значимое, чем у березы повислой по всей кроне. Стоит отметить, что для всех почек изучаемых берез характерно превышение длины почки над ее шириной, что свидетельствует об асинхронности развития органов (листьев, прилистников) в длину и ширину.

Таблица. Процентное содержание почек на укороченных побегах с разным количеством эмбрионных листочков по частям кроны, %. **ОСЕНЬ-ВЕСНА**

Часть кроны	Груша берез	Количество эмбрионных листочков в почке						
		1-л	2-л	3-л	4-л	5-л	6-л	7-л
Почки на брахибластах, %								
ВЧК	б.п.	1,4–0	64,8– <b>25,8</b>	33,8– <b>50,5</b>	0–17,2	0– <b>4,3</b>	0–2,2	0–0
	б.к.уз.	4–1	48– <b>13,3</b>	44–11,8	4–43,6	0–17,4	0–7,7	0–5,1
СЧК	б.п.	1–0	76,2– <b>21,5</b>	21,3– <b>66,3</b>	0,5–8,6	1–1,8	0–1,2	0–0,6
	б.к.уз.	1,8–1,6	71,4–4,6	22,9–23,4	3,9–53,2	0–17,2	0–0	0–0
НЧК	б.п.	0,8–1,7	19,5–8,9	66,4– <b>65,8</b>	11,2–21,9	0,8–1,7	0–0	1,3–0
	б.к.уз.	0,5–1,8	46,5–10,4	42,8–28,3	8,9–38,7	0–17,9	1–1,2	0–1,7
СЧК 2005	б.п.	<b>0,2</b>	<b>1,9</b>	<b>35,4</b>	<b>43,5</b>	<b>13,5</b>	<b>2,5</b>	<b>2,9</b>
	б.к.уз.	<b>0</b>	<b>3,7</b>	<b>27,6</b>	<b>43,1</b>	<b>17,6</b>	<b>5,3</b>	<b>2,7</b>

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

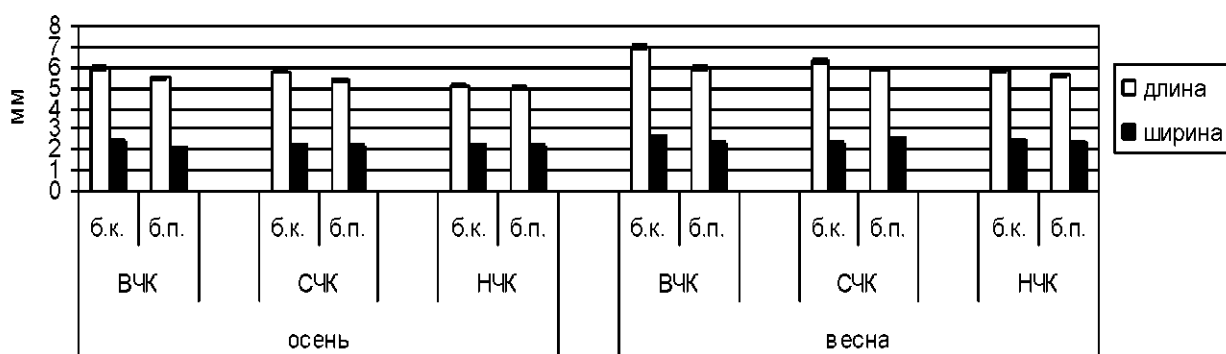


Рисунок 2. Размер почек брахибластов березы повислой (б.п.) и карельской березы (б.к.) по частям кроны осенью и весной.

Листовая серия, получающаяся при развертке почки, обнаруживает эмбриональные листья, приостановившиеся в развитии на определенных стадиях морфогенеза. Первые два эмбрионных листа, сформированные в почках, были самыми крупными и имели близкие размеры. Линейные параметры третьего эмбрионного листочка в почках брахибластов, содержащих три сформированных настоящих листа, были больше, по сравнению с такими же по составу почками на ауксибластах, более чем в два раза. Это, очевидно, объясняется тем, что брахибласты рано заканчивают свое развитие, и формирование почечных структур в данном случае происходит при хорошем снабжении ассимилятами, поступавшим из их листьев. Сопоставление линейных размеров третьего эмбрионного листа в почках на ауксибластах и брахибластах березы повислой и карельской березы показало, что в верхней части кроны разница между березами по этому показателю была не значимой ( $P < 0,86$ ), в средней ( $P > 0,99$ ) и нижней ( $P > 0,96$ ) частях кроны установлено существенно превышение линейных размеров почек брахибластов карельской березы над березой повислой.

Длина апекса весенних почек карельской березы более чем в три раза короче, чем осенних. У березы повислой длина апекса осенних почек была больше в два раза ВЧК и в три раза в СЧК, уменьшение длины апекса в полтора раза отмечено для НЧК. По ширине величина размаха была значительно меньше, но уменьшение размера у карельской березы было также более заметным, чем у березы повислой. Отмеченные вариации размеров апекса, вероятно, обусловлены тем, что отбор весенних почек был произведен за 2–3 недели до распускания листьев, в период активного сокодвижения, когда возобновилось развитие почек, что повлекло за собой морфологические изменения структур ее составляющих.

Высокие концентрации сахарозы и липидов во флоэме б.к. по сравнению с березой повислой [14], а также особенности строения ассимиляционного аппарата [12] данных групп берез, очевидно, можно рассматривать как факторы обеспечивающие условия для формирования у растений карельской березы более крупных почек с большим количеством пресформированных структур, чем у березы повислой (таб.).

Условное деление кроны дерева на три части (верхнюю, среднюю и нижнюю) функционально оправдано:

Верхняя часть кроны (ВЧК) – зона **возобновления**, преимущественно обеспечивает захват пространства и вынос ассимилирующих органов в наиболее благоприятные для фотосинтеза условия освещения, восполняет собственные потребности в ассимилятах. Формирование многолистных брахибластов в верхней трети кроны будет уменьшать ее пропускную способность для света. Здесь доминируют ауксибласты и 1–3 летние брахибласты. Лидерство по размерам осенних почек брахибластов карельская береза сохранила за собой и в весенних почках верхней части кроны.

Средняя часть кроны (СЧК) – зона **обогащения**. Преимущественно представлены ауксибласты и 1–3 летние брахибласты, значительную часть составляют многолетние брахибласты. Наиболее продуктивная СЧК продуцирует ассимиляты, транспортируемые в акро- и базипетальном направлениях, многолистные брахибласты, на формирование стебля которых растение затратило меньше ресурсов, активно синтезируют фотосинтаты, поглощая рассеянный свет внутри кроны.

Нижняя часть кроны (НЧК) – **резервная** зона, улавливает проходящий свет и частично обеспечивает собственные затраты и содержит почки возобновления. Здесь доминируют многолетние брахибласты, незначительную часть составляют ауксибласты.

Заполнение кроны данными типами побегов характерно для обеих изучаемых групп берез, однако протяженность каждой из частей различна.

В средней и нижней частях кроны встречаются укороченные побеги, нарастающие по типу брахибласта до 10 лет. Оказалось, что в средней трети кроны карельская береза имела более крупные по размерам и емкости почки многолетних брахибластов. Подобная тенденция была отмечена и для 1–3-летних брахибластов, содержащих 3 листочка.

Отметим, что для березы свойственно образование мезобластов – ростовых побегов из почки брахибласта, т. е. при изменении окружающих условий (появление просветов в кроне, гибель близстоящих растений и т. д.) происходит смена программы развития почки брахибласта в данном участке кроны: формируется ауксибласт. Количество метаморфизированных побегов в СЧК было 23 % и 15,5 % у березы повислой и карельской березы, соответственно. Это свидетельствует о высокой адаптивной способности берез. Скоординированная программа развития всех органов и адекватное реагирование на изменение условий позволяет березе выживать и закрепляться на обширных территориях.

Процент почек, **поврежденных энтомовыми вредителями**, у берез был примерно равным и увеличивался в базипетальном направлении. Максимальное количество поврежденных почек было отмечено в нижней части кроны. Возможно, более напряженные микроклиматические условия в нижней части кроны березы повислой (сильное затенение, обострение конкуренции за фотосинтаты между побегами, ослабление энергии роста и т. д.) способствовали увеличению процента почек пораженных энтомовыми вредителями, по сравнению со светолюбивой карельской березой почти в два раза, для которой характерна широкораскидистая крона с относительно равномерным освещением.

Логично предположить, что чем большее количество эмбриональных листочков содержит почка, тем она крупнее. Результаты нашего исследования показали, что это заключение верно для почек брахибластов березы повислой, у карельской березы данная тенденция реализуется наиболее явно в нижней части кроны и для осенних почек верхней и средней частей кроны (рис. 3). Достоверное увеличение размеров весенних почек у березы повислой было отмечено для почек, содержащих три эмбриональных листочка в средней и нижней частях кроны. У растений карельской березы максимально достоверные изменения размеров отмечены у 2-листных почек верхней части кроны.

Анализируя составляющие почку структуры, мы обратили внимание, что у изучаемых групп берез имеются различия в количестве не только пресформированных настоящих листочков, но и в количестве пар кроющих чешуй. Как уже было отмечено, для березы характерен гомономный набор – один лист и два прилистника. Как известно, прилистники это выросты основания листа, служащие для защиты листа в почке, т. е. в основании каждой пары кроющих чешуй потенциально может быть обнаружен лист. Так как кроющие чешуи – это преобразованные прилистники, ткани которых одревеснели за счет лигнификации вторичных оболочек клеток, то и листочки, которые они закрывают, также претерпели изменения. Это рудиментные листочки. Размеры рудиментных листочков в 3–4 раза мельче, чем размеры закрывающих их чешуй.

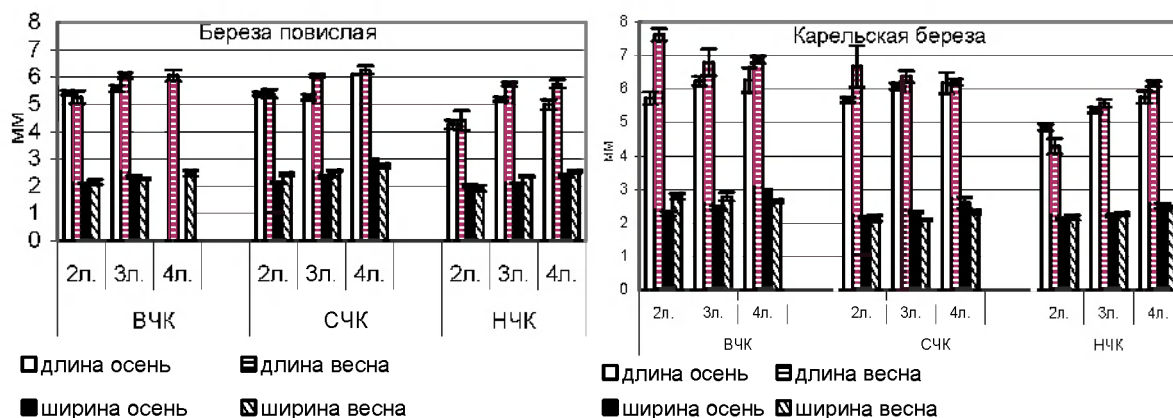


Рисунок 3. Размеры почки брахибласта по частям кроны, в зависимости от количества пресформированных листочков.

Количество листочков в почке 2л. – 2шт., 3л. – 3шт., 4л. – 4шт.

Нами показано, что у 86 % почек брахибластов карельской березы содержится 3 пары кроющих чешуй, у 7,5 % – 2, у 5 % – 4 и 1 пара кроющих чешуй была обнаружена у 0,5 % почек. В то же время у березы повислой по 1 % и 2 % пришлось на почки с четырьмя и одной парой кроющих чешуй, соответственно, 2 пары были отмечены у 34 % и 3 пары у 63 % почек брахибластов.

Таким образом, нами показано, что в отличие от почек брахибластов березы повислой у карельской березы 1) тенденция к увеличению размеров почки в акропетальном направлении выражена наиболее четко, 2) достоверно увеличение размеров весенних почек по сравнению с осенними, 3) емкость весенних почек выше, 4) больше на 23 % почек содержат 3 пары прилистников, 5) эмбриональные листочки больше развиты в длину. Видимо, данные характеристики почек карельской березы в значительной степени способствуют тому, что брахибласты разворачивают больше ассимилирующих листьев по количеству и площади и в более сжатые сроки.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Crawford K.M., Zambryski P.C. Plasmodesmata signaling: many roles, sophisticated statutes // *Curr. Opin. Plant Biol.* 1999. № 2. P. 382–387.
2. Halle F., Oldeman R., Tomlinson P. *Tropical trees and forests: an architectural analysis.* Springer-Verlag, Heidelberg, 1978
3. Kozłowski T.T., Clausen J.J. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants // *Can. J. Bot.* 1966. № 44. P. 827–843.
4. Kozłowski T.T. *Growth and development of trees. Volume 1. Seed germination, ontogeny, and shoot growth.* NY, 1971
5. Lehtila K., Tuomi J., Sulkinoja M. Bud demography of the mountain birch *Betula pubescence ssp. tortuosa* near tree line // *Ecology.* 1994. № 75 (4). P. 945–955.
6. Rinne P.L.H., van der Schoot C. Symplasmic fields in the tunica of the shoot apical meristem coordinate morphogenetic events // *Development.* 1998. N 125. P. 1477–1485.
7. Rinne P.L.H., Kaikuranta P.M., van der Schoot C. The shoot apical meristem restores its symplasmic organization during chilling-induced released from dormancy // *The Plant J.* 2001. № 26(3). P. 249–264.
8. Steeves T., Sussex I. *Patterns in plant development.* Cambridge Univ. Press. NY 1989.
9. Vernoux T., Autran D., Traas J. Developmental control of cell division patterns in the shoot apex. // *Plant Mol. Biol.* 2000. № 40. P. 569–581.
10. Гамалей Ю.В. *Транспортная система сосудистых растений.* Изд-во С.-Петербургского университета. 2004. 422 с.
11. Любавская А.Я. *Карельская береза.* М., Изд-во Лесная пр-ть., 1978. 157 с.
12. Николаева Н.Н., Новицкая Л.Л. Структурные особенности ассимиляционного аппарата и формирования аномальной древесины карельской березы // *Лесоведение.* 2007. № 1. С.70–73.
13. Николаева Н.Н., Новицкая Л.Л. Особенности весенних фаз развития карельской березы // *Лесоведение.* 2006. № 6. С. 59–65.

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

## MORPHOMETRY OF VEGETATIVE BUDS OF BIRCH: LONG-SHOOTS

*Nikolaeva N.N.<sup>1</sup>, Leri M.M.<sup>2</sup>, Veselkova L.L.<sup>1</sup>*

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

<sup>2</sup> IAMR Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St. 11, Petrozavodsk, Karelia, Russia,

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

## МОРФОМЕТРИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК БЕРЕЗЫ: АУКСИБЛАСТЫ

*Николаева Н.Н.<sup>1</sup>, Лери М.М.<sup>2</sup>, Веселкова Л.Л.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, E-mail: mnikol@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Учреждение Российской академии наук ИИМИ Карельского научного центра РАН, E-mail: leri@krc.karelia.ru

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

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

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

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

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

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

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

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

В данной работе будут рассмотрены только вегетативные почки ауксибластов.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

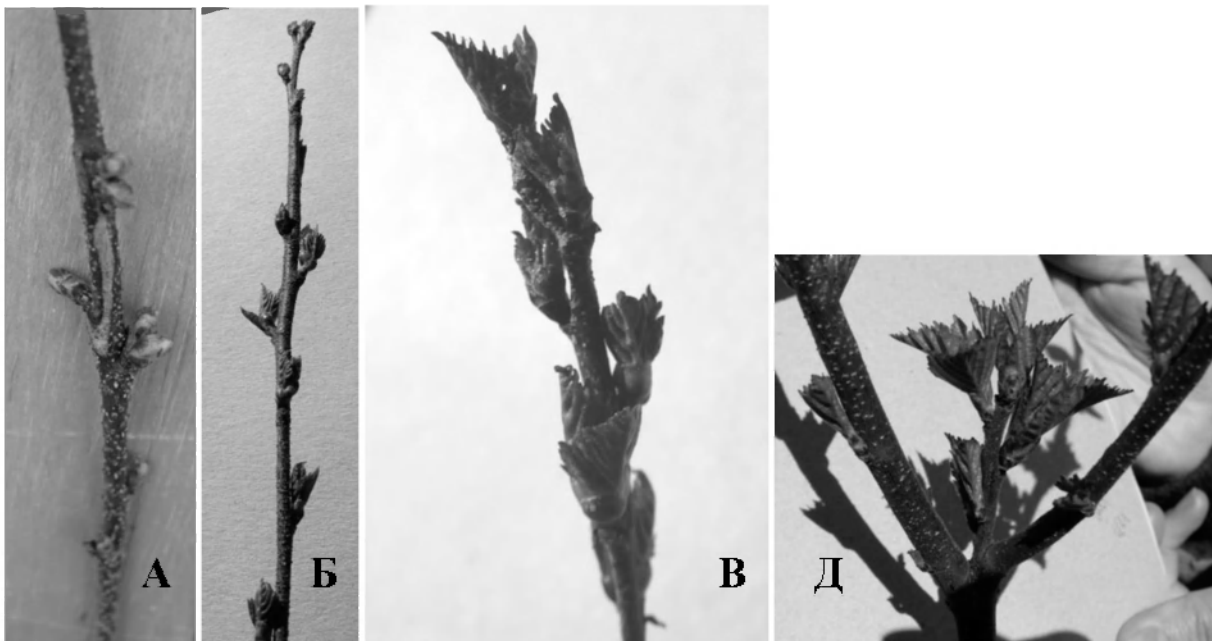


Рисунок 1. Скученность почек на побегах карельской березы.

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

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

Таким образом, анализ почек ауксибластов показал, что:

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

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

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

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

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

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

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

#### ЛИТЕРАТУРА

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

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

## STRUCTURAL ORGANIZATION OF 1-YEAR-OLD SEEDLINGS OF BIRCH

*Nikolaeva N.N.<sup>1</sup>, Leri M.M.<sup>2</sup>*

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

<sup>2</sup> IAMR Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St.11, Petrozavodsk, Karelia, Russia,

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

## СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ БЕРЕЗЫ

*Николаева Н.Н.<sup>1</sup>, Лери М.М.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, E-mail: nnikol@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Учреждение Российской академии наук ИЛМИ Карельского научного центра РАН, E-mail: leri@krc.karelia.ru

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

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

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

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

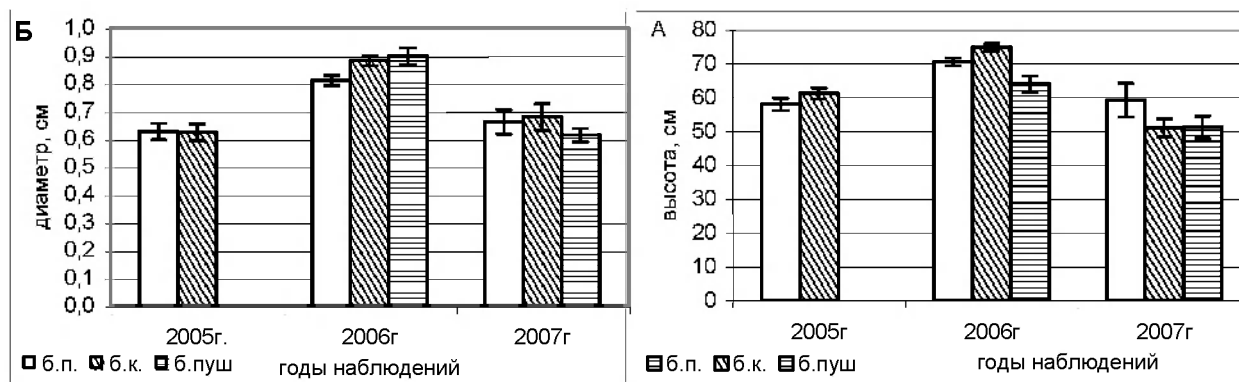


Рисунок 1. Высота и диаметр 1-летних сеянцев берез по годам.

Таблица. Распределение растений в зависимости от высоты стволика, %

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

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

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

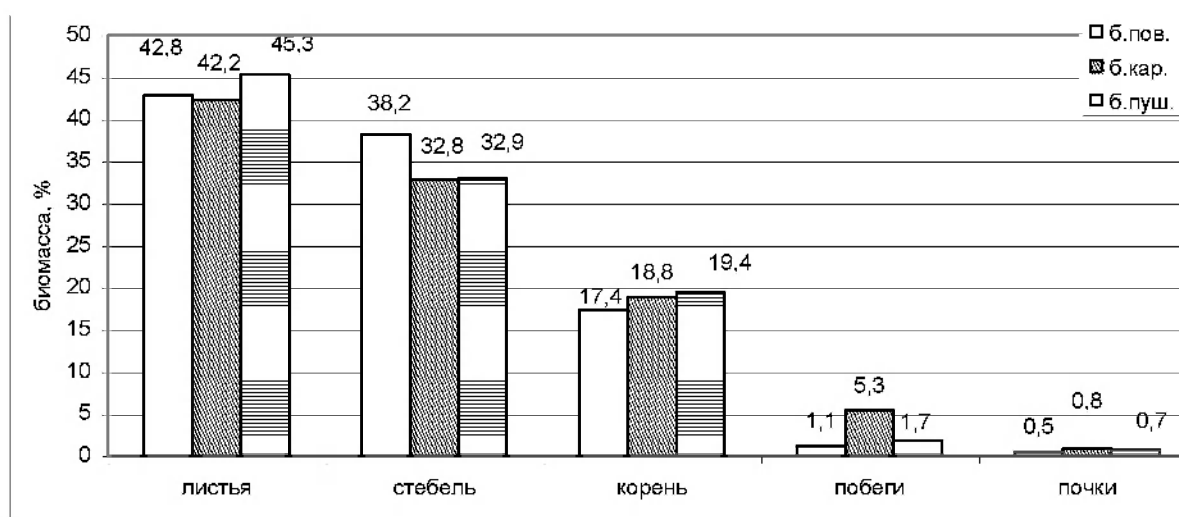


Рисунок 2. Распределение биомассы органов и их частей в пределах целого растения.

Обозначения как на рис. 1.

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

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

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

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

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

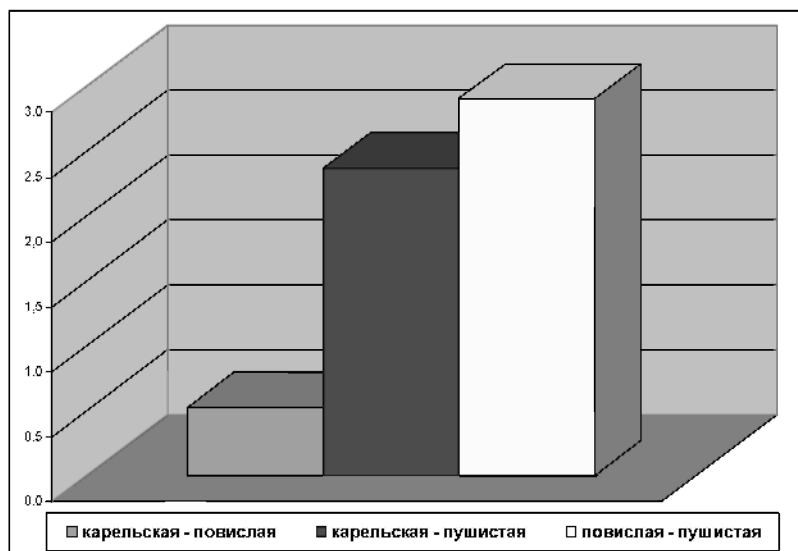


Рисунок 3. Квадраты расстояний Махаланобиса.

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

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

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

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

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

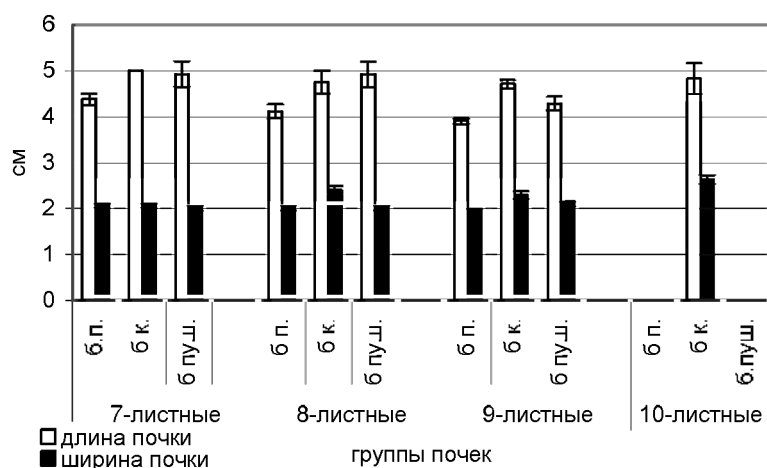


Рисунок 4. Размеры почек, содержащих разное количество пресформированных структур у 1-летних сеянцев березы.

Обозначения как на рис. 1.

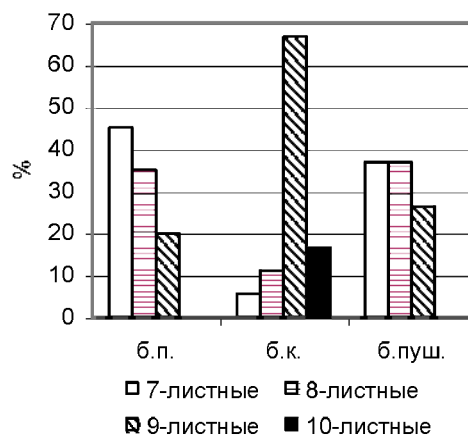


Рисунок 5. Соотношение почек у 1-летних сеянцев березы, содержащих разное количество пресформированных структур.

Обозначения как на рис. 1.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## ЛИТЕРАТУРА

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



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

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

*Novitskaya I.I.*

Forest Research Institute, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk 185910, Russia. Tel: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: novits@krc.karelia.ru

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

## МЕХАНИЗМЫ ИНДУКЦИИ АНОМАЛЬНОГО КАМБИАЛЬНОГО РОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

*Новицкая И.И.*

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

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

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

и флоэмы, дыхание, синтез запасных метаболитов. Если концентрация сахарозы продолжает оставаться высокой, то включаются дополнительные механизмы, осуществляющие ее метаболизацию или выведение за пределы магистрального транспортного русла как в самих ситовидных трубках (синтез крахмала в полости ситовидных трубок, образование перламутровых оболочек, склерификация ситовидных трубок), так и в паренхимных клетках проводящей флоэмы (синтез крахмала, липидов, таннинов, склерификация паренхимы в непосредственной близости от камбия) [10].

Поддержание концентрации сахарозы в определенных пределах имеет большое значение не только для нормального осуществления флоэмного транспорта, но и для нормального камбиального роста. Как недостаток, так и избыток сахарозы ведут к торможению камбиальной деятельности. Высокие концентрации вызывают блокирование апоптоза (запрограммированной клеточной смерти), лежащего в основе дифференцировки сосудов и трахеид ксилемы и ситовидных трубок флоэмы. В результате клетки камбиальной зоны, которые в процессе развития должны были потерять протопласт, сохраняют его и превращаются в клетки запасающей паренхимы [10, 19].

Основными объектами наших исследований служили две формы березы повислой: обычная береза повислая с упорядоченной вертикально-ориентированной структурой проводящих тканей (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельская береза с характерным для нее аномальным строением ксилемы и флоэмы (*B. pendula* var. *carelica*).

Карельская береза широко известна в мире благодаря утилитарному значению ее древесины, поскольку структурные аномалии ксилемы этой древесной породы на макроуровне образуют узор, напоминающий по рисунку мрамор. С другой стороны, она является уникальным объектом для изучения механизмов морфогенеза древесных растений. Из всех древесных пород структурные аномалии тканей ствола выражены у нее наиболее ярко, характеризуются большим разнообразием проявления в онтогенезе и высоким уровнем эндогенной изменчивости; их появление, развитие и затухание зависят от воздействия факторов среды.

Анатомо-цитологический анализ показал, что узорчатые растения карельской березы имеют почти полный набор признаков избытка сахарозы в тканях ствола [9, 10]. Это обильные включения крахмала в проводящих элементах флоэмы, очаги склерификации ситовидных трубок вблизи камбия, накопление липидов и таннинов в паренхимных клетках проводящей флоэмы, увеличение в этой зоне относительной доли запасающей паренхимы. И происходит все это на фоне повышенной активности расщепляющих сахарозу ферментов – инвертазы и сахарозосинтазы [3].

Известно, что у некоторых растений сахароза выполняет функцию запасного соединения [6]. В то же время воздействие на морфогенез может оказывать только транспортная сахароза, вернее ее поток, воспринимаемый сахарочувствительными рецепторами клетки [11]. В ходе исследований было установлено, что сахароза у березы, являясь основной транспортной формой углеводов, по-видимому, присутствует в растении только в транспортной или потоковой форме и не является запасным метаболитом; запасным сахаром у березы повислой является фруктоза [11]. Следовательно, при появлении в камбиальной зоне березы повышенного уровня сахарозы возникает необходимость в утилизации большого количества дисахарида, что может вызвать образование большого числа запасающих сахара клеток – клеток паренхимы. Значительное увеличение доли паренхимы приводит к нарушению структуры проводящих тканей, как это имеет место у карельской березы.

Исходя из наших представлений, избыток сахарозы у карельской березы индуцирует аномальное увеличение объема запасающей паренхимы, в ходе которого происходит утилизация «лишней» сахарозы. Из этого следует, что: (1) высокий уровень сахарозы в тканях должен предшествовать формированию структурных аномалий, (2) после начала аномального роста содержание сахарозы приближается к норме.

У карельской березы хорошо известно такое явление, как пульсации в развитии аномалий древесины. Морфологически это выражается в прерывании развития отдельно взятой аномалии (V-образного углубления в древесине) в результате образования древесины нормального строения в начале вегетации следующего года. Углубление, таким образом, частично выравнивается. Однако в середине лета процесс аномального роста возобновляется.

Мы связали феномен пульсирующего развития аномалий с особенностями донорно-акцепторных отношений органов и тканей березы на разных этапах вегетационного периода. Весной основ-

ным аттрагирующим центром в дереве является крона, на развитие которой тратится основная доля доступных ассимилятов. Массовый отток сахаров в ствол начинается только после полного развития листового аппарата. В условиях Карелии это обычно наблюдается в июле. Данные по содержанию сахарозы в тканях ствола показывают, что у карельской березы уровень дисахарида в июле поднимается выше некой критической точки, когда притекающая сахароза уже не успевает утилизироваться в рамках нормального роста. Транспортные пути оказываются перегружены, и срабатывает механизм запуска формирования аномальных структур, способствующих использованию избытка транспортной сахарозы. Результатом этого становится снижение уровня сахарозы и приближение его к «норме», в нашем случае к значениям, близким к обычной березе повислой.

Таким образом, развитие аномальных структур имеет глубокий физиологический смысл. С одной стороны, их появление ведет к общему нарушению структурной организации тканей ствола, с другой – нормализует в тканях уровень сахарозы, что необходимо для нормального осуществления транспортной функции и нормального камбиального роста.

Широкая вариабельность развития узорчатости (аномальности) древесины как между отдельными деревьями, так и в ходе их онтогенеза дала нам основание предположить, что степень приближения концентрации сахарозы к «норме» после запуска аномального роста зависит от степени узорчатости древесины. В случае интенсивного развития узорчатости (аномальности) древесины концентрация сахарозы может стать даже более низкой, чем у обычной березы, при вялом течении процесса – несколько превышать этот показатель.

В связи с рассматриваемым кругом проблем необходимо дать ответ на вопрос, почему характерные структурные аномалии появляются у березы повислой и обычно не развиваются у других древесных пород. Дело в том, что береза повислая – это светолюбивая порода с очень высокой продуктивностью фотосинтеза [12] и интенсивным оттоком сахаров из листьев. Последнее выражается в ее габитуальных особенностях. Для данного вида березы характерен быстрый рост основных осей и побегов (длинные свисающие плети ветвей, нашедшие отражение в видовом названии) и интенсивное утолщение ствола (в зоне экологического оптимума диаметр нижней части ствола достигает 1 м). Все это связано с активным флоэмным транспортом и поступлением в осевые органы большого количества ассимилятов. В то же время в норме у березы не предусмотрены эффективные механизмы выведения избытка сахарозы из обмена непосредственно в зоне проводящей флоэмы, как это имеет место у других древесных пород. Так, например, у осины в проводящей флоэме ежегодно откладывается слой волокон с толстыми целлюлозными оболочками, у ольхи в норме в прикамбиальной зоне формируются небольшие группы толстостенных склерид. В отличие от них у березы сахароза, не использованная в ходе камбиального роста, сразу оттекает в периферийные слои коры. Здесь она расходуется на образование огромных склеридных комплексов и синтез липидов в поверхностных слоях ствола – феллеме (бересте). Биохимический анализ показал, что содержание липидов в бересте во много раз превосходит их уровень в других тканях ствола [13]. Таким образом, береста у березы, помимо защитной функции, выполняет также роль жировой ткани, «перерабатывающей» излишки углеводов (сахаров).

Радиальный транспорт имеет определенную пропускную способность, поэтому сильное повышение уровня сахарозы во флоэме требует ее утилизации на месте. В случае березы результатом этого становится нарушение нормальной структуры проводящих тканей (склерификация проводящих элементов флоэмы, дифференциация материнских клеток флоэмы и ксилемы в клетки запасящей паренхимы, увеличение содержания в них запасных метаболитов).

Среди возможных причин повышения концентрации раствора сахарозы во флоэме и камбиальной зоне березы в период вторичного утолщения ствола заслуживают внимания: а) дефицит воды, б) поступление большого количества дисахарида на фоне более высокой интенсивности фотосинтеза, в) невозможность утилизировать поступившую сахарозу в рамках существующего метаболического статуса тканей.

Анализ имеющихся данных дает основание считать, что формирование узорчатой древесины карельской березы не связано с водным дефицитом листьев и тканей ствола:

1) Водный дефицит отрицательно сказывается на камбиальной деятельности, вплоть до остановки вторичного утолщения ствола. У карельской березы формирование структурных аномалий проводящих тканей, наоборот, происходит на фоне существенного увеличения радиальных приростов древесины.

2) В вакуолях паренхимных прослоек древесины и, особенно, в массивной паренхиме коры карельской березы накапливается огромный пул воды, который всегда может быть использован для регуляции водного потенциала камбиальной зоны. Поэтому можно предположить, что при прочих равных условиях карельская береза меньше страдает от недостатка почвенной влаги по сравнению с обычной березой повислой.

3) Клетки паренхимы коры карельской березы на этапах, предшествующих развитию аномалий, характеризуются высоким содержанием сахаров, следовательно, обладают высоким осмотическим потенциалом. Последнее способствует большему отвлечению воды в латеральном направлении (в сторону камбиальной зоны) из восходящего ксилемного потока.

4) Водный дефицит растения связан с водным потенциалом облиственных побегов и оводненностью листьев. Листья взрослых растений карельской березы содержат больше воды по сравнению с обычной березой повислой [8].

5) В пределах естественного арсала карельская береза в основном встречается на почвах с нормальным уровнем увлажнения, обычно при неглубоком залегании грунтовых вод.

6) Сокращение числа и размеров сосудов в аномальной древесине карельской березы сопровождается изменением строения пор волокнистых элементов. Вместо волокнистых трахеид с щелевидными порами, которые практически не участвуют в проведении водного тока, формируются трахеиды с окаймленными порами [11] – аналог трахеид хвойных. Следовательно, отсутствие сосудов компенсируется тем, что в проведении водного тока у карельской березы задействована большая площадь ксилемы.

Известно, что узорчатая структура древесины развивается только у тех деревьев карельской березы, которые произрастают в условиях хорошего освещения (одиночно стоящие деревья, редколесье на опушках, вдоль дорог, полей и пр.) и, наоборот, при затенении развитие аномалий подавляется. Ранее было указано, что узорчатые растения карельской березы обычно встречаются на участках с нормальным увлажнением. Первичный (естественный) арсал карельской березы находится южнее изотермы 16°C [10], т. е. в пределах температурного диапазона, способствующего интенсивному оттоку ассимилятов (сахаров) из листьев [4]. Вместе это представляет комплекс условий, способствующих высокой интенсивности фотосинтеза и поступлению в ствол большого количества ассимилятов.

Арсал карельской березы приурочен к зонам с относительно невысоким уровнем плодородия почвы [10]. В данной связи необходимо помнить, что в растении существует круговорот веществ, первое звено которого составляет поступление сахарозы в корень. В корне она подвергается многоступенчатому превращению, продукты которых являются акцепторами почвенного азота. Большая часть соединений азота по сосудам ксилемы увлекается с восходящим током в надземные органы, достигая точек роста и листьев. Часть азотсодержащих веществ отвлекается на нужды апикального роста и поддержания функционирования фотосинтетического аппарата, остальная их масса переходит во флоэму и совершает по ней нисходящий путь по ситовидным элементам, по мере продвижения вовлекаясь в процессы новообразования клеток в ходе камбиального роста. Таким образом, в первую очередь азотистые соединения перехватывают листья и точки апикального роста, зона камбия снабжается по остаточному принципу. Поэтому при прочих благоприятных условиях по мере понижения уровня плодородия почвы на определенном этапе наступает момент, когда на фоне интенсивного фотосинтеза потребности камбиального роста в азоте полностью не покрываются. Следствием этого становится появление в стволе избытка сахаров.

Комплекс полученных данных позволяет предложить обобщенную концепцию аномалий развития древесных растений по типу карельской березы, которая представляет собой единую цепь взаимосвязанных друг с другом положений и включает в себя механизмы образования и наследования узорчатой древесины и вопросы происхождения карельской березы.

Согласно этой концепции, карельская береза представляет собой экологическую форму березы повислой, которая появляется в зоне относительно благоприятного климата при специфическом сочетании факторов среды, включая температуру, освещенность, влажность и плодородие почвы, комплексное воздействие которых вызывает повышение уровня сахарозы во флоэмном экссудате, что, в свою очередь, индуцирует изменение программы развития клеток камбиальной зоны и ведет к образованию структурных аномалий, известных под названием «узорчатая древесина карельской березы». Образование данных структурных аномалий находится в пределах нормы реакции геноти-

па березы повислой. С точки зрения функционального состояния организма карельская береза представляет собой пример нарушения обмена веществ.

Следует заметить, что передача по наследству нарушений обмена веществ имеет широкое распространение в природе. В последние годы раскрыт механизм данного феномена. Показано, что это может происходить по типу эпигенетического наследования, когда имеет место не передача особого гена или группы генов, а наследование программы считки генов ядерной ДНК – набора активированных генов или потенции к их активации. Такое наследование является непрочным: у потомства карельской березы в ходе онтогенеза предрасположенность к аномальному развитию может не проявиться вовсе, может проявиться через много лет, а может усиливаться или ослабевать вплоть до нормализации структуры в зависимости от изменения внешних условий. Примеры карельской березы с переходами от аномального строения тканей к нормальному и наоборот хорошо иллюстрируют широкий спектр возможностей развития аномалий в зависимости от набора факторов среды.

Одним из важных элементов эпигенетического контроля за генетическими функциями клетки является обратимое энзиматическое метилирование ДНК [2]. Во время эмбриогенеза рисунок метилирования генов и генома в целом устанавливается заново в результате сменяющихся друг друга «волн» метилирования-деметилирования. В данной связи огромное значение приобретают особенности обмена веществ материнского организма, в котором происходит эмбриогенез, поскольку именно он является донором метионина и, следовательно, метильных групп, а также кофакторов, необходимых для работы ДНК-метилтрансфераз.

Из опытов по внутри- и межвидовой гибридизации карельской березы известно, что появление гибридов с узорчатой древесиной наблюдается лишь в том случае, когда в качестве материнского растения выступает карельская береза с признаками аномального роста [5]. По нашему мнению, это связано с тем, что специфические нарушения обмена веществ материнского растения оказывают влияние на процесс метилирования ДНК в ходе эмбрионального развития зародыша и, тем самым, оставляют в его геноме свой отпечаток. Таким образом потомкам передается тип обмена веществ материнского организма.

Показано, что у растений метилирование ДНК находится под контролем фитогормонов [2]. Более того, под воздействием фитогормонов уровень метилирования ДНК уменьшается. В качестве механизма этого влияния предполагается конкуренция со стороны гормон-рецепторных комплексов за места связывания и метилирования генома соответствующими ДНК-метилтрансферазами.

При высоком уровне сахаров происходит переход гормонов в неактивную, конъюгированную форму [7, 21]. В таком виде они не могут деметилировать участки ДНК, ответственные за дифференцировку проводящих элементов ксилемы или флоэмы, и гены, входящие в состав этих участков, остаются в репрессированном состоянии. В этих условиях развитие производных камбия останавливается на стадии слабо специализированных клеток паренхимы. У карельской березы обильные включения паренхимной ткани составляют структурную основу узорчатой текстуры древесины.

Важно подчеркнуть, что такая трактовка экспериментальных данных никоим образом не умаляет роль гормонов в росте и развитии растений, но демонстрирует последствия их временного «выключения» при определенных изменениях в обмене веществ.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 09-04-01643.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Барильская Л.А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботан. журн. 1978. 63(6): 805-811.
2. Ватюшин Б.Ф. Метилирование ДНК и эпигенетика // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1186–1199.
3. Галибина И.А., Красавина М.С., Повицкая Л.Л., Софронова И.И. Ферменты метаболизма сахарозы при формировании аномалий карельской березы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. 2011.
4. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. С-Пб.: Изд-во С-Пб университета. 2004. 422 с.
5. Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука. 1986. 144 с.
6. Курсанов А.И. Транспорт ассимилятов в растении. Москва: Наука, 1976. 647 р.
7. Либберт Э. Физиология растений. 1976. М. 580 с.
8. Николаева И.И. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины // Автореф. дисс....канд. биол. Наук. С-Пб. 25 с.

9. Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 9. С. 61–66.
10. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 p.
11. 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. 2011.
12. Цельшикер Ю.Л., Малкина И.С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев // Физиология растений. 1986. Vol. 33. № 5. P. 935–943.
13. Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Пльинова М.К., Каточкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов стволовой части березы. // Стресс, свойства и качество древесины-2000. Петрозаводск, 2000. С. 110–112.
14. Gibson S.I. Plant sugar-response pathways. Part of a complex regulatory web // Plant Physiology. 2000. 124: 1532-1539.
15. Gibson S.I. Sugar and phytohormone response pathways: navigating a signalling network // Journal of Experimental Botany. 2004. 55: 253-164.
16. Graham I.A. Carbohydrate control of gene expression in higher plants // Research in Microbiology. 1996. 147: 572-580.
17. Koch K.E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1996. 47: 509-540.
18. Loreti E., De Bellis L., Alpi A., Perata P. Why and how do plant cells sense sugars // Annals of Botany. 2001. Vol. 88. P. 803–812.
19. Novitskaya L.L., Kushmir 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.
20. Sheen J., Zhou L. and Jang J.C. Sugars as signalling molecules // Current Opinion in Plant Biology. 1999. 2: 410-418.
21. Simko I. Sucrose application causes hormonal changes associated with potato tuber induction Journal of Plant Growth Regulation. 1994. 13: 73–77.
22. Smeekens S. Sugar regulation of gene expression in plants // Current Opinion in Plant Biology. 1998. 1: 230-234.

## TRANSPORT AND STORAGE SUGAR'S FORM IN *BETULA PENDULA* ROTH

*Novitskaya L.L., Galibina N.A.*

Forest Research Institute, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk 185910, Russia. Tel: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: novits@krc.karelia.ru

**Abstract.** The objects of research were silver birch (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) and Karelian birch (*B. pendula* var. *carelica*). The result of our previous studies have led to the conclusion that the cause of the structural abnormalities of Karelian birch is excessive content of sucrose in the conducting phloem and cambial zone. Since only transport sucrose can influence on the morphogenesis it is necessary to form a correct estimate of sucrose pool, its transport and storage components.

The present study has shown that sucrose is the basic transport form of assimilates both in silver birch, and in Karelian birch. Sucrose is present in birch only at the transport form, it doesn't carry out storage function; storage of sugars occurs in the form of fructose.

## ТРАНСПОРТНАЯ И ЗАПАСНАЯ ФОРМЫ САХАРОВ У БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH)

*Новицкая Л.Л., Галибина Н.А.*

Учреждение РАН Институт леса КарНЦ РАН, Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия. Тел.: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: novits@krc.karelia.ru

**Введение.** В соответствии с разрабатываемой нами гипотезой, формирование структурных аномалий карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) индуцируется появлением избытка сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне [4, 5, 13].

Морфогенетическая роль сахарозы определяется двумя основными факторами: (1) она является основной транспортной формой ассимилятов у растений и поэтому служит исходным субстратом для синтеза структурных элементов клеток и тканей; (2) сахароза оказывает влияние на экспрессию генома [7–10, 14, 15], что может приводить к серьезным метаболическим последствиям, вплоть до изменения программы развития клеток.

Помимо участия в транспорте и обмене веществ у некоторых растений сахароза выполняет функции запасного соединения. Например, у сахарной свеклы, сахарного тростника, клена сахарного и некоторых других, она в больших количествах накапливается в вакуолярном пространстве клеток [3]. Следовательно, оценивая пул сахарозы в тканях растений, необходимо иметь в виду его транспортную и запасную составляющие.

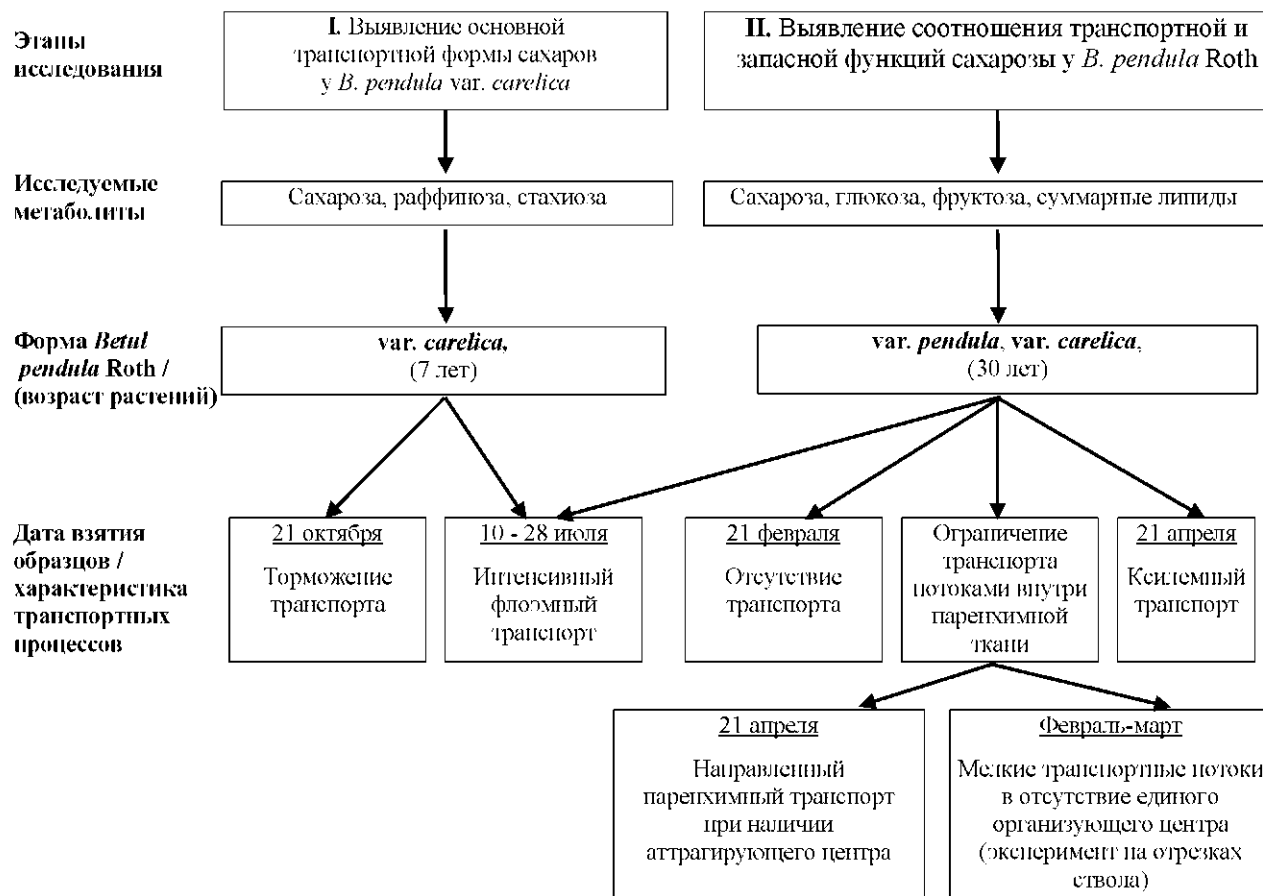


Схема. Особенности этапов исследования (пояснения в тексте).

Воздействие на морфогенез может оказывать только транспортная сахароза, вернее ее поток, воспринимаемый сахарочувствительными рецепторами клетки [11]. Запасная сахароза – это метаболит, который временно выведен из обмена и для хранения которого задействованы имеющиеся на данный момент емкости – вакуолярный аппарат клеток паренхимы.

Для растений карельской березы, по сравнению с обычной березой повислой (*B. pendula* var. *pendula*), характерно повышенное содержание сахарозы в проводящей флоэме [5]. Рассматривать данную разницу в уровнях сахарозы с точки зрения наличия избытка дисахарида в тканях карельской березы можно только в том случае, если она представлена транспортной сахарозой.

Известно, что у обычной березы повислой в период вегетации сахароза является практически единственным сахаром флоэмного экссудата, лишь осенью здесь появляется небольшое количество раффинозы и стахиозы [2]. На карельской березе подобные исследования ранее не проводились.

В задачи нашего исследования входило: (1) выявить основную транспортную форму сахаров у карельской березы, (2) установить, выполняет ли сахароза у березы только транспортную функцию или является также запасной формой ассимилятов.

**Объекты и методы исследования.** Объектами исследования были обычная береза повислая (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) и карельская береза (*B. pendula* var. *carelica*). Все опытные растения росли в одинаковых условиях на Агробиологической станции КарНЦ РАН в 2 км от Петрозаводска (61° 45' с.ш., 34° 20' в.д.). Возраст деревьев обычной березы повислой – 30 лет, карельской березы – 7 лет и 30 лет. 30-летние деревья карельской березы имели насыщенную текстуру древесины, 7-летние растения уже приступили к формированию структурных аномалий.

Исследования проводили на фоне разной интенсивности транспортных процессов и разного соотношения функций транспорта и запасаания веществ. На схеме приведены названия этапов исследования, изучаемые метаболиты, используемые объекты, сроки отбора образцов и особенности транспортных процессов в это время. Дополнительная информация и необходимые пояснения даны в тексте статьи.

Часть исследований проводили на отрезках стволов. Цель эксперимента заключалась в изучении состава и концентрации сахаров в условиях отсутствия явно выраженных аттрагирующих зон и флоэмного и ксилемного транспорта метаболитов.

Постановка эксперимента заключалась в следующем. В конце февраля из стволов березы выпиливали трехметровые сегменты (нижний спил на высоте 1,3 м от земли), которые делили на отрезки длиной 30 см. Каждый отрезок помещали в полиэтиленовый пакет, который плотно завязывали для предотвращения высыхания тканей. Отрезки стволов в пакетах держали при комнатной температуре в течение 1–6 недель. Условия температуры и влажности способствовали гидролизу отложенных с осени запасных соединений. Образующиеся в процессе гидролиза сахара перемещались по градиентам концентрации в пределах клеток паренхимы и в рамках межклеточных взаимодействий. К четвертой неделе эксперимента на торцах отрезков ствола сформировались валики каллусной ткани, которая представляла собой достаточно однородное скопление сильно оводненных паренхимных клеток [12]. Внутри каллуса движение веществ было ориентировано по направлению к многочисленным очагам деления и дифференцировки клеток.

Материал для биохимических исследований фиксировали жидким азотом с последующим лиофильным высушиванием. Экстракцию сахаров проводили по стандартной методике [1].

Содержание растворимых углеводов в фильтрате из растительных тканей и в очищенном ксилемном соке анализировали на ВЭЖХ (высокоэффективной жидкостной хроматографической) системе серии «Стайер» (Аквилон, Россия). Определение содержания липидов проводили как описано в [13].

**Результаты и обсуждение.** В период активного камбиального роста (июль) транспортные формы сахаров во флоэме карельской березы представлены в основном одной сахарозой. В октябре на фоне высокого содержания сахарозы появились значимые уровни раффинозы и стахиозы (рис. 1).

Следовательно, у карельской березы сахароза является основной, а в период активного камбиального роста практически единственной транспортной формой углеводов. Как и следовало ожидать, по этому показателю карельская береза не отличается от обычной березы повислой [2], формой которой она является.

Исследования показали, что в период активного камбиального роста (28.07), возможного лишь при условии интенсивного притока фотоассимилятов из кроны, концентрация сахарозы довольно высокая (рис. 2).

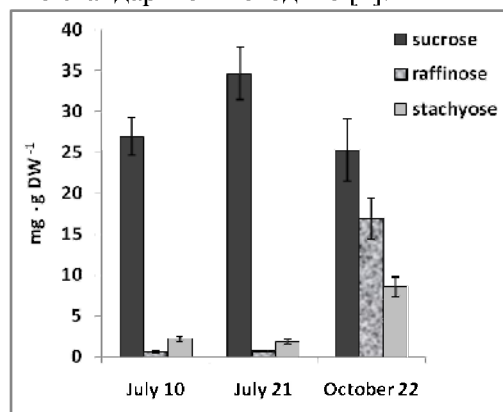


Рисунок 1. Содержание транспортных форм углеводов (мг/г) во флоэме карельской березы.



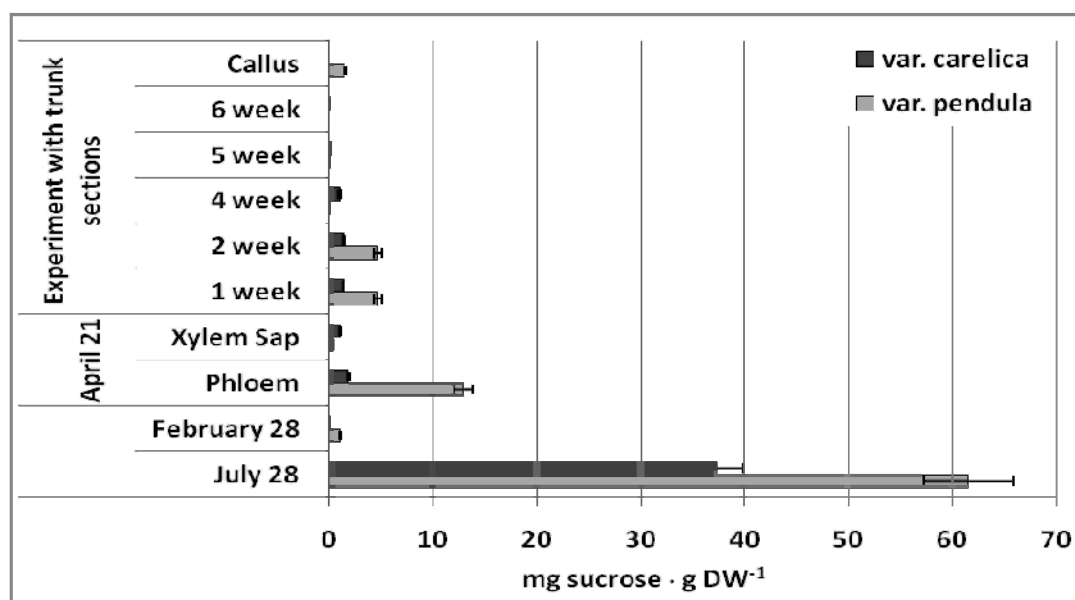


Рисунок 2. Содержание сахарозы во флоэме и ксилемном соке двух форм березы и каллусе обычной березы повислой.

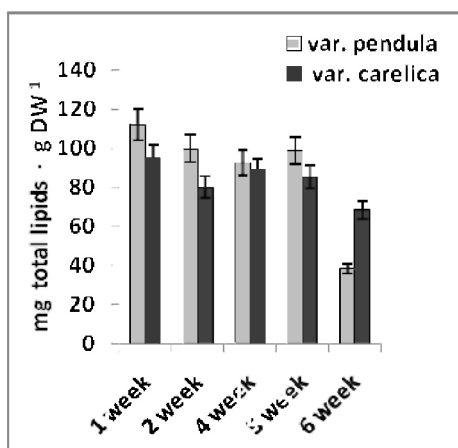


Рисунок 3. Динамика содержания суммарных липидов во флоэме двух форм березы повислой в эксперименте на отрезках ствола.

Зимой (конец февраля), когда транспорт отсутствует из-за отрицательных температур, у карельской березы сахара не обнаруживалась вовсе, а у обычной березы ее уровень приближался к нулю. В период весеннего сокодвижения (21.04), сахара, образующаяся при гидролизе запасных соединений, чтобы попасть в русло ксилемного потока, направленного к пробуждающимся почкам, проходит некоторый отрезок пути по клеткам паренхимы. В результате повышается содержание дисахарида во флоэме, особенно у обычной березы повислой. Следует подчеркнуть очень низкую концентрацию сахарозы в ксилемном соке, что указывает на ее распад при выходе за пределы симпласта. В свете выявленных тенденций логичным представляется невысокий уровень сахарозы в эксперименте на отрезках ствола, когда при отсутствии единого организующего центра в тканях имеют место только мелкие транспортные потоки, обусловленные разницей концентраций сахарозы и межклеточными взаимодействиями. Низкий уровень сахара

был обнаружен и в каллусной ткани, образованной на торцах отрезков ствола.

Обращает на себя внимание полное исчезновение сахарозы к 6-й неделе эксперимента на отрезках ствола (рис. 2). Данное явление наблюдается на фоне резкого снижения концентрации липидов (рис. 3) и повышения концентрации фруктозы (рис. 4), что вместе, очевидно, свидетельствует об активизации в тканях гидролитических процессов. Причем полученные данные указывают на то, что у обычной березы массовый гидролиз, в частности липидов, наступает раньше, чем у карельской березы. Высокий уровень сахаров (фруктозы) должен существенно повысить вязкость внутриклеточного раствора, что в условиях отсутствия аттрагирующих центров и, соответственно, значимых градиентов концентрации, очевидно, вызывает сильное замедление и, возможно, даже остановку транспорта.

Если в период зимнего покоя (февраль) были обнаружены лишь следы сахарозы (рис. 2), то содержание фруктозы в это время было достаточно высоким (рис. 4). В эксперименте на отрезках ствола уровень фруктозы был выше уровня глюкозы во все сроки определения. В каллусной ткани также в несколько раз преобладала фруктоза.

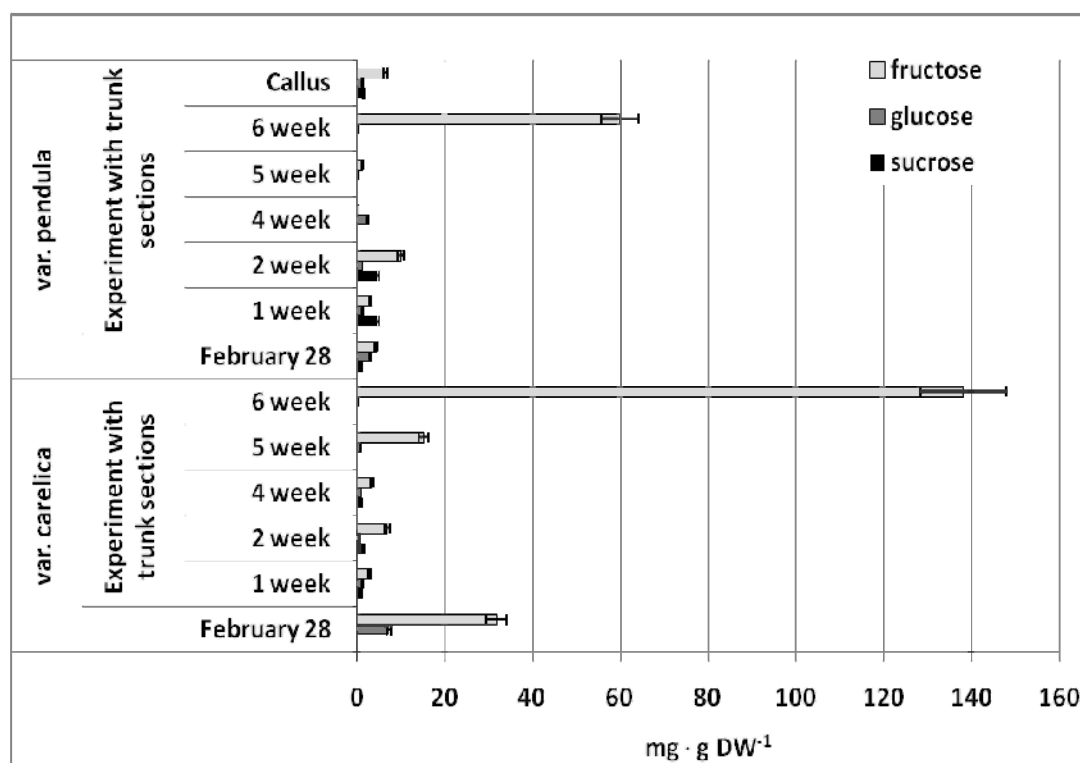


Рисунок 4. Содержание моносахаров во флоэме двух форм березы повислой в эксперименте на отрезках ствола.

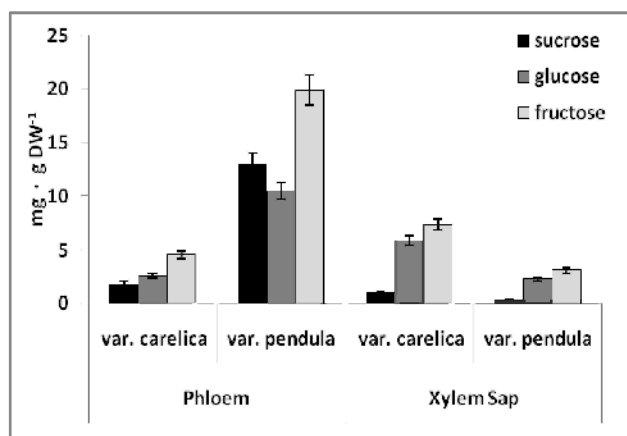


Рисунок 5. Содержание сахарозы, глюкозы и фруктозы во флоэме и ксилемном соке двух форм березы повислой в период весеннего сокодвижения.

Преобладание фруктозы над сахарозой и глюкозой наблюдается и во флоэме интактных деревьев в период весеннего сокодвижения (рис. 5). Этот период весеннего пробуждения дерева связан с активными гидролитическими процессами, обеспечивающими мобилизацию запасенных в коре и древесине веществ. Нельзя не заметить, что весной содержание сахаров существенно выше во флоэме обычной березы, что можно было бы интерпретировать как более быструю (раннюю) мобилизацию у нее запасов по сравнению с карельской березой. Однако более высокий уровень сахаров в ксилемном соке карельской березы указывает на то, что разница по уровню сахаров во флоэме может быть вызвана более интенсивным у карельской березы оттоком сахаров из флоэмы в ксилем.

В ксилемном соке разница между концентрацией фруктозы и глюкозы небольшая, но, тем не менее, фруктоза преобладает.

В связи с кругом рассматриваемых вопросов особого внимания заслуживают данные, представленные на рис. 6. Образцы тканей в данном случае были взяты в период активного камбиального роста, т. е. активного деления, роста и развития клеток и тканей ствола. Источником углерода для этих процессов служит притекающая из листьев сахароза. Она же является, если не единственным, то во всяком случае основным источником гексоз, поскольку реакции обмена веществ в это время направлены на синтез, а не на гидролиз полимерных запасных соединений.

Известно, что для глюкозы характерна очень высокая метаболическая активность, в связи с чем она обычно не накапливается в зонах активного роста. Фруктоза намного медленнее, чем глюкоза, вовлекается в метаболизм. Поэтому при активном расщеплении сахарозы в тканях происходит повышение уровня фруктозы. Более того, резкое повышение концентрации фруктозы обычно рассматривают как один из показателей высокой активности ростовых процессов [6].

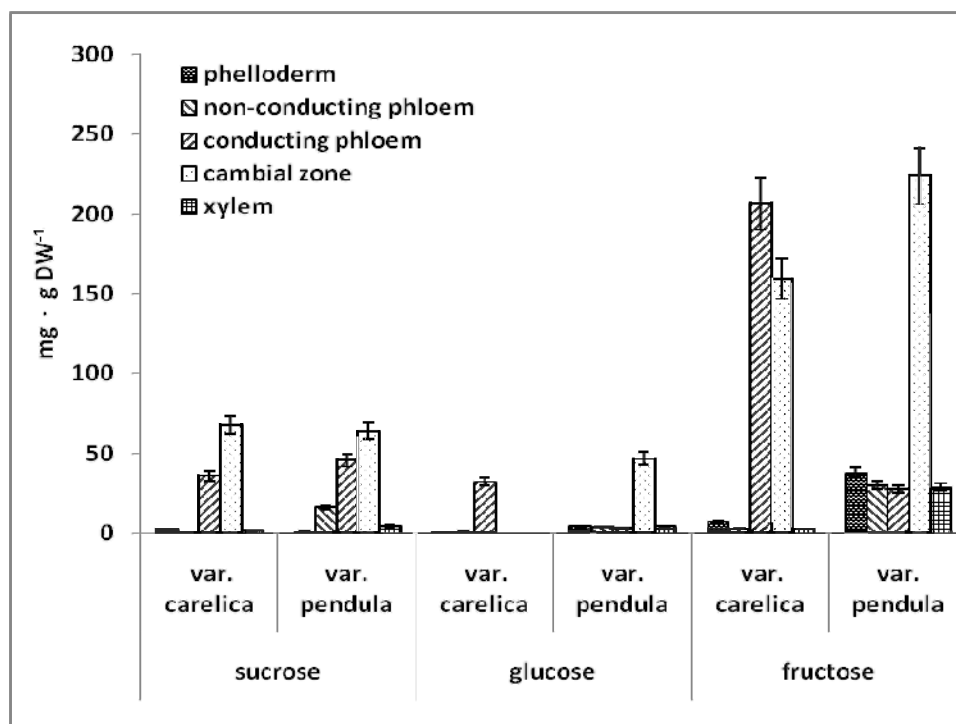


Рисунок 6. Содержание сахарозы, глюкозы и фруктозы в последовательных слоях тканей ствола двух форм березы в период активного камбиального роста (июль).

Исходя из сказанного, большие пики фруктозы – у обычной березы в камбиальной зоне и у карельской березы в камбиальной зоне и проводящей флоэме (рис. 6), очевидно, можно рассматривать как показатель интенсивного расщепления сахарозы и активных ростовых процессов в этих слоях тканей ствола. Необходимо отметить, что большой пик фруктозы в камбиальной зоне представляет собой нормальное явление, так как ростовые процессы в этот период должны быть сосредоточены именно здесь. Наличие двух пиков фруктозы у карельской березы свидетельствует о том, что формирование структурных аномалий ствола у этой древесной породы связано с интенсивной утилизацией сахарозы как в зоне камбия, так и в проводящей флоэме.

Распределение сахарозы по слоям тканей (рис. 6), по нашему мнению, достаточно объективно отражает иерархию аттрагирующих центров в стволе в это время. Необходимо отметить, что самый высокий уровень сахарозы, несомненно, должен приходиться на ситовидные трубки флоэмы, из которых она разгружается по градиенту концентрации в сторону более низкого содержания дисахарида. Более низкую концентрацию сахарозы в проводящей флоэме, по сравнению с камбиальной зоной, можно объяснить тем, что на диаграмме приведены данные, отражающие усредненное содержание сахарозы на весь комплекс структурных элементов проводящей флоэмы, который, помимо ситовидных трубок, включает значительную долю паренхимных клеток.

На момент проведения анализа основным потребителем сахарозы в стволе является камбиальная зона, поэтому этому слою соответствует высокий уровень дисахарида. Отток сахарозы из проводящей флоэмы происходит не только в центростремительном (в камбиальную зону), но и центробежном направлении, т. е. к периферийным слоям коры. Этот поток намного слабее, что находит отражение в относительно невысоком уровне сахарозы в непроводящей флоэме. Чем дальше от

проводящих тканей, тем слабее поток сахарозы и, наконец, на периферии коры – в феллодерме, она обнаруживается лишь в следовых количествах.

Обобщение приведенных в статье данных позволяет сделать следующие выводы:

– уровень сахарозы в тканях пропорционален интенсивности транспортных процессов: интенсивный осевой транспорт (июль) – высокий уровень сахарозы, отсутствие транспорта (февраль) – содержание сахарозы падает почти до нуля, ограниченный паренхимный транспорт (апрель, а также эксперимент на отрезках ствола) – небольшие количества сахарозы, величина которых определяется напряженностью транспортных процессов;

– сахароза у березы, являясь основной транспортной формой углеводов, по-видимому, присутствует в растении только в транспортной или потоковой форме, она не выполняет запасную функцию;

– фруктоза в тканях березы может накапливаться в больших количествах; ее накопление происходит и при гидролитической, и при синтетической направленностях метаболизма; содержание фруктозы значительно преобладает над другими сахарами как в период зимнего покоя, так и при активных ростовых процессах; фруктоза накапливается в тканях независимо от температурных условий окружающей среды – при отрицательных температурах зимой, низких положительных температурах весной и оптимальных для роста температурах летом;

– запасным сахаром у березы повислой является фруктоза;

– при появлении в камбиальной зоне березы повышенного уровня сахарозы возникает необходимость в утилизации большего количества дисахарида, что может вызвать образование большего числа запасующих сахара клеток – клеток паренхимы. Значительное увеличение доли паренхимы приводит к нарушению структуры проводящих тканей, как это имеет место у карельской березы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках гранта № 09-04-01643-а.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гляд В.М. Определение моно- и олигосахаров в растениях методом нормально-фазовой высокоэффективной хроматографии. Сыктывкар: Коми НЦ РАН, 1999. 16 р.
2. Колесниченко В.М. Динамика содержания и превращения ассимилятов у древесных растений // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1985. 22 с.
3. Курсанов А.И. Транспорт ассимилятов в растении. Москва: Наука, 1976. 647 р.
4. Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 9. С. 61–66.
5. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
6. Софронова Г.И. Углеводный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: Наука. 1985. С. 30–57.
7. Gibson S.I. Plant sugar-response pathways. Part of a complex regulatory web // Plant Physiology. 2000. 124:1532-1539.
8. Gibson S.I. Sugar and phytohormone response pathways: navigating a signalling network // Journal of Experimental Botany. 2004. 55: 253-164.
9. Graham I.A. Carbohydrate control of gene expression in higher plants // Research in Microbiology. 1996. 147: 572-580.
10. Koch K.E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1996. 47: 509-540.
11. Loreti E., De Bellis L., Alpi A., Perata P. Why and how do plant cells sense sugars // Annals of Botany. 2001. Vol. 88. P. 803–812.
12. Novitskaya L.L. Regeneration of bark and formation of abnormal birch wood // Trees. 1998. Vol. 13. № 2. P. 74–79.
13. 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.
14. Sheen J., Zhou L. and Jang J.C. Sugars as signalling molecules // Current Opinion in Plant Biology. 1999. 2: 410-418.
15. Smeekens S. Sugar regulation of gene expression in plants // Current Opinion in Plant Biology. 1998. 1: 230-234.

## THE ADAPTATION OF THE MICROCLONAL REGENERANTS OF THE KARELIAN BIRCH FOR NON-STERIL CONDITIONS OF THE GROWTH IN THE ION EXCHANGE SUBSTRATE

*Obukhovskaya L.V., Makarova T.B., Oleshuk E.N.*

The Institute of the Experimental Botany named of V.F.Kuprevich of The National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Akademicheskaya, St., 27. E-mail: r149@biobel.bas-net.by

**Abstract.** The ion-exchanged substrate was used for adaptation of the microclone regenerants of the *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Mewreclin) for non-steril conditions of growth. The behaviour of biometrical parameters and the activity of the photosynthesis and respirations has demonstrated the effectiveness of this substrate. The regenerants were growed for transplantation *in vivo* during 6–8 month.

## АДАПТАЦИЯ МИКРОКЛОНАЛЬНЫХ РЕГЕНЕРАНТОВ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ К НЕСТЕРИЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ РОСТА НА ИОНООБМЕННОМ СУБСТРАТЕ

*Обуховская Л.В., Макарова Т.Б., Олешук Е.Н.*

Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф.Купревича НАН Беларуси, 220072, г. Минск, ул. Академическая, 27, т. (+375 17) 284 2030; E-mail: r149@biobel.bas-net.by

Среди многообразия видов и форм берез отдельным вопросом стоит сохранение и пополнение природных запасов карельской березы. Являясь высоко декоративной, ее древесина обладает рядом и других ценных свойств, например, высокой твердостью. Феномен образования такой древесины не познан до конца, до сих пор у исследователей нет единого мнения о причинах развития аномалий у растений березы повислой, приводящих к ее формированию. И хотя ареал ее произрастания довольно широк, но природные запасы не так уже велики. Поэтому во многих странах ведется работа по созданию искусственных промышленных плантаций карельской березы. В настоящее время широко для этого используется метод микроклонального размножения, позволяющий в короткое время получать большое количество ценного посадочного материала необходимого качества и свойств. Ведется разработка технологий микроклонального размножения и адаптации полученных стерильных регенерантов растений древесных пород к нестерильным условиям роста. Технологии адаптации включают подбор субстрата для адаптации, а также оптимальных условий для адаптации, роста и развития – освещенность, фотопериод, влажность воздуха и субстрата, температурный режим. Немаловажным фактором является определение оптимальных сроков высадки регенерантов.

Традиционно для адаптации стерильных микроклональных регенерантов растений используют торфосмеси [2] и лесные почвы [5]. Был предложен сложный двухслойный субстрат из стерильного перлита и смеси торфа, песка и почвы [15]. В сочетании с туманообразующими установками удавалось создать на них благоприятные условия для высокой приживаемости стерильных регенерантов. И все же проблема успешной адаптации микроклональных регенерантов остается актуальной.

Ранее была показана [12] высокая перелективность применения ионообменных субстратов (ИОС) для выращивания растений, так как они имеют ряд преимуществ по сравнению с используемыми до сих пор торфосмесями. Так, для них возможна полная воспроизводимость состава, способность его варьирования, а также многократной регенерации после использования. В Институте экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси в лаборатории оптимизации минерального питания и фотосинтеза уже в течение нескольких лет успешно используется для адаптации и выращивания микроклональных регенерантов картофеля ИОС «Триона», разработанный в лаборатории [9, 13]. Поэтому были проведены исследования возможности использования его для адаптации к нестерильным условиям выращивания и первичного роста регенерантов карельской березы разных форм.

Целью нашей работы было оптимизировать ИОС «Триона» для адаптации стерильных регенерантов карельской березы, а также для доращивания их до саженцев, пригодных для высадки в открытый грунт. В первую очередь, это касалось значения его pH. Созданные экспериментальные партии субстрата были испытаны в лаборатории оптимизации минерального питания и фотосинтеза Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси и показали полную пригодность для адаптации и выращивания микроклональных регенерантов берез разных видов и форм [7, 8].

Метод выращивания растений на искусственных ионитных субстратах был предложен в 60-е годы XX в. как альтернатива гидропонному. Поскольку содержание обменно-связанных элементов минерального питания в естественных почвах в десятки раз превосходит содержание этих элементов в водорастворимой форме, питание растений в естественных условиях происходит преимущественно за счет элементов, находящихся в связанной форме. Многолетними исследованиями было установлено [12], что питательные среды, содержащие биогенные элементы в обменно-связанной форме, имеют преимущества по сравнению с солевыми питательными средами:

1) в связи с отсутствием в них осмотически активных электролитов концентрация элементов питания может быть в десятки раз большей, чем в питательных растворах, лимитировать ее будет лишь величина обменной емкости используемых ионитов;

2) соотношение катионов и анионов в таких средах можно изменять независимо друг от друга, что создаст широкие возможности для изучения вопросов взаимного влияния ионов на доступность их растениям и дефицита отдельных ионов при питании растений;

3) использование ионообменных материалов в качестве носителей биогенных элементов не сопровождается нежелательными для роста и развития растений изменениями pH среды, а также исключается выпадение в осадок солей, имеющее место в солевых питательных средах;

4) нет необходимости в дополнительной аэрации (как в гидропонике).

Все это способствовало тому, что для выращивания растений в условиях закрытого грунта довольно широко стали использоваться ИОС, т.е. питательные субстраты на основе ионитов (веществ, не растворимых в воде и способных к реакциям обмена ионов), прежде всего ионообменных смол. Являясь полимерами пространственного строения, цепи которых несут заряженные группы атомов, ионообменные смолы способны удерживать ионы биогенных элементов, что позволяет создавать композиции любого состава и питательности. ИОС могут быть полностью синтетическими или содержать природные добавки. Этим будут определяться их агрофизические свойства: распределение по фазам (твердой, жидкой и газообразной), водоудерживающая способность, аэрированность.

Наиболее распространены синтетические ионообменные смолы, но в последнее время все большее признание приобретают ИОС на основе цеолитов – природного материала, обладающего свойствами ионообменника [6, 11]. Каркасная структура цеолитов образуется из катионов, входящих в тетраэдры (обычно кремниевые или алюминиевые); в вершинах которых каждый атом кислорода принадлежит двум тетраэдрам. В цеолитах атомов кислорода в 2 раза больше, чем тетраэдрических катионов. Пустоты, имеющиеся в каркасе из тетраэдров, заняты в природных цеолитах крупными одно- и двухвалентными катионами, такими как  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Ba}^{2+}$ . Другие катионы могут быть заведены в эти позиции с помощью ионообменной реакции или при непосредственном синтезе в лабораторных условиях. Положительный заряд этих катионов компенсирует избыток отрицательного заряда, возникающего из-за присутствия в каркасе  $\text{Al}^{3+}$ . Структура рыхлая. Их отличает высокая гидрофильная способность [11]. Все эти качества давали основания предполагать, что созданный в лаборатории оптимизации минерального питания и фотосинтеза ИОС «Триона» может служить подходящей почвой для адаптации и выращивания регенерантов берез.

ИОС «Триона» представляет собой композицию из ионообменных синтетических полимеров (катионит КУ-2х8, анионит АН-2Ф), природного катионита (Сокирницкий цеолит) и инертного наполнителя (перлит), оптимизированную для адаптации и выращивания регенерантов берез [7, 8].

О физиологическом состоянии регенерантов судили по биометрическим показателям (высота, количество междоузлий, количество листьев, диаметр стволика), изменению кислородного баланса темнового дыхания и фотосинтеза. Для измерения брали третий сверху полностью сформированный лист. Кислородный баланс темнового дыхания и фотосинтеза определяли с помощью измерительной системы Plant Vital-530, в которой используется специальный электрохимический сенсор кислорода (электрод Кларка), измеряющий изменение концентрации кислорода в период полной темноты и включения света определенной длины волны с течением времени.

В качестве объективного показателя физиологического состояния растения использовали коэффициент фотосинтетической эффективности растений  $K_{\text{фз}}$ , который представляет собой отношение скорости фотосинтетической чистой продукции кислорода к скорости потребления его в процессе темнового дыхания. Этот показатель отражает состояние растения, обобщая характеристики

двух важнейших физиологических процессов – фотосинтеза и дыхания. Чем выше скорость фотосинтеза и меньше скорость потребления кислорода при темновом дыхании, тем лучше жизнедеятельность растения [1]. Установлено, что под действием неблагоприятных факторов среды обитания у растений часто происходит сдвиг в соотношении процессов дыхания и фотосинтеза в сторону увеличения процессов потребления  $O_2$  и уменьшения его синтеза [3, 4, 14].

Прежде всего, мы хотели сравнить приживаемость микроклональных регенерантов карельской березы разных форм в ИОС «Триона» (рН 5,4) и почве из березняка (рН 5,8). Для этого в них были высажены регенеранты карельской березы 2а и 81 (короткоствольная форма) и 76 (высокоствольная форма), полученные из Института леса НАН Беларуси. Плотность посадки была 3х3 см в коробке, объем субстрата 2 л. Растения помещали под лампы ДНАЗ-400 (ФАР 3–8 Вт/м<sup>2</sup>), фотопериод 14 ч. Температура воздуха в помещении – +25–30°С, влажность воздуха 65–75 %.

Оказалось, что регенеранты всех клонов приживались лучше в почве из березняка (табл. 1).

Таблица 1. Приживаемость регенерантов разных форм карельской березы (*B. pendula* Roth, var. *carelica*) в ИОС «Триона» и почве из березняка

Клон <i>Betula pendula</i> Roth, var. <i>carelica</i>	Вариант	Отпад, %
76	почва	4,6
	«Триона»	26,2
81	почва	2,3
	«Триона»	34,5
2а	«Триона»	14,0
	почва	6,1

Но когда после адаптации в почве из березняка регенеранты были рассажены в почву из березняка и ИОС «Триона» (в возрасте 1,5 месяцев), то приживаемость в последнем была выше (табл. 2). Небольшой отпад наблюдали только у регенерантов высокоствольного клона 76. Возможно, объясняется это тем, что в ИОС лучше развивается корневая система регенерантов.

Таблица 2. Приживаемость адаптированных к нестерильным условиям регенерантов *B. pendula* Roth, var. *carelica* разных форм после пересадки в индивидуальные емкости для выращивания

Клон <i>Betula pendula</i> Roth, var. <i>carelica</i>	Вариант	Отпад, %
76	почва	76,2
	«Триона»	4,8
81	почва	38,1
	«Триона»	0,0
2а	«Триона»	0,0
	почва	42,9

Заметна была разница во внешнем виде регенерантов, адаптировавшихся на ИОС в осенний и весенний периоды (табл. 3). Весенние регенеранты опережали осенние по скорости роста, что связано с тем, что в зимний период они находились в состоянии относительного покоя: не росли в высоту, не образовывали новых листьев, увеличивался только диаметр стволика и развивалась корневая система.

Так как, по литературным данным, березы предпочитают более кислые почвы [10], исследовали эффективность снижения рН субстрата на 2-й стадии адаптации – доращивании до параметров саженцев. Для этого адаптированные в ИОС при рН 5,5 регенеранты берез (через 1–1,5 месяца) переносили в индивидуальные горшки (емкостью 0,5 л) в ИОС с рН 4,8. Получили следующие результаты (табл. 4).

Очевидно, что смена субстрата на более кислый благоприятно сказывалась на физиологическом состоянии регенерантов берез, что выражалось в большей скорости роста и листообразования. Возможно, для ускорения получения из регенерантов саженцев, пригодных для высадки в открытый грунт, необходимо постепенное снижение рН субстрата.

Таблица 3. Биометрические показатели адаптированных регенерантов разных форм карельской березы к моменту пересадки в открытый грунт (осенние – в возрасте 10 месяцев, весенние – 76 и 81 – в возрасте 5 месяцев, 2а – 4 месяцев)

Показатель	Высокоствольная (76), время посадки		Короткоствольная (81), время посадки		Коротко ствольная (2а), время посадки
	осень	весна	осень	весна	
1	2	3	4	5	6
Высота, см	34,2±2,83	55,6±2,18	39,9±1,93	48,8±2,34	54,9±2,68
Диаметр стволика, мм	6,3±0,33	5,7±0,18	6,8±0,24	5,8±0,15	5,4±0,13
Количество листьев, шт.	23±2,6	32±2,5	37±7,1	36±2,7	37±2,1
Количество боковых ветвей, шт.	2±0,5	3±0,8	9±1,3	5±0,6	4±0,7
Количество междоузлий, шт.	–	34±0,7	–	31±0,7	30±1,0
Вес корней, г	10,30±1,073	9,39±0,718	14,88±1,042	9,23±0,711	9,11±0,331
Вес листьев, г	6,02±0,328	8,67±0,400	5,80±0,37	8,84±0,516	7,73±0,396
Вес ствола, г	3,57±0,172	5,40±0,284	4,28±0,291	4,26±0,264	4,23±0,184
Вес веток, г	0,16±0,064	0,18±0,054	0,70±0,173	0,47±0,082	0,39±0,085
Вес целого растения, г	20,55±1,081	23,64±1,258	25,64±1,425	22,80±1,440	21,46±0,800
Доля корней, %	51,7±2,85	39,4±1,70	57,9±1,57	40,3±1,13	42,5±0,91
Доля листьев, %	29,7±1,35	36,9±1,19	22,8±1,69	39,0±0,96	36,0±0,95
Доля ствола, %	16,1±1,02	21,8±0,65	16,7±0,83	19,6±0,47	20,1±0,50
% сухого вещества, листья	28,8±0,66	30,4±1,32	27,6±0,37	25,8±3,34	28,6±0,62
% сухого вещества, корни	16,1±1,08	23,4±7,0	13,9±0,55	15,1±2,49	16,3±0,71
% сухого вещества, стембель	48,5±0,94	42,9±1,10	40,3±0,34	42,3±0,31	45,5±1,11

Таблица 4. Биометрические показатели саженцев карельской березы (клон 76) при выращивании на инообменном субстрате разной кислотности (возраст 7 и 6 месяцев, соответственно)

Время адаптации к пестерильным условиям	pH субстрата	Высота, см	Количество листьев, шт.	Количество междоузлий, шт.	Боковые ветви 1-го порядка	Диаметр стволика, мм
Февраль-май	5,9	27,8±3,13	18±2,3	24±1,3	2±0,5	3,4±0,24
	4,8	41,9±2,02	21±1,1	28±1,0	1±0,2	4,4±0,21
Март-май	5,9	36,6±2,12	17±1,4	28±1,5	1±0,3	4,0±0,27
	4,8	46,4±1,83	24±1,4	31±1,2	1±0,3	4,2±0,12

Об удовлетворительном состоянии регенерантов при адаптации и выращивании на ИОС свидетельствуют и данные по скоростям фотосинтеза и темнового дыхания, а также по их соотношению (рис.).

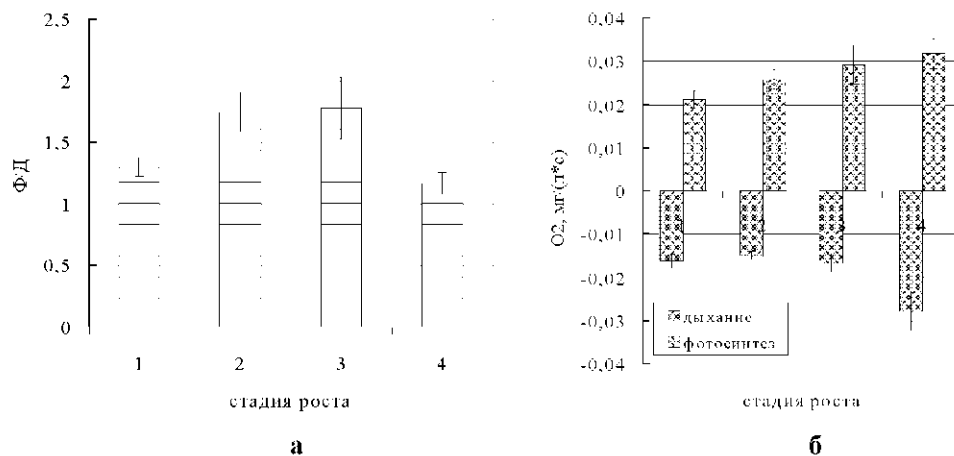


Рисунок. Фотосинтез и дыхание регенерантов карельской березы на разных стадиях адаптации и роста:

а - скорости дыхания и фотосинтеза, б - коэффициент фотосинтетической эффективности; 1 - адаптация, 2 - рост, 3 - пересадка в индивидуальные горшки, 4 - в теплице.



Скорость фотосинтеза в процессе адаптации и роста возрастала, в то время как затраты на темновое дыхание оставались неизменными, и только изменение режима выращивания (перемещение в теплицу) вызывало увеличение скорости фотосинтеза с одновременным увеличением скорости дыхания. Это перемещение не было благоприятным, о чем свидетельствует снижение отношения скорости фотосинтеза к дыханию. Какой из параметров условий выращивания (температура, влажность воздуха и субстрата, освещенность) оказался неблагоприятным (или их совокупность) предстоит еще выяснить.

Вышеизложенные результаты позволяют заключить, что ИОС являются пригодными для адаптации и выращивания микроклональных регенерантов карельской березы разных форм. Они позволяют круглогодично получать качественный посадочный материал для высадки в открытый грунт с высокой степенью приживаемости.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Акинъшина Н.Г., Азизов А.А., Карасева Т.А., Клозе Э. Новые возможности в оценке состояния растений // Сибирский экологич. Журн., 2008. № 2. С. 249–254.
2. Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L.M.: Наука, 2005. 269 с.
3. Горьшнина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений в условиях среды. Л.: ЛГУ, 1989. С. 152–158, 172–175.
4. Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. Пром-сть, 1983. 464 с.
5. Кощева И.И., Яцьна А.А. Микроразмножение *Betula obscura kotula ex fiek* // Матер.междун. научн. конф «Молекулярная генетика, геномика и биотехнология». Мн., 2004.
6. Минералогическая энциклопедия / Под ред. К.Фрея. Л.: Недра, 1985. 512 с.
7. Обуховская Л.В., Макарова Т.Б., Олещук Е.И. Особенности адаптации микроклональных *Betula pendula* Roth, var. *carelica* к условиям выращивания *in vivo* на оптимизированном ионообменном субстрате при посадке в разные сроки // Матер. V Междун. конф. «Регуляция роста, развития и продуктивности растений» Мн., ИООО «Право и экономика», 2007. С. 152.
8. Обуховская Л.В., Макарова Т.Б., Янчевская Т.Г. Адаптация микроклональных растений рода *Betula* к условиям выращивания *in vivo* на оптимизированном ионообменном субстрате // Матер.междун.научн.-практ. конф. «Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов в системе устойчивого развития». Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2007. С. 286–289.
9. Патент на регистрацию товарного знака в Республике Беларусь «Триона». № 20041990 по сроку 18.08.2004.
10. Побирулико В.Ф. Эколого-биологические особенности и внутривидовая изменчивость некоторых видов рода *Betula* L. На границах арсалов (в условиях Беларуси) // Автореф.дис. ... канд.биол.наук. Минск, 1992.
11. Природные цеолиты / Под ред. А.Г.Коссовской. Л.: Наука, 1980. 223 с.
12. Создатова В.С., Перышкина И.Г., Хорошко Р.И. Ионитные почвы. Мн.: «Наука и техника», 1978. 272 с.
13. Способ круглогодичного получения мини-клубней картофеля в защищенном грунте. Патент Республики Беларусь. ВУ 5891 С1 от 30.03.2004 по заявке на изобретение № 19990611. Приоритетная справка от 18.06.1999.
14. Raghavendra A.S., Padmasree K., Saradadevi K. Interdependence of photosynthesis and respiration in plant cells: interactions between chloroplasts and mitochondria // Plant Science, 1994. Vol. 97. P. 1–14.
15. RU 2335119 C1, 07.05.2007

## PRESENT VALUE AND PERSPECTIVE OF THE CURLY BIRCH GROWING IN SLOVAKIA

Paganová V.<sup>1</sup>, Pagan J.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Department of Green's Biotechnics, Faculty of Horticulture and Landscape Engineering Slovak University of Agriculture in Nitra, Tulipánová 7, Nitra 949 76 Slovakia, tel: +421376415431 E-mail: viera.paganova@uniag.sk

<sup>2</sup> Tňie 50, 941 06 Slovakia

Abstract. In Slovakia curly birch belongs among rare woody plants. A detailed study of curly birch distribution and variability was done in 1981–1985. At present 330 the most valuable clones of the various growth forms are archived in the clone archive and in arboretum collection. Concentration of such large diversity of the growth forms and curly birch genotypes provides good conditions for basic research of

curly birch and gives opportunity for applied research. The main task is production of tree form hybrids with good growth characteristics and decorative timber. In Slovakia curly birch can be planted within forest and non-forest plantations mainly on abandoned agricultural land on stands with reachable terrain. Future research will be focused on seed quality from the seed orchard of curly birch and assessment of inheritance of the decorative timber in half-sib progenies

**Introduction.** Birch is a pioneer woody plant in Slovakia distributed all over the cultural landscape and also in woodlands. Abandoned stands are often colonized with pioneer plants including birch. Birch is a typical light-demanding woody plant with dynamic growth and development. On many stands is therefore very competitive against other woody plant species. Regenerates quickly on clear-cuts or calamity stands and expands also on stands of the managed forests.

Therefore birch is very competitive to other climax woody plants and for many years was regarded to be «unacceptable» on forest stands. Within silvicultural practice was mostly removed from forest stands. On the other hand, birch timber production probably reached significant amount within the country, because often grows in larger groups or creates small crops on non-forest land and abandoned agricultural or devastated stands. However, there was lack of knowledge about productivity and intraspecific variability of this taxon. In 1976–1980 was done a detailed study of distribution and intraspecific variability of *Betula alba* L. in Slovakia.

The distribution of birch taxa in Slovakia is illustrated on Figure. Territory with low occurrence of birch taxa represents main lowlands on Slovak territory (Danube lowland and south-east part of the East Slovak lowland). These regions represent the main agricultural regions of the country and are influenced by intensive human activity. Woodlands represent floodplain communities of willows, poplars and floodplain oak forests. Birch appears at higher altitudes on uplands and mountain regions of Slovakia, where grows in the forests or within the scattered non-forest vegetation. Among 214 experimental plots established for study of the birch population variability and growth rate, curly birch was found on 78 [6]. The distribution of curly birch is documented just in the north-west and north-east parts of the country (Fig.). Curly birch occurrence was not confirmed in the central part of the country, where is missing probably in consequence of the large complex of forest stands with shading and semi-shading woody plants (*Fagus sylvatica*, *Abies alba* and *Picea abies*).

According to field study, distribution of birch was confirmed in all orographic units and forest vegetation stages of Slovak republic. Study documented presence of several technical forms with valuable timber within birch populations [4]. Distribution and intraspecific variability of technical forms of birch with special attention on curly birch were analysed 1980–1985. There were found following forms of birch: birds-eye, curly and dark bark [5]. Individuals with curly grain texture of timber had the highest rate within identified birch forms. However, their quality was sometime negatively influenced by human activity (girdling and pruning).

Several growth forms of curly birch were identified – tree forms with various types of bulges, low-stem forms, shrub forms and multi-stem forms. The highest number of analysed individuals was classified according to classification of Ljubavskaja [3] as **IIa** low-stem form of curly birch with globular bulges on stem and branches. Quite abundant was also tree form **Ib** with massive globular bulges. Smaller rate within studied populations had individuals of tree form **Ia** with delicate and regular curly grain on the stem. Very frequent were shrub forms **III**.

In Slovakia was found also a tree form of curly birch with dark bark, such individuals appeared on 9 localities. One individual growing in the forest crop had ring-shaped regular curls on the stem. Tree was 17 m high with diameter at breast height 0,4 m [6].

Growth characteristics of analysed curly birch individuals in Slovakia were lower, than data given by other authors [2, 1, 3] and are probably influenced by age. Mostly there were young plants growing out of the forest crops. The most frequent heights were 10–11 m with diameter 0,16–0,22 m. The average height of all analysed tree forms 6–7 m with average diameter between 0,10–0,11 m. Age structure of curly birch populations was influenced by human activity on non-forest land, where birches were intensively harvested and pruned.

**Present value of curly birch gene pool in Slovakia.** The most valuable forms were included under project of the gene-pool preservation of curly birch in Slovakia. About 330 individuals with good growth characteristics (tree forms) and regular curls (low stem forms and shrub forms) were grafted on rootstocks of silver birch (*Betula pendula*). Average survival of the grafts reproduced within three years was about 64 % and strongly varied between particular clones from 18 %–100 %.

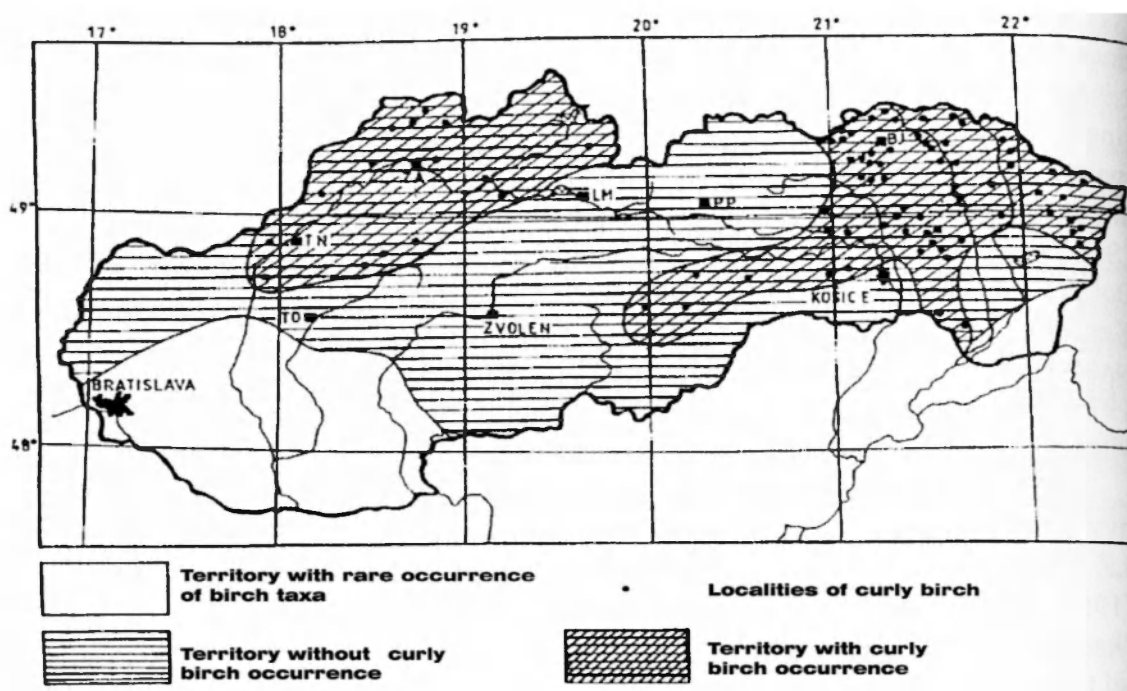


Figure. Distribution of birch taxa in Slovak Republic according to field study (Pagan et al., 1985)

In 1982 the majority of obtained clones (304) were planted in the clone archive at the altitude 600 m on locality Kašova Lehôtka – upland sunny stand with south-west exposure. Each clone is represented by five grafts. In the clone archive were planted all growth forms of curly birch from Slovakia with various types of curls on the stem. A higher number of planted clones represent extraordinary or rare types of curly birch with black bark, or bundles of sleeping buds on stem. This principle supported archivation and gene-pool preservation of curly birch (in large scale of intraspecific variability) in our country. That was significant contribution for preservation and future effective utilization of this valuable woody plant.

In 1982–1983 has been established also seed orchard. There were planted 89 clones, mostly tree types of curly birch. Each clone represents 10 individuals (grafts) planted in 11 blocks. The distribution of clones within blocks respects their geographic origin, so neighbouring plants come from localities distant from each other.

Apart from mentioned two objects, 66 valuable curly birch clones were planted in Arboretum Borová hora of the Technical University in Zvolen.

Mentioned three objects have considerable value. They represent tools of the *ex situ* gene pool preservation of curly in Slovakia. The native populations of this taxon were endangered by land recultivation. Scattered woody plant vegetation including birch populations has been significantly reduced mainly in the 80-ties.

Concentration of such large diversity of the growth forms and curly birch genotypes provides good conditions for basic research of curly birch and gives opportunity for applied research.

The first study of biological properties of the curly birch clones from seed orchard was done in 1988–1990. There were analysed production of reproductive organs (male and female catkins) and seed quality. In general, quite young plants (6–8 years old) produced small number of reproductive organs and male catkins were predominant. This fact significantly affected also seed quality. The average seed germinability varied from 2,7 % to 9 %. The maximum seed germinability was 36 % [6].

Recently there was analysed germinability of seeds from seed orchard in 2009 and from 20 samples of five clones randomly selected in the orchard. Average value of the seed germinability reached 28 % and varied between 10–46 %. Seed quality was analysed immediately after collection probably increased with the age of curly birch grafts. However, more detailed study of the seed germinability and experimental verification of the pre-sowing treatment would be essential.

In 1993 and 1994 10 clones of the curly birch collection in Arboretum Borová hora were included under controlled hybridization of the various growth forms of curly birch. There were crossed 4 tree forms with white bark, 2 tree forms with black bark, 2 shrub forms with white bark and 2 shrub forms with black bark within. Although 34 hybrid combinations were created, only 16 seed samples were successfully harvested.

Hybrids were planted on the research experimental plot Tále at the altitude 800 m, which is managed by University Forestry Enterprise of the Technical University in Zvolen. The first assessment of the hybrids was done in 1998 at the age of 5 years. Following measurements were done in 1999 and 2001. There were measured height and diameter of the hybrids. The attention was also paid to some qualitative traits representing inheritance of the parent characteristics: bark colour, occurrence of curly grain on the stem and branches and plant habit. At the age of 8 years the average height of analysed hybrid progenies of curly birch varied between 2–3 m. There were found significant differences in height influenced by habit form of parent plants. Progenies where both parents had tree habit were significantly higher than those from hybrid combinations of the shrub forms. The growth form of parent trees had also significant influence on habit form of the progenies. In general, majority of hybrids had tree habit. The highest rate of tree growth forms had combinations where both parents, or at least one of them had tree habit. Decorative timber was indicated in all of the analysed hybrid progenies. In four of them ratio of individuals with curly grain to individuals with ordinary timber was 2:1 and in one progeny it was 1:1. There were identified also individuals with white and black colour of rhytidome, but with respect to quite low age of analysed hybrids results were just informative [7].

Full-sib hybrids of curly birch had good growth characteristics and qualitative traits. Their analysis will follow up in summer 2011, ten years after the first assessment was done.

*Prospectives and goals for future research of curly birch in Slovakia.* Future research will be focused on seed quality from the seed orchard of curly birch. There will be evaluated qualitative characteristics of the seeds from open pollination (weight of thousand seeds, energy of germination and germinability). The age of clones is about 30 years, so they are now in the stage of full fructification. Assessment of inheritance of the decorative timber in half-sib progenies is also very important. This trait should be known as a significant indicator of the genetic value of seeds from seed orchard. It is considered to be a limiting factor of the commercial utilization of the seed.

Another goal of the basic research will be assessment of the hybrids from controlled hybridization of selected growth forms of curly birch. Hybrids are 18 years old and their growth characteristics should be already balanced. At this age are also well identified other qualitative traits like growth form, presence and type of curly grain and colour of the rhytidome.

According to data obtained from above mentioned experimental work will be modified breeding program of curly birch in Slovakia. The main task is production of tree form hybrids with good growth characteristics and decorative timber.

In Slovakia the potential of curly birch gene-pool can be utilized within forest and non-forest plantations, where should be planted mainly hybrids selected from full-sib progenies. Good conditions for establishment of such types of woody plant cultures are mainly on abandoned agricultural land on stands with reachable terrain.

Establishment and management of curly-birch plantations can be interesting for municipal authorities in various regions of the country. Production of valuable timber offers effective utilization of abandoned agricultural or devastated land and new work opportunities for local people. Above mentioned benefits, curly birch plantations have quite short rotation period. After harvesting stands can be revitalized and for future used in a different way.

Plantations can be established also with half-sib progenies of curly birch grown from improved seed of the seed orchard. For such type of plantations is essential early selection of the individuals with decorative timber already during nursery production of seedlings and young plants.

Beside plantations, curly birch utilization is possible also on devastated stands or on stands, where is vegetation endangered by water deficit during growing season. Silver birch is generally tolerant to water stress and on extreme stands is more competitive against other woody plants.

Wider utilization of curly birch in Slovakia depends on:

- elaboration of the effective nursery technology for plant production and early selection of the plants with decorative timber,

- elaboration of the silviculture techniques and management in curly birch plantations and crops,
- higher awareness about benefits of curly birch growing among foresters, farmers and land owners.

**Acknowledgment.** Research was supported by research grant project VEGA 1/0426/09 «Plant adaptability and vitality as criteria of their utilization in urban environment and in the landscape» from Slovak Grant Agency for Science.

#### LITERATURE

1. Bagajev, S. N. Karelskaya i kapokoreschkovaya berioza v lesach kostromskoi oblasti // Lesnoc Chozyaistvo. 1963. 6. P. 20–22.
2. Peikinheimo, O. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae. 1951. 39 (5). P. 1–26.
3. Ijubavskaja, A. Ja. Karelskaya berioza. Izd. Lesnaya promyshlennost, Moskva, 1978. 158 p.
4. Pagan, J. Štúdium premenlivosti brezy *Betula alba* L. na Slovensku so zreteľom na jej technické formy. Správa pre záverečnú oponentúru etapy čiastkovej úlohy VI-6-2/06.a.1. VŠLD Zvolen, 1985. 121 s.
5. Pagan, J. Genofond brezy svalcovitej na Slovensku // In: International Symposium at the occasion of the 100th Anniversary of the Arboretum Mlyňany foundation 1892–1992. VEDA, Bratislava, 1992. S. 269–274.
6. Pagan, J., Paganová, V. Breza biela svalcovitá (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.): Vedecké a pedagogické aktuality 10/1994 na Slovensku. Technická univerzita vo Zvolene. 1993. 75 s. ISBN 80-228-0375-8
7. Paganová, V. Analysis and inheritance and growth of curly birch progenies from controlled hybridization and possibilities of their utilization for timber production in Agricultural Landscape // Czech Journal of Genetics and Plant Breeding. 2004. 40. 2. P. 51–62.

### POLYMORPHISM OF VITAL FORMS OF THE KARELIAN BIRCH IN THE LIGHT OF THE THEORY OF SOMATIC EVOLUTION

*Pogiba S.P.*

Moscow state university of wood

141005, Mytischki-5, Moscow area., 1st Institute, 1. Chair of selection, genetics and dendrology, E-mail: s.pogiba@mail.ru

Abstract. Theoretical questions somatic evolution are considered. The hypothesis of occurrence of vital forms of the Karelian birch according to this theory, selection and their fastening depending on growth conditions is offered.

### ПОЛИМОРФИЗМ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В СВЕТЕ ТЕОРИИ СОМАТИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

*Погуба С.П.*

Московский государственный университет леса

141005, Мытищи-5, Московская обл., 1-я Институтская, 1. кафедра селекции, генетики и дендрологии, E-mail: s.pogiba@mail.ru

История эволюции наземных растений сложна, однако разными исследователями она трактуется примерно одинаково. Для неё были характерны волны вымирания и замещения, и происходящий время от времени расцвет новых форм, которые становились господствующими. Подробные данные о разнообразии и обилии видов растений на протяжении палеозойской и мезозойской эр практически отсутствуют. Тем не менее, принято считать, что в девонский период, когда возникли первобытные леса, стали распространяться примитивные сообщества хвощей, плаунов и папоротников, размножающихся с помощью спор и предпочитающих влажную среду. В каменноугольный период (карбон) значительного разнообразия достигли растения, продуцирующие пыльцу и семена. Они возникли в девоне, а в перми начался расцвет голосеменных, достигших своего господствующего положения в мезозойской флоре. Наиболее обширная группа голосеменных современной флоры относится к хвойным. В настоящее время их насчитывается около 550 видов, и почти все они произрастают в северном полушарии. Травянистые растения среди них неизвестны. В юрском периоде возникли покрытосеменные или цветковые

растения, завоевавшие в конце мелового периода господство на суше. Отличительной особенностью покрытосеменных служит наличие плода, развивающегося в основном из цветка. Репродуктивная специализация, включающая кроме развития цветков ещё и систему опыления насекомыми, создала таким растениям ряд преимуществ, определяющих их превосходство над хвойными, растущими более медленно. В настоящее время известно 142000 видов цветковых растений. Именно они по сравнению с другими высшими растениями значительно преобладают в растительном покрове тропиков, субтропиков, умеренных и холодных широт. В неогене в эпоху плиоцена произошло формирование современной флоры. Сочетание видов растений на земном шаре сложилось исторически в процессе естественного и искусственного отборов в результате мутаций, рекомбинаций, гибридизации, на основе наследственной изменчивости. Широко признано, что в ходе эволюции цветковые прошли путь от сравнительно невысоких толстостольных маловетвящихся розеточных деревцев к крупным деревьям с хорошо развитым стволом и мелковетвистой кроной, а от деревьев – к кустарникам, кустарничкам и травам. Это направление эволюции от крупных деревьев к травам, более приспособленным к суровым условиям обитания, называется «редукционной эволюцией» или «соматической редукцией». Переход от древесных гигантов к многолетним, а затем и однолетним травам у покрытосеменных представляет собой ароморфный путь эволюции, приводящий к завоеванию новых, более суровых геологических ландшафтов [1]. Кроме прямого независимого «движения» от деревьев к травянистым монокарпикам есть параллельные, «перекрещивающиеся» линии эволюции жизненных форм. Термин «жизненная форма» был введен в 80-е годы XIX столетия датским ботаником Е. Вармингом. Под жизненной формой Е. Варминг понимал «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания». Определению понятия «жизненная форма растений», их классификации посвящены многочисленные научные работы. Наиболее часто используется классификация, предложенная И.Г. Серебряковым. [10]. По И.Г. Серебрякову эколого-морфологически жизненная форма у растений определяется как «своеобразный общий облик (габитус) определённой группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги, корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определённых условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям». Проведя анализ морфогенеза различных жизненных форм покрытосеменных, начиная от высокостольных деревьев до многолетних и однолетних трав, И.Г. Серебряков пришёл к выводу, что важнейшим структурно-биологическим признаком, определяющим габитус растения, является сравнительная длительность периода формирования и функционирования главной оси растения и заменяющих её надземных (у деревьев скелетных) осей. Такого же мнения придерживаются многие ученые. Работы А.К. Скворцова [11], М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова [4] по видообразованию ив свидетельствуют об отравляивании ив северо-востока, что связано с экстремальными условиями произрастания. В.О. Казарян [1] считает, что эволюция жизненных форм покрытосеменных осуществлялась в направлении оптимизации морфоструктурных и физиолого-биохимических процессов. В ходе оптимизации структурной организации растений общему сокращению в первую очередь подвергаются скелетные образования и число их метамеров, приводящие к уменьшению общей вегетативной мощности и возникновению карликовости. Проанализировав имеющийся материал, он пришёл к выводу, что редукционная эволюция осуществлялась различными путями, из которых наиболее существенными являются следующие:

1. Сокращение длительности жизненного цикла главной и скелетных осей.

Древесные растения отличаются от представителей остальных жизненных форм покрытосеменных общей вегетативной мощностью и продолжительным онтогенезом. Переход от благоприятных условий к экстремальным, с коротким эволюционным периодом привело к ограничению роста растений, снижению продолжительности жизни и возникновению приземистых индивидов с большим числом надземных метамерных образований, способных полностью использовать активную фотосинтетическую радиацию. Возникли многоствольные приземистые деревья с более коротким жизненным циклом. По мере ухудшения условий подавлялся вегетативный рост, опускалась зона ветвления, и возникали растения кустовидной формы с многочисленными осями, обладающие собственной корневой системой. В дальнейшем это привело к образованию кустарников, полукустарников и многолетних трав.

## 2. Ускорение наступления процессов репродуктивного развития.

Длительный вегетативный рост древесных растений затягивает наступление генеративной фазы. С переходом растения к цветению и плодоношению вегетативный рост приостанавливается. Известно, что плодовые, у которых генеративная фаза наступает в более поздние периоды онтогенеза, имеют большую продолжительность жизни по сравнению с теми, которые плодоносят в раннем возрасте. Филогенез жизненных форм от деревьев к травам подтверждает эту закономерность. Продолжительность жизненного цикла их зависит, главным образом, от скорости наступления первого плодоношения, определяющего ход старения растений. Этот процесс от самых долговечных деревьев, через кустарники, полукустарники, кустарнички, многолетние травы к однолетним отражает процесс эволюции жизненных форм в направлении ускорения генеративного развития и сокращения жизненного цикла.

## 3. Затухание камбиальной деятельности и образование травянистого стебля.

В длительной эволюции от древесных к травам имели место сокращение продолжительности жизненного цикла главных и скелетных осей, постепенное затухание камбиальной деятельности и, вследствие этого, утончение ствола, скелетных образований и ветвей всех порядков. Развитие этой тенденции привело к образованию кустарников, полукустарников и трав. Исходя из общности строения однолетнего побега древесных и стебля травянистых, Тахтаджян (12) рассматривает травы как фиксированную ювенильную фазу дерева. Таким образом, одним из внутренних факторов возникновения короткоживущих форм явилось постепенное затухание камбиальной деятельности главной оси и боковых скелетных образований различного порядка. Сокращение длительности жизненного цикла главных и боковых осей сочеталось с затуханием деятельности вторичной меристемы и инактивацией камбиальной ткани. Конечным результатом этих взаимосвязанных и взаимообусловленных процессов явилось возникновение травянистой структуры.

## 4. Неравномерная редукция осевых и ассимилирующих тканей в ходе эволюции.

Морфоструктурная трансформация от древесных к травам осуществлялась сокращением массы как осевых, так и ассимилирующих органов, но с неодинаковой интенсивностью. По мере усиления карликовости сокращается масса осевых органов и увеличиваются ассимилирующие органы.

## 5. Сближение ассимилирующих органов.

Это биологическое преимущество карликовых жизненных форм, выработанное в ходе длительной эволюции, заключается в коммуникационной близости полярно расположенных ассимилирующих органов – корней и листьев. Повышается интенсивный обмен веществ между ними, что является одним из главных факторов высокой жизнедеятельности.

Примеры соматической эволюции древесных растений обычно касаются видов какой-либо секции одного рода. Но среди растений имеются уникальные виды, представители которых демонстрируют наглядный переход от деревьев к травам. К ним относится карельская береза – *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Mercl.) Hamet-Ahti. Места произрастания карельской березы находятся между 50° и 63° северной широты и 10° и 39° восточной долготы и включают в пределах России Карелию, Костромскую, Владимирскую, Калужскую, Смоленскую области. За пределами России она встречается в Белоруссии, странах Балтии, Германии, Словакии, Польше, Норвегии, Швеции, Финляндии. Изучение карельской березы в нашей стране и за границей показало ярко выраженный полиморфизм ее по жизненным формам. Она представлена деревьями второй или третьей величины, кустовидными многоствольными деревьями и кустарниками. Древесные формы карельской березы отличаются от представителей остальных жизненных форм общей вегетативной мощностью и продолжительным онтогенезом. Стволы древовидных форм имеют мелкие утолщения (бугорчатую поверхность) или крупные шаровидные (бокаловидные) утолщения. Короткоствольные деревья имеют сильно сбежистый ствол, который на высоте 2–3 м по толщине равен боковым скелетным ветвям или разветвляется на одинаковые по диаметру боковые ветки. Среди короткоствольных деревьев имеются такие, у которых на высоте 1–2 м происходит разветвление на два одинаковых по диаметру ствола за счёт отмирания осевого побега и заменой его боковым. Кустовидные многоствольные деревья имеют очень короткий (30–40 см) ствол, разветвляющийся на несколько стволов одинаковой толщины. Кустарниковая форма карельской березы отличается отсутствием основного ствола.

Это многообразие жизненных форм карельской березы объясняется переходом от благоприятных условий к экстремальным с коротким вегетационным периодом, что привело к ограничению

роста растений, снижению продолжительности жизни и возникновению приземистых индивидов с большим числом надземных метамерных образований, способных полнее использовать активную фотосинтетическую радиацию.

При переходе от деревьев к кустарникам происходят все те изменения, которые перечислены выше. Возникли многоствольные, приземистые деревья с более коротким жизненным циклом. По мере ухудшения условий подавлялся вегетативный рост, опускалась зона ветвления, и возникали растения кустовидной формы с многочисленными осями, обладающие собственной корневой системой. В дальнейшем это привело к образованию кустарников, при этом отмечено затухание камбиальной деятельности главной оси и боковых скелетных образований различного порядка, увеличение рядности сердцевинных лучей, уменьшение величины сосудов, увеличение метатрахиальной паренхимы [3]. Возникшие карликовые, жизненные формы имеют биологическое преимущество, выработанное в ходе длительной эволюции, заключающееся в коммуникационной близости полярно расположенных ассимилирующих органов – корней и листьев. Повышается интенсивный обмен веществ между ними, что является одним из главных факторов высокой жизнедеятельности кустарников.

Происходят изменения в обмене веществ. В местах образования аномалий наблюдается скопление сахаров, транспортной формой которых является сахароза [6]. При этом сокращается длительность жизненного цикла главной и скелетных осей, появляются короткоствольные, а затем и многоствольные формы. По мере усиления карликовости сокращается масса осевых органов, и увеличиваются ассимилирующие органы: листья становятся более крупными и жесткими. Сравнительный анализ листовой пластинки различных форм карельской берёзы и берёзы повислой, проведённый нами, подтвердил эти различия [8,2]. Формирование аномальной древесины карельской берёзы и взаимосвязь этого явления со структурными особенностями формирования листового аппарата были изучены Н.Н. Николаевой [5]. Ассимилирующие органы не просто увеличиваются в размерах, но и сближаются, а площадь проекции кроны увеличивается в 3–4 раза по сравнению с высокоствольными древовидными формами [8].

Кроме этого, кустовидные и кустарниковые формы карельской берёзы имеют более короткий жизненный цикл. При обследовании 50-летних естественных популяций карельской берёзы в Белоруссии (урочище Телеханы) кустарниковые и кустовидные формы были представлены отдельными сгнившими экземплярами [7]. Особенно ярко это явление наблюдается в одновозрастных культурах карельской берёзы. Отпад карликовых форм начинается с 10-летнего возраста, и к 30 годам их число уменьшается втрое. При этом меняется фенотипический облик насаждения от трёхъярусного к одноярусному сомкнутому насаждению, в котором постепенно исчезают, «вырождаются» узорчатые формы [9]. Меняется и генотипический состав насаждения. Тем не менее, при семенном размножении в потомстве происходит расщепление с образованием различных жизненных форм в зависимости от исходного материала и условий произрастания.

Жизненные формы *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Mercl.) Hamet-Ahti. представляют собой наглядный пример соматической эволюции. Разнообразие жизненных форм карельской берёзы придаёт ей пластичность и возможность существования в различных экологических условиях.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Казарян В.О. Физиологические основы эволюции от деревьев к травам. Л.: Наука, 1990. 348 с.
2. Казанцева Е.В., Погиба С.И. Сравнительный анализ морфологических признаков листовой пластинки берёзы повислой и различных форм карельской берёзы // Матер. V междунар. конф. ученых «Леса Евразии – Уральские горы». М.: МГУЛ, 2005. С. 103–105.
3. Любавская А.Я. Карельская берёза. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 158 с.
4. Мазуренко М.Т., Хохряков А.И. Структура и морфогенез кустарников М.: Наука, 1977. 160 с.
5. Николаева Н.И. Формирование листового аппарата у форм берёзы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины // Автореф. дисс... канд. биол. наук. С-Пб. 2004. 25 с.
6. Новицкая Л.Л. Карельская берёза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
7. Погиба С.И. Заказники карельской берёзы в КАССР и БССР // Науч. тр. МЛТИ. М.: МЛТИ, 1983. Вып.148. С. 145–148.
8. Погиба С.И., Казанцева Е.В. Статистические методы определения видопринадлежности секции BETULA по морфологическим признакам // Науч. тр. МЛТИ. М.: МГУЛ, 1999 Вып. 297. 3 с.



9. Погиба С.И., Казанцева Е.В. Онтогенез карельской берёзы в культурах Московской области // Лесной вестник. 2006. № 5 (47). С. 75–81.
10. Серебряков П.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
11. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
12. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.–Л.: Наука, 1964. 236 с.

## DYNAMICS OF MINERAL NUTRIENT AND WATER METABOLISM OF BETULA PENDULA TREES WITH NORMAL AND ABNORMAL STEM WOOD IN SOUTHERN KARELIA

*Pridacha V.B., Sazonova T.A.*

Forest Research Institute, Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, Russia, E-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Abstract. Data on seasonal dynamics of the elemental composition (C, N, P, K, S, Ca, Mg) and diurnal dynamics of water regime variables of common silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) in plants with normal and abnormal development of the trunk conducting tissues in natural habitats (southern Karelia) are presented. Seasonal dynamics of the elemental composition of leaf and branch tissues and diurnal dynamics of water regime variables were identical in all investigated forms of *Betula pendula*. At the same time, differences in absolute values of mineral nutrient content in tissues of the two forms, and a greater range of variation of nutrient content in Karelian birch were detected, depending on external environmental conditions. Possible reasons for such differences are discussed. «Exchange process index /environmental factor» correlations and interrelations between exchange processes' variables also were investigated. The ranges of air temperature and relative humidity at which maximal driving force of the water flux (WP<sub>min</sub>) in birch trees are observed were quite substantial, i.e. the process may reach a high level in a wide range of variation of hydrometeorological variables, suggesting the species is adapted to a wide range of growth conditions.

## ДИНАМИКА МИНЕРАЛЬНОГО И ВОДНОГО ОБМЕНА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ *BETULA PENDULA* С НОРМАЛЬНОЙ И АНОМАЛЬНОЙ ДРЕВЕСИНОЙ СТВОЛА В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

*Придача В.Б., Сазонова Т.А.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН,  
Петрозаводск, 185910, ул. Пушкинская, 11, E-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Древесные виды рода *Betula* имеют широкий ареал распространения и являются основными лесообразующими породами на Северо-Западе России наряду с видами родов *Pinus* и *Picea*. Благодаря большой транспирационной способности береза играет важную роль в регулировании водного режима влажных местообитаний [1]. Отмечают также почвоулучшающую роль березы, которая благодаря мощной корневой системе воздействует на почву, интенсивно вовлекая в биологический круговорот органические элементы из более глубоких горизонтов почвы [7, 4]. Особый интерес для исследователей представляет карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahfi), которую считают экологической формой березы повислой (*Betula pendula* Roth). Для карельской березы отмечают аномальное строение проводящих тканей осевых органов [3, 6], что, вероятно, оказывает влияние на ее водный режим, а также на поглощение и транспорт элементов минерального питания в целом растении и их распределение в отдельных тканях и органах. В этой связи было проведено сравнительное исследование элементного состава разных органов и показателей водного обмена обычной березы повислой и карельской березы во временной динамике (сезонной и суточной).

Исследование проводили на экспериментальных участках Института леса Карельского НЦ РАН на территории Агробиологической станции КарНЦ РАН в окрестностях г. Петрозаводска (южная Карелия, 61°45'N, 34°20'E). Объектами исследования служили саженцы и взрослые деревья обычной березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) с прямослойной древесиной и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) с узорчатой древесиной. Отбор образцов проводили в фазы разветвления листьев (май), роста листьев и побегов (июнь) и осеннего расцветивания листьев (сен-

тябрь). В каждый срок отбор образцов проводили в 3-х биологических повторностях. Систематизацию данных проводили для отдельной ткани и органа (лист, кора и древесина ветвей).

Химический анализ растительных образцов проводили в аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН. Определение содержания *C*, *N* и *S* выполняли с помощью элементного анализатора PE-2410 (Perkin Elmer, США), *K*, *Ca* и *Mg* – на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu, Япония), фосфора (*P*) – спектрофотометрическим методом с молибденовой синью. Для измерения водных потенциалов облиственных побегов использовали метод камеры давления, для определения водного дефицита, оводненности и водосмкости листа – весовой метод, для определения скорости водного потока по стволу – тепловой импульсный метод.

Анализ содержания макроэлементов в листе, коре и древесине ветвей деревьев обычной березы повислой с прямослойной древесиной и карельской березы с узорчатой древесиной выявил количественные различия по содержанию *K*, *Ca* и *N* в отдельные фазы вегетации между исследуемыми формами берез (табл.). Так, например в фазу разворачивания листьев, у карельской березы по сравнению с березой повислой содержание *K* в листе было выше на 25 %, а содержание *Ca* в коре ветвей – выше на 32 %. Более высокое содержание *K* в листе карельской березы, может быть причиной более высокой оводненности листа карельской березы, что ранее было показано другими исследователями [2, 5]. Высокое содержание *Ca* в коре ветвей карельской березы в конце мая, для которой в этот период вегетации также отмечают и более высокое суммарное содержание сахаров в коре ветвей и ствола, по сравнению с березой повислой, вероятно, может быть обусловлено его ролью во флоэмном транспорте [12, 13]. Кроме того, в период осеннего расцветивания листьев содержание *N* в древесине ветвей карельской березы было также выше на 22 %. Это может быть обусловлено ретранслокацией большого количества азотсодержащих соединений из опадающей листвы и их накоплением в осевых органах, что хорошо согласуется с известными данными о более высоких значениях массы листьев и их поверхности на единицу массы ствола карельской березы по сравнению с березой повислой [5].

Таблица. Содержание макроэлементов (% от сухого веса) в разных органах деревьев *Betula pendula* var. *pendula* (над чертой) и *Betula pendula* var. *carelica* (под чертой)

Элемент	Орган	t	p
	Лист (26 мая)		
<i>K</i>	<u>1,99±0,08</u>	5,85	0,00
	2,48±0,04		
	Кора ветвей (26 мая)		
<i>Ca</i>	<u>2,26±0,21</u>	5,06	0,01
	2,99±0,15		
	Древесина ветвей (20 сентября)		
<i>N</i>	<u>0,51±0,05</u>	3,24	0,03
	0,65±0,01		

Примечание: t – критерий Стьюдента эмпирический, p – уровень значимости.

При этом сравнительный анализ сезонной динамики содержания макроэлементов в разных органах деревьев берез показал одинаковый характер изменений для всех исследуемых форм *Betula pendula* (рис.). Так, например, содержание *C* в листе в ходе вегетационного периода остается неизменным, тогда как в тканях ветвей было отмечено некоторое уменьшение содержания элемента в течение сезона. Содержания *N*, *P*, *K*, *S* и *Mg* в листе во всех случаях были максимальными в мае и в течение сезона уменьшались. Напротив, в древесине ветвей наименьшие значения содержания *N*, *P*, *K* и *Mg* были в мае, и в течение сезона увеличивались; в коре ветвей подобная динамика сохранялась для *N*, *P* и *S*, содержание *K*, напротив, было максимальным в мае по сравнению с летне-осенним периодом. Следует отметить большую стабильность в течение вегетации содержания *Ca* в листе и коре ветвей деревьев обычной березы повислой, тогда как для карельской березы показана более выраженная динамика этого показателя – увеличение содержания элемента в листе и его уменьшение в коре ветвей в сентябре по сравнению с весенне-летним периодом. При этом в древесине ветвей деревьев как березы повислой, так и карельской березы содержание *Ca* в течение сезона увеличивается и достигает максимальных значений в сентябре.

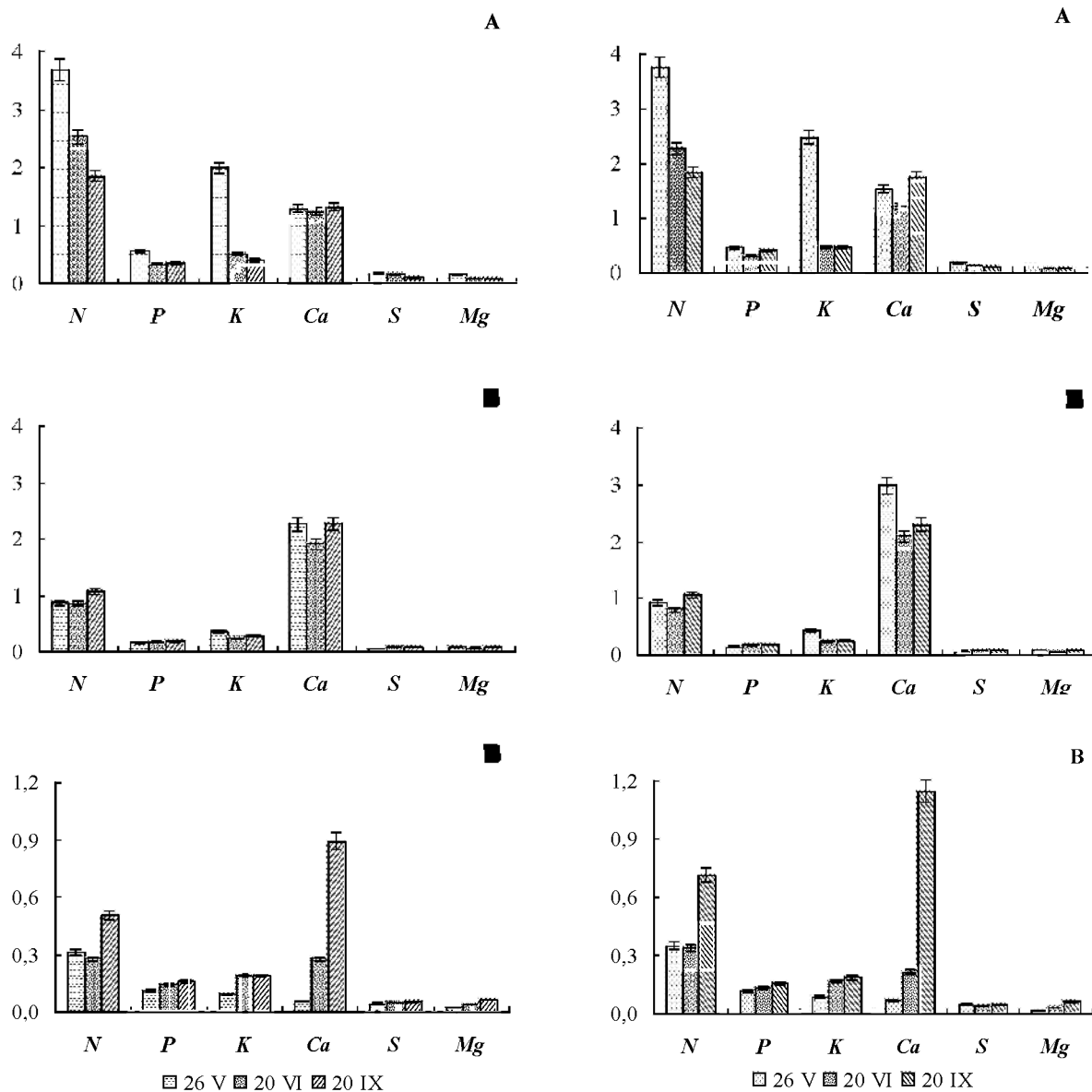
*Betula pendula* var. *pendula**Betula pendula* var. *carelica*

Рисунок. Сезонная динамика содержания макроэлементов (% от сухого веса) в листе (А), коре (Б) и древесине ветвей (В) деревьев исследуемых форм *Betula pendula*.

Некоторое снижение содержания *S* в тканях ветвей в летне-осенний период по сравнению с весенним максимумом может быть обусловлено использованием углеводов на рост побегов, камбия и корней в течение вегетации. Максимальные количества макроэлементов в листе в мае вполне закономерны, поскольку формирующийся лист проявляет себя как акцептор, что связано с активным ростом новых структурных элементов, затратой энергии и повышенной активностью ферментативных комплексов. Снижение содержания макроэлементов в листе в июне также обусловлено активными ростовыми процессами и накоплением сухого вещества – эффектом разбавления, при котором нарастание массы листа происходит быстрее, чем накопление в нем элемента. Увеличение содержания макроэлементов в древесине в сентябре связано с оттоком подвижных элементов из стареющих листьев перед листопадом в осевые надземные органы, в частности в древесину ветвей. Кроме того, известно, что в процессе старения листа происходит снижение содержания подвижных

элементов, в частности  $N$ ,  $P$ ,  $K$ ,  $S$  и  $Mg$ , и одновременная аккумуляция малоподвижных элементов  $Ca$ ,  $Mn$ ,  $Al$ ,  $Fe$ , которые обычно не реутилизируются [8–11].

Следовательно, характер сезонной динамики исследуемых показателей в разных органах сохраняется для деревьев всех исследуемых форм *Betula pendula*. Различия отмечаются по диапазону варьирования в зависимости от формы березы. При этом следует отметить больший диапазон варьирования содержания  $C$ ,  $N$ ,  $K$  и  $Ca$  в ветвях и листе деревьев карельской березы по сравнению с березой повислой. Так, например, у березы повислой в течение вегетации содержания  $K$  в листе,  $C$ ,  $N$  и  $Ca$  в коре ветвей изменялись, соответственно, в диапазонах 0,40–1,99; 36,44–39,16; 0,85–1,06 и 1,92–2,27 % от сухого веса, тогда как у карельской березы эти показатели изменялись в диапазонах 0,48–2,48; 35,98–39,42; 0,81–1,06 и 2,08–2,99 % от сухого веса, соответственно. Диапазоны варьирования содержания других макроэлементов в листе и ветвях деревьев исследуемых берез различались незначительно.

Сравнительное исследование суточной динамики показателей водного режима на фоне изменений температуры и относительной влажности воздуха также выявило сб сходный характер у саженцев березы повислой и карельской березы. Наиболее высокие значения водного потенциала облиственных побегов ( $\Psi$ ), содержания воды в листьях ( $CB$ ) и низкий водный дефицит ( $B/D$ ) листьев наблюдаются в утренние часы, когда отмечается высокая относительная влажность ( $H$ ) и низкая температура ( $T$ ) воздуха. Днем с понижением  $H$  и повышением  $T$  увеличивается интенсивность транспирации и скорость водного потока ( $V$ ), уменьшается  $\Psi$  побегов, в листьях нарастает  $B/D$  и уменьшается  $CB$ . Изменения водного дефицита и содержания воды в листьях связаны, прежде всего, с расходом влаги на транспирацию. Транспирационный расход влаги у древесного растения в дневное время обычно превышает ее поступление из почвы, происходит дальнейшее натяжение водных нитей, о чем свидетельствует уменьшение водного потенциала побегов. Наибольшая  $V$  отмечалась обычно в ~13 час, минимальный  $\Psi$  – в ~15–17 час, четко выраженных минимума  $CB$  и максимума  $B/D$  обнаружить не удалось. За вечерним повышением  $H$  и уменьшением  $T$  следовало уменьшение  $V$  и  $B/D$ , увеличение  $CB$  и  $\Psi$ .

На водный обмен растений, наряду с внутренней регуляцией, существенное влияние оказывают гидрометеорологические переменные. Нами установлена тесная связь между величиной  $\Psi$  облиственных побегов и факторами внешней среды для исследуемых форм берез. При этом отмечено большее влияние на  $\Psi$  относительной влажности воздуха, чем температуры воздуха. Наибольшую величину движущей водный поток силы (минимальный  $\Psi$ ) наблюдали в широком диапазоне температуры и относительной влажности воздуха – 15–25°C и 35–60 %, соответственно. Большой размах этих величин свидетельствует о высоком адаптивном потенциале *Betula pendula*, что обеспечивает произрастание вида в широком ареале.

Таким образом, сравнительный анализ показателей минерального и водного обменов двух форм *Betula pendula* во временной динамике (сезонной и суточной) выявил однонаправленность изменений исследуемых показателей при разной их вариабельности. Для березы повислой установлен меньший диапазон изменчивости исследуемых показателей по сравнению с карельской березой. Причиной этого может быть большая стабильность физиологической реакции березы повислой к изменению условий внешней среды. Большой диапазон изменчивости физиологических показателей карельской березы, напротив, свидетельствует о большей лабильности этой формы *Betula pendula* при действии внешних факторов.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 09-04-00299-а и 10-04-10122-к).*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Веретенников А.В. Физиология растений. М., 2006. 480 с.
2. Ганюшкина Л.Г. Характеристика некоторых физиологических показателей березы карельской // Пути адаптации организмов в условиях Севера. Петрозаводск, 1978. С. 28–29.
3. Евдокимов А.И. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 226 с.
4. Морозова Р.М. Минеральный состав растений лесов Карелии. Петрозаводск, 1991. 99 с.
5. Николаева Н.И. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth.) с разной текстурой древесины // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 25 с.
6. Повицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 144 с.
7. Шумаков В.С. Типы лесных культур и плодородие почв. М., 1963. 184 с.

8. Chapin F.S., Kedrowski R.A. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees // Ecology. 1983. Vol. 64. P. 376–391.
9. Ferm A., Markkola A. Nutritional variation of leaves, twigs and buds on *Betula pubescens* stands during the growing season // Folia For. 1985. Vol. 61. P. 1–28.
10. Hill J. The remobilization of nutrients from leaves // J. Plant. Nutr. 1980. Vol. 2. P. 407–444.
11. Oleksyn J., Zytowski R., Reich P.B., Tjortker M.G., Karolewski P. Ontogenetic patterns of leaf CO<sub>2</sub> exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees // Trees. 2000. Vol. 14. P. 271–281.
12. Roberts D.M., Harmon A.C. Calcium-modulated proteins: targets of intracellular calcium signals in higher plants // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. Vol. 43. P. 375–414.
13. Roos W. Ion mapping in plant cells – methods and applications in signal transduction research // Planta. 2000. Vol. 210. P. 347–370.

### LIPID MEMBRANES AND THEIR CONSTITUENTS: STRUCTURE, PROPERTIES, FUNCTIONS (COMPUTER SIMULATIONS)

*Rabinovich A.I.*

Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences,  
Russian Federation, Petrozavodsk 185910, Pushkinskaya St. 11; E-mail: rabinov@krc.karelia.ru

**Abstract.** Membranes play an active part in the life of the cell, they exist as dynamic structures. Lipid molecules form the basis of biological membranes and differ with respect to the type of hydrophilic head-group and occur with a wide variety of hydrophobic hydrocarbon chains of fatty acids. Knowledge of physical-chemical properties of lipid bilayers is a key element of our general understanding of biomembrane functioning, which is one of the greatest challenging problems in biochemical, biophysical and other sciences. This information is also relevant and essential in new biotechnological applications. The main properties of natural lipids and lipid membrane systems revealed by computer simulations are described in this work.

### ЛИПИДНЫЕ МЕМБРАНЫ И ИХ КОМПОНЕНТЫ: ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СТРУКТУРОЙ, СВОЙСТВАМИ И ФУНКЦИЯМИ (КОМПЬЮТЕРНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ)

*Рабинович А.И.*

Учреждение Российской академии наук Институт биологии КарНЦ РАН,  
Петрозаводск 185910, ул. Пушкинская, 11; E-mail: rabinov@krc.karelia.ru

**Введение.** Мембранные системы являются сложными комплексами, традиционно привлекающими к себе повышенное внимание исследователей. Один из источников такого интереса – это способность отдельных компонентов мембранных систем к самопроизвольной организации. Центральным вопросом исследований обычно является поиск взаимосвязи между химическим строением исходных молекулярных компонентов и физическими свойствами итоговых структур в разных условиях. Большую важность представляют также вопросы о функциональной роли того или иного компонента мембранной системы.

В биологической мембране обычно сосуществуют десятки, сотни типов липидных молекул, имеются также белки, углеводы, стероиды и другие молекулы, вовлеченные в разнообразные клеточные процессы. Липидные молекулы образуют основу мембраны, они различаются по химическому строению головных групп и/или углеводородных цепей (цепей остатков жирных кислот).

Оценить относительный вклад отдельных молекул (липидов или цепей ацилов) в свойства мембранной системы можно, если изучить различия в собственных свойствах этих молекул в разных условиях. На этом пути, однако, имеется ряд трудностей. Экспериментальные данные по различным свойствам молекул фосфолипидов, цепи которых могут содержать, в частности, двойные связи, или по свойствам этих цепей в отдельности, весьма немногочисленны. Ситуация остается таковой несмотря на осознание научным сообществом того факта, что информация о таких свойствах крайне важна для понимания основ структурной организации и функциониро-

вания мембранных систем, их практического использования, создания структур с заранее заданными свойствами. Отсутствие систематических экспериментальных данных по свойствам липидов объясняется несколькими причинами. С одной стороны, имеются объективные трудности на этапе экспериментального выделения, очистки, идентификации и сохранения ненасыщенных липидов (и липидов другого строения) и их компонентов. С другой стороны, встречаются затруднения на этапе интерпретации регистрируемых в физическом эксперименте спектров или других характеристик. Получаемые характеристики относятся к образцу как целому, но из них требуется выделить нужную информацию, относящуюся к конкретным молекулярным компонентам системы.

Один из путей восполнения обсуждаемых пробелов в данных – применить какие-либо теоретические подходы. Нужно подчеркнуть, что в общем объеме работ по изучению свойств молекулярных систем живой и неживой природы теоретическим исследованиям принадлежит очень важное место, – не менее важное, чем исследованиям экспериментальным. Теоретические исследования постоянно развиваются, за последние десятилетия достигнут ощутимый прогресс. Этот прогресс обусловлен несколькими причинами: (1) совершенствуются аналитические подходы, (2) возникают некоторые новые концепции и представления, (3) появились и быстро развиваются методы имитационного компьютерного моделирования. Особого внимания заслуживает именно компьютерное моделирование, поскольку оно позволяет получить информацию о свойствах молекулярных систем, которая часто является уникальной по степени детальности, – это информация на «атомном» уровне. С компьютерным моделированием связаны многообещающие перспективы как в области теоретической разработки основ функционирования молекулярных систем, так и разнообразных приложений. В настоящее время, ввиду бурного развития вычислительной техники в мире и повышения степени ее доступности, компьютерное моделирование упрочилось как парадигма, как мощный общепризнанный инструмент изучения свойств объектов различной природы.

Отметим, что компьютерное моделирование биомембранных систем и их компонентов в течение последних двух-трех десятилетий проводилось весьма интенсивно [1–4]. Вместе с тем следует признать, что имеющиеся на сегодня теоретические данные об этих свойствах, аналогично упомянутым выше экспериментальным данным, также остаются фрагментарными. Некоторым оправданием может служить тот факт, что встречается огромное разнообразие мембранных систем и, соответственно, для их моделирования и всестороннего изучения требуется большое время.

**О структуре, свойствах и функциях.** На основании уже имеющихся к настоящему времени данных можно утверждать, что ключевое значение для функционирования биологических мембран имеют особые их компоненты: ненасыщенные и полиненасыщенные углеводородные цепи молекул липидов (цепи жирных кислот). Химическое строение ненасыщенных цепей, наиболее типичных для липидов биомембран, характеризуется тем, что все их двойные связи  $C=C$  являются метиленпрерывающимися, т. е. между каждой парой двойных связей расположена только одна метиленовая группа ( $CH_2$ ). Для обозначения химического строения таких цепей обычно используется сокращение  $N:k(n-j)cis$ . Здесь  $N$  – общее количество атомов углерода;  $k$  – количество метиленпрерывающихся двойных связей;  $j$  – количество атомов углерода до ближайшей двойной связи, считая от концевой группы  $CH_3$  цепи (на это указывает наличие символа  $n$ ; иногда вместо  $(n-j)$  используется обозначение  $\omega j$ );  $cis$  – конфигурация двойных связей (более редко встречается конфигурация *trans*). Подавляющее большинство цепей жирных кислот в биомембранах имеет количество углеродных атомов  $N$  от 12 до 22 и количество двойных связей  $k$  от 1 до 6.

В данной работе математические вопросы, связанные с алгоритмами компьютерного моделирования, не затрагиваются; они подробно изложены, например, в работах [2, 3]. Речь пойдет лишь о свойствах углеводородных компонентов липидов различной степени ненасыщенности. Было показано, что равновесная гибкость углеводородной цепи в общем случае зависит от длины цепи (т. е. от количества атомов углерода), количества двойных связей, их взаимного расположения (т. е. от количества групп  $CH_2$ , которые локализованы между двойными связями), местоположения всей группы двойных связей вдоль по цепи, а также от конфигурации двойных связей (*cis* или *trans*). В данной работе имеются в виду только цепи с несопряженными двойными связями.

Оказалось, что если сравнивать цепи с одинаковым количеством атомов углерода и одинаковым количеством двойных связей, то цепь с метиленпрерывающимися двойными связями *cis* является более гибкой, чем любые цепи, между каждой парой двойных связей *cis* в которых локализована не одна, а 2, 3 или более метиленовых групп (количество метиленовых групп между двойными связями может быть и неодинаковым для разных пар двойных связей в цепи). Далее, если все двойные связи *cis* являются метиленпрерывающимися, то, как правило, чем больше двойных связей в цепи, тем больше гибкость последней. Вместе с тем, при одинаковом количестве метиленпрерывающихся двойных связей и одинаковом количестве атомов углерода в разных цепях гибкость оказывается наибольшей у той молекулы, в которой вся группа двойных связей расположена наиболее близко к середине цепи. Другими словами, чем больше смещена вся группа двойных связей молекулы от центра цепи к ее концам, тем менее гибкой является молекула (это правило нарушается лишь при локализации двойной связи у 1-го или 2-го атома углерода цепи).

Полиненасыщенные участки жирнокислотных цепей с метиленпрерывающимися двойными связями *cis*, как оказалось, выделяются по своим свойствам наиболее резко. Представляется целесообразным перечислить особенности этих свойств:

(I). При температурах **выше** температуры плавления (т. е. температуры фазового перехода гель – жидкий кристалл):

– (а) в полиненасыщенных участках цепей наиболее **велики**, по сравнению с цепями насыщенными:

- (1) степень ориентационного разупорядочения простых связей С–С, соседних с двойными С=C,
- (2) угловые флуктуации связей С–Н во всех СН<sub>2</sub>-группах вдоль по цепи,
- (3) пространственные флуктуации атомов углерода двойных связей С=C,
- (4) равновесная гибкость, – как цепи в целом, так и каждого ее участка.

Очевидно, свойства (1)-(2)-(3)-(4) могут способствовать поддержанию надлежащей конформационной подвижности молекул ферментов (что является важнейшим фактором для нормального их функционирования), если ферменты окружены полиненасыщенными цепями липидов. Такие свойства могут также обеспечить выигрыш в энергии липид-белковых взаимодействий по всей поверхности контакта молекул, создать надлежащие условия для согласованного взаимодействия отдельных ферментов сложных энзиматических систем;

– (б) при изменении температуры среды характеристики полиненасыщенной цепи в целом и каждого ее сегмента (связи) в отдельности являются **наиболее стабильными** по сравнению с характеристиками насыщенных цепей.

Если аннулярный слой вокруг ферментов обогащен липидами с полиненасыщенными цепями, то свойства (б) последних могут более надежно, чем другие цепи, обеспечить стабильность условий и оптимизировать липид-белковые взаимодействия при флуктуациях температуры, причем, на каждом малом участке вдоль всей поверхности контакта белков и полиненасыщенных цепей. Иначе говоря, эти свойства полиненасыщенных цепей липидов должны ослабить негативное воздействие изменений температуры на активность ферментов. С другой стороны, повышение концентрации полиненасыщенных цепей в слоях вокруг ферментов может способствовать увеличению активности ферментов, если цель состоит в общем повышении уровня метаболизма.

(II). При температурах **ниже** температуры плавления (фазового перехода гель – жидкий кристалл) наиболее вероятная конформация, которую принимает полиненасыщенная цепь, является вытянутой и имеет «углоковообразную» форму. Эта конформация комплементарна аналогичным конформациям других полиненасыщенных цепей, а также конформациям «транс-зигзаг», в которые, как известно, с наибольшей вероятностью переходят при низких температурах насыщенные цепи липидов. Такое свойство полиненасыщенной цепи может сыграть важную роль при низких температурах. Оно может ослабить разрушительное влияние низких температур на мембранные структуры. Действительно, при глубоком охлаждении мембраны будут формироваться такие упаковки полиненасыщенных цепей липидов с насыщенными, в которых не будут возникать высокие механические напряжения.

Таким образом, свойства полиненасыщенных участков жирнокислотных цепей по сравнению с насыщенными, моно- и диненасыщенными оказываются **экстремальными**. Разумно полагать, что и функции в биологических мембранах полиненасыщенных углеводородных цепей вполне могут и

должны быть **специфичными**. Эти функции не должны ограничиваться лишь задачей поддержания на должном уровне жидкостности мембранной системы; возможные специфичные функции перечислены выше в пп. I, II при изложении свойств цепей.

К данным утверждениям можно добавить соображения общего характера. При изменении внешних условий биологическая мембрана будет стремиться сохранить должный уровень свойств, изменяя оптимальным образом (в рамках имеющихся возможностей) строение своих компонентов. Если принять во внимание имеющиеся в литературе экспериментальные значения температур плавления углеводородных цепей разной степени ненасыщенности, а также молекул липидов (например, фосфатидилхолинов) с такими цепями, то можно сделать вывод, что для существенного изменения температуры плавления мембраны (и тем самым достижения в ней должной степени жидкостности) достаточно заменить часть насыщенных углеводородных цепей в липидах цепями лишь с одной и/или двумя двойными связями *cis* (или наоборот, цепи с одной и/или двумя двойными связями *cis* заменить на насыщенные) без изменения длины цепи. Липиды с именно такими жирнокислотными цепями могли бы являться основным строительным материалом биомембран. Таким образом, с точки зрения формальной логики, для поддержания в мембране должного уровня жидкостности, липидов с цепями, содержащими 3, 4, 5 или 6 двойных связей *cis*, не требуется. Однако огромное количество биохимических данных по жирнокислотному составу тканей и органов растений и животных свидетельствует о том, что в мембранах присутствует большое количество полиненасыщенных цепей, – таких, как 18:3(n-3)*cis*, 20:4(n-6)*cis*, 20:5(n-3)*cis*, 22:6(n-3)*cis*. Таким образом, и данные соображения наталкивают на мысль о том, что основная роль полиненасыщенных цепей в биомембране должна быть более **специфичной**, нежели роль насыщенных углеводородных цепей и цепей с одной и/или двумя двойными связями *cis*.

Полиненасыщенные цепи, как правило, распределены в матрице мембраны не непрерывно, а локально, – преимущественно в областях, непосредственно примыкающих к мембрановстроенным (интегральным) белкам. Этот факт тоже свидетельствует о **специфичности** роли полиненасыщенных цепей. Если принять во внимание перечисленные выше в пп. I, II весьма специфичные свойства полиненасыщенных цепей, то сосредоточение этих цепей именно в подобных, пограничных с белками, слоях представляется даже естественным и целесообразным; наиболее логичные объяснения этому уже приведены в пп. I, II.

**Заключение.** В липид-белковых взаимодействиях существенное значение имеет не только тип липидных молекул и их углеводородных цепей, но и структура конкретных белков, и для более детальной интерпретации огромного разнообразия ситуаций в биологических мембранах требуются дальнейшие исследования. Вместе с тем важно подчеркнуть, что существенную роль в выработке и обосновании уже предложенных идей сыграли данные о свойствах липидных цепей, первоначально полученные именно теоретически, методом компьютерного эксперимента. Эти данные позволяют достигнуть определенного понимания взаимосвязей «структура – свойства – функции» для широкого класса жирнокислотных цепей.

*Работа поддержана РФФИ (проект 10-03-00201а), программой Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-3731.2010.4 и Swedish Institute Visby programme 00961/2008, 00675/2009.*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Рабинович А.Л. Температурная зависимость конформационных свойств олигомерных цепей природных липидов: компьютерное моделирование // Биофизика. 2008. Т. 53. Вып. 3. С. 426–433.
2. Рабинович А.Л. Цепные молекулы как компоненты мембранных систем: компьютерное моделирование // Методы компьютерного моделирования для исследования полимеров и биополимеров. Отв. ред. В.А. Иванов, А.Л. Рабинович, А.Р. Хохлов. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». 2009. С. 409–454.
3. Рабинович А.Л., Иванов В.А. Обзор методов компьютерного моделирования молекулярных систем: метод Монте-Карло // Методы компьютерного моделирования для исследования полимеров и биополимеров. Отв. ред. В.А. Иванов, А.Л. Рабинович, А.Р. Хохлов. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». 2009. С. 63–119.
4. Lyubartsev A.P., Rabinovich A.L. Recent development in computer simulations of lipid bilayers // Soft Matter. 2011. Vol.7. № 1. P. 25–39.



## REACTIONS OF GINKGO BILOBA L. SEEDLINGS ON WATER SCARCITY

*Raček M., Lichtnerová H., Dragúňová M.*

Department of Green's Biotechnics, Faculty of Horticulture and Landscape Engineering, Slovak University of Agriculture in Nitra, tel.: +421376415433, E-mail: marcel.racek@uniag.sk

**Abstract.** The goal of the experiments was to define chosen reactions of *Ginkgo biloba* L. seedlings to differentiated irrigation regime. Seedlings growing in one litre plastic containers were used in experiments. Two experimental variants were established. The saturation of substratum of the control variant was 70 %. The saturation of substratum of stressed seedlings was 40 %. We found out that *Ginkgo biloba* L. seedlings responded to water scarcity by decrease of chlorophyll content in the leaves, decrease of specific leaf area and increase of dry mass of leaves. Remarkable results were obtained after root characters analyses. The amount of roots of stressed seedlings was for one third reduced.

**Introduction.** Global climatic change causes modifications of plant living conditions. Reduction in the quality and stability of the environment is caused, because many species are not viable in drought conditions. The indicators of adaptability to water scarcity may be due to various professional look problematic to define. From an ecological point of view is the subject of adaptability the ability to populate the extreme sites. Botany perceives morphological differences and phenotypic expression, resulting in the emergence of new taxonomic units. There are several indicators from a physiological point of view. As stated Filová et al [1] large numbers of secondary metabolites in plants are result of plants response to biotic or abiotic stress. According to Jureková et al. [4] is in particular an adaptation mechanism the process of osmotic adjustment which is characterized by the presence of osmotically active substances, amino acids and simple sugars. This osmotically active substances change concentration of cell solutions and act osmotically in favor of cells. Due to exposure of osmoprotectants plant cells are able to provide its functions. According to Olšovská et al [8] the ability to control the flow of water in the cells and tissues have some proteins which are synthesised in plants under conditions of dehydration. Their presence may indicate a positive response of the plant to water stress. Another plant responses to water scarcity is the change of size and arrangement of stomata. According to Larcher [5] the smaller and more densely arranged stomata react more sensitively. The result of reaction like this is more precise control of transpiration. Water scarcity may also lead to reduction of leaf area. That reaction can caused creation of a thicker layer of mesophyll with more chlorophyll per unit of the leaf area [9]. Expected benefit for the plant is offset of photosynthetic activity compared with photosynthetic activity in optimal conditions. On the other hand according to Slováková and Mistrik [10] may strong water deficit to cause the degradation of chloroplast membranes and chlorophyll. Such reaction causes inhibition of photosynthesis. The leaves of more sensitive species used to be loss and damaged. Vitality and aesthetic value of these plants are remarkable reduced. These reactions are particularly specific for certain groups of perennials [2, 3]. Unlike leaves which prevent the growth in conditions of gradual drying of the soil substratum roots used to elongate. Due to transport of assimilates to the root system there are formed so-called compensatory roots. Their task is to penetrate into the deeper layers of soil substratum in order to get enough water [7]. Changes of the root system, thicker cuticle, more stomata, the reduction of leaf area and chlorophyll content in leaves, may be in certain circumstances regarded as indicators of plant responses to water scarcity. Plants ability to adapt decides of their existence and possible application. The subject of research became *Ginkgo biloba* L. one of the phylogenetically oldest species, which originates from Southeast Asia. Its natural habitat is the Sichuan province in China. Since 1730 is growing in Europe [11]. The public knows him primarily as part of various pharmaceutical products. It is characterized by slower growth and is relatively resistant to the pollutants and de-icing salts. *Ginkgo biloba* L. is generally considered one of the most adaptable species in our climatic conditions [11]. The goal of the experiments was to define chosen reactions of *Ginkgo biloba* L. seedlings in conditions of differentiated irrigation regime.

**Material and Methods.** Plant material was produced from seeds from parent plants growing in the park of Topoľčianky. It were one-year old seedlings grown in plastic one-liter containers in a substrate TS 3 Standard (pH 5,5 to 6,0 + fertilizer 1 kg / m<sup>3</sup>) enriched by clay fraction (0–25 mm / m clay 20 kg /

m<sup>3</sup>). At the beginning of June in the phenological stage of rapid shoot growth different irrigation regimes were induced. The level of soil substratum saturation was 40 % for stressed plants and 70 % for controlled plants. Substratum was irrigated three times a week. Differentiated irrigation regime was maintained for eighty five days. There were measured development of dry mass of leaves ( %) and specific leaf area of turgescient leaves SLAt (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>) in experiments, which were calculated by Larcher [6]. The sampling was made six times per growing season. The first collection took place immediately after the induction of differentiated irrigation regime. The last sampling took place at the beginning of September after eighty five days of differentiated irrigation regime. Ten seedlings were analysed (five for each variant) per one analysis. Initial analysis was common for both variants. Development of chlorophyll in the leaves was measured too. It was measured for all growing season at twenty plants (ten for each variant – saturation of the soil substratum 40 % for stressed plants and 70 % for controlled plant). Three the same leaves were measured twice per each plant in one data collection. The amount of chlorophyll was measured by chlorophyll meter Opti-Science. Unit measured was chlorophyll content index (CCI). At the end of growing season was analysed water content of the stem, water content of the roots and volume of the roots. There were analysed relationships between reactions of the seedlings in stress and control variants.

**Results and Discussion.** The results obtained suggest that *Ginkgo biloba* L. seedlings exposed to water scarcity reacted by different ontogenetic evolution of the chlorophyll content in the leaves. Chlorophyll content in leaves of stressed plants decreased rapidly after exposure to differentiated irrigation regime (Fig. 1). Decrease stopped after one month and the curve of chlorophyll showed similar continuance as chlorophyll content in control. Decrease in chlorophyll content in leaves could be caused by limited nutrition which was induced by water scarcity in the soil substratum.

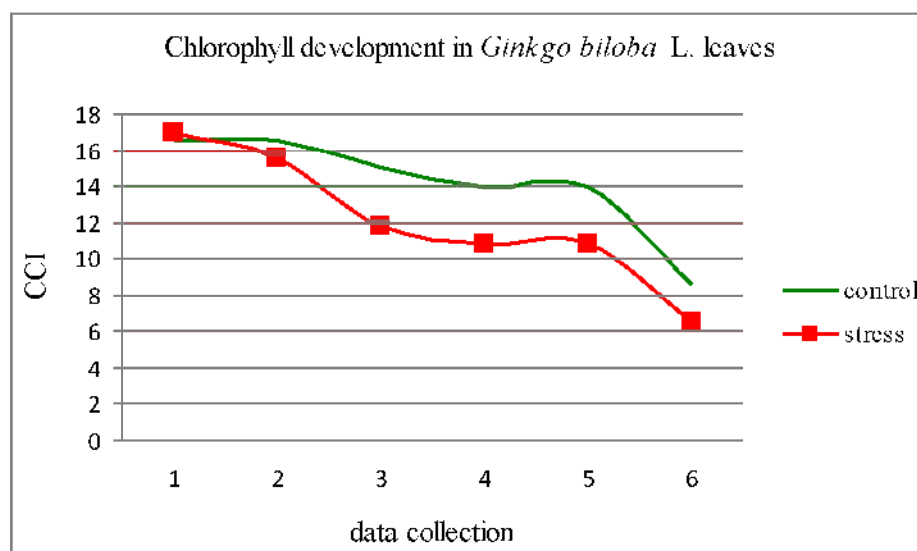


Figure 1. The curves of the chlorophyll content in the leaves of stressed and controlled *Ginkgo biloba* L. seedlings under different irrigation regimes expressed in CCI.

The analyses showed, that water scarcity increased dry mass of *Ginkgo biloba* L. leaves (Fig. 2) and caused differences in specific leaf area of turgescient leaves (SLAt) of stressed and controlled seedlings (Fig. 3). SLAt of *Ginkgo biloba* L. stressed seedlings increased in average for 2,7 mg.cm<sup>-2</sup>. tion of SLAt indicates the response to water scarcity, which could be creation of thicker leaves. Similar reactions recorded Paganová et al [9] on seedlings of *Pyrus pyrastrer* L.

At the end of growing season was analysed water content of the stem, water content of the roots and volume of the roots. As is shown in the Table the most differences influenced by water scarcity were measured on growth character of the roots. The major changes were measured in the amount of *Ginkgo biloba* L. roots.

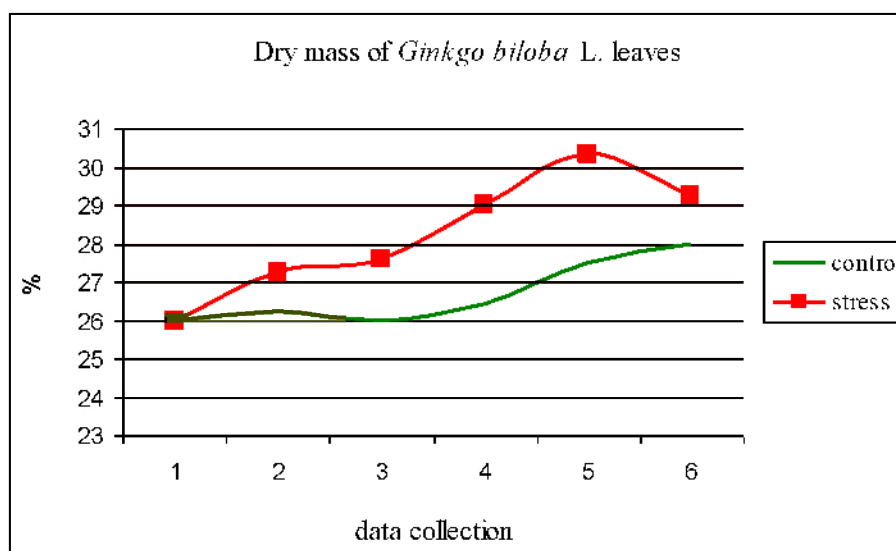


Figure 2. Increase of dry mass of *Ginkgo biloba* L. leaves under differentiated irrigation regime.

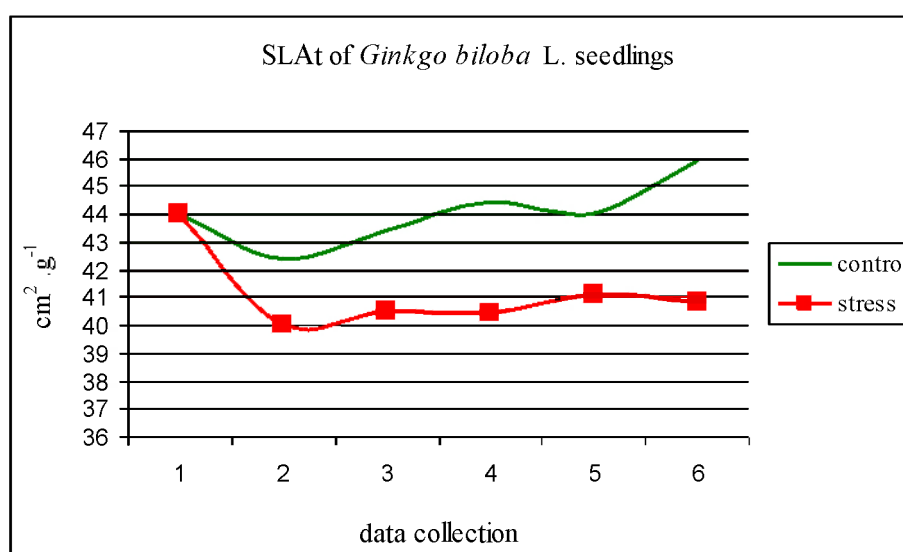


Figure 3. Development of SLA of *Ginkgo biloba* L. seedlings under differentiated irrigation regime.

Table. Physiological reactions of *Ginkgo biloba* L. seedlings influenced by water scarcity

	Stem		Roots		
	Dry mass, %	Water content, %	Dry mass, %	Water content, %	Amount, cm³
Control	43,2	56,8	23,2	76,8	15,25
Stress	43,8	56,2	26,3	73,7	10,5

**Conclusion.** *Ginkgo biloba* L. seedlings responded to water scarcity by decrease of chlorophyll content in the leaves, decrease of specific leaf area and increase of dry mass of leaves. Decrease of specific leaf area of turgescent leaves could indicate creation of thicker leaves as the respond to water scarcity. That assumption is necessary to confirm by another experiments. Remarkable results were obtained after root characters analyses. The amount of roots of stressed seedlings was for one third reduced.

**Acknowledgements.** Research was realised with the financial support of the grant project VEGA 1/0426/09 «Plant adaptability and vitality as criteria of their utilization in urban environment and in the landscape».

## LITERATURE

1. *Filová, A., Rovná, K., Skrzypek, E.* Faktory ovlivňující kvalitu a distribuci taxolu v explantátových kulturách tisů (*Taxus spp.*) // In: Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007. Praha: VURV, 2007. P. 492–497. ISBN 978-80-87011-00-3
2. *Hillová, D.* Adaptabilita bylinnej vegetácie k suchu a aridizácii a jej využitie v sadovníckej tvorbe // In: Trendy udržateľného rozvoja krajiny. Zborník z vedeckej konferencie s medzinárodnou účasťou. Nitra, 2002. P. 16–18. ISBN 80-7137-999-9
3. *Hillová, D.* Overovanie suchovzdorných trvaliek v meniacich sa podmienkach globálneho otepľovania na rôznych typoch konštrukčných systémov // In: Biotechnology 2006. České Budějovice: Scientific Pedagogical Publishing. P. 940–943. ISBN 8085645-53-X
4. *Jureková, Z.*
5. *Larcher, W.* Fyziologická ekologie rastlin. Praha: Academia, 1988. 361 p. ISBN 80-200-0586-2
6. *Larcher, W.* Physiological Plant Ecology. Berlin: Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 2003. 488 p. ISBN 3-540-43516-6
7. *Masarovičová, E., Repčák, M., Erdelský, K., Gašparíková, O., Ješko, T., Mistrík, I.* Fyziológia rastlín. Bratislava: UK, 2002. 303 p. ISBN 80-223-1615-6
8. *Olšovská, K., Brestič, M., Živčák, M., Kmeť, J.* Fyziológia a ekofyziológia rastlín: systematický výkladový slovník. Nitra: SPU, 2008. 160 p. ISBN 978-80-552-0089-7
9. *Paganová, V., Lichtnerová, H., Dragúňová, M.* Vodným stresom indukované fyziologické reakcie semenáčikov hrušky planej (*Pyrus pyraeaster* L. Burgsd.) // In: Biotechnology. Scientific Pedagogical Publishing: 2008. P. 119–122. ISBN 80-85645-58-0
10. *Slováková, E., Mistrík, I.* Fyziologické procesy rastlín v podmienkach stresu. Bratislava: UK, 2007. 238 p. ISBN 978-80-223-2322-2
11. URL 1 [http://ohiolinc.osu.edu/sc157/sc157\\_13.html](http://ohiolinc.osu.edu/sc157/sc157_13.html). URL 2 <http://rsbweb.nih.gov/ij/>

## DYNAMICS OF FREE AMINO ACIDS IN MALE CATKINS OF CURLY BIRCH

*Repin A.V.*

Forest Research Institute of Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, E-mail: andyrepin@gmail.com

Abstract. Free amino acids composition and content in *Betula sp.* male generative organs were studied. 23 amino acids were detected. They were presented in all trees. The amino acid composition in birch catkins was found to change during their development. Citrulline was the main free amino acid transported in the xylem to stem, leaves and catkins. Citrulline plays an important role in nitrogen translocation. Proline prevails in male catkins after dormancy in spring. The newly formed male catkins accumulate arginine during the summer.

## ДИНАМИКА СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ МУЖСКИХ СОЦВЕТИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ

*Репин А.В.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН,  
Петрозаводск, 185910, ул. Пушkinsкая, 11, E-mail: andyrepin@gmail.com

Карельская береза *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, известная также как curly birch, является одной из ценных древесных пород Карелии. Ее древесина отличается от обычной березы более высокой плотностью и декоративностью и, по всей вероятности, является результатом аномального развития. Не вызывает сомнения, что узорчатая текстура древесины карельской березы обусловлена генетически и передается по наследству. Основными структурными звеньями, из которых строятся молекулы белков и нуклеиновых кислот, являются аминокислоты. Они являются также предшественниками многих других азотистых соединений и активно участвуют в обмене веществ, влияя тем самым на рост и развитие тканей и органов растений.

В последние десятилетия усилился интерес к сравнительному изучению метаболизма растений, характеризующихся нормальным и аномальным развитием. Основное внимание при этом уде-

ляется биохимическим показателям вегетативной сферы. Лишь немногочисленные работы посвящены изучению генеративных органов растений. Вследствие этого, основной целью нашей работы явилось изучение состава и динамики содержания свободных аминокислот мужских соцветий карельской березы по мере их роста и развития.

Объектами изучения служили 20–30-летние деревья карельской березы *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hamet-Ahti, произрастающие на экспериментальных участках Института леса Карельского НЦ РАН (Агробиологическая станция Института биологии КарНЦ РАН). Сбор мужских соцветий проводили в разные фазы их развития: от начала формирования (июнь) до полного созревания и высыпания пыльцы (май следующего календарного года). Подготовка образцов к анализу аминокислот проводили по методике, предложенной Г.Л. Калинкиной [3] с модификациями. К навеске измельченного растительного материала (50–150 мг воздушно сухой массы) добавляли 30 мл горячей дистиллированной воды и выдерживали в водяной бане в течение 10–15 мин. Экстракт отделяли от растительного материала и упаривали при 70°C. Перед введением в анализатор экстракт растворяли в цитрат-литиевом буфере (рН 2,2). Дозировка на хроматографическую колонку проводилась в количестве 100 мкл. Определение свободных аминокислот проводили на аминокислотном анализаторе «ААА-339» (Чехословакия). Содержание аминокислот в исследуемом материале рассчитывали, исходя из соотношений площадей пиков стандартных калибровочных растворов аминокислот и испытуемых образцов.

Исследования показали, что в мужских соцветиях карельской березы содержится более 20 свободных аминокислот: аспарагиновая кислота, гидроксипролин, треонин, серин, аспарагин, глутаминовая кислота, глутамин, пролин, глицин, аланин, цитруллин, валин, цистеин, метионин, изолейцин, лейцин, тирозин, фенилаланин,  $\gamma$ -аминомасляная кислота, орнитин, лизин, гистидин и аргинин.

Изучение динамики свободных аминокислот, содержащихся в мужских соцветиях карельской березы, выявило наличие двухвершинной кривой. Первая вершина максимального накопления аминокислот наблюдалась в начальный период (июнь) формирования мужской генеративной сферы (рис. 1). Затем, по мере роста и развития пыльцы в процессе синтеза белков происходило расходование аминокислот, в результате их содержание снижалось, достигая минимума к началу периода глубокого покоя (ноябрь), и сохранялось на этом уровне до окончания периода вынужденного покоя. Зимний период характеризовался значительным сокращением содержания всех свободных аминокислот, поскольку основная их часть концентрировалась в запасных белках.

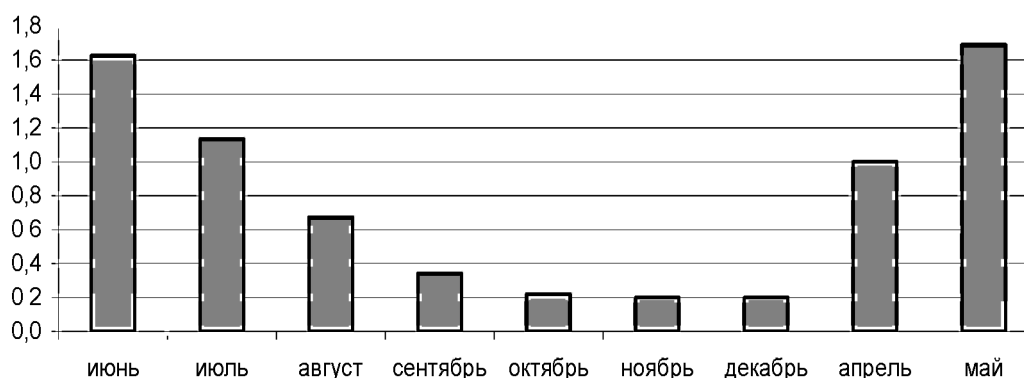


Рисунок 1. Динамика свободных аминокислот в мужских сережках карельской березы в течение года на примере треонина.

По вертикали: концентрация в нм/мг; по горизонтали сроки отбора образца

Пыльца по мере созревания в весенний период являлась активным акцептором, и доля свободных аминокислот в мужских соцветиях вновь постепенно повышалась (рис. 2), что соответствовало второму равноценному максимуму в динамике аминокислот. В период «пыления» растения березы «сбрасывали» богатую аминокислотами пыльцу и после освобождения пыльников (вторая декада мая) содержание свободных аминокислот в соцветиях резко падало.

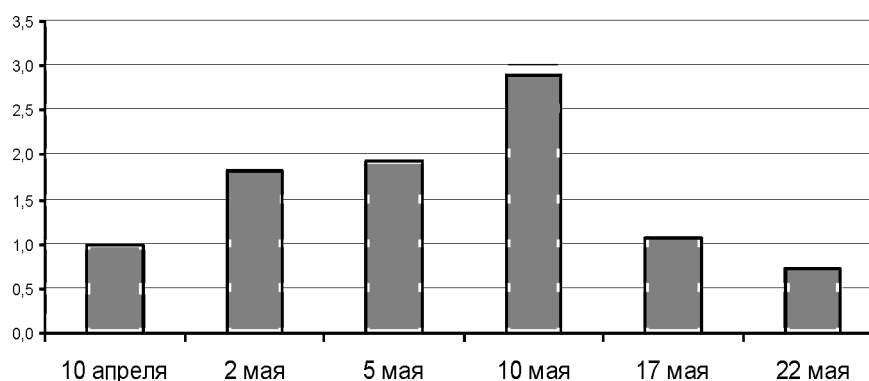


Рисунок 2. Динамика свободных аминокислот в мужских сережках карельской березы конец апреля – май на примере треонина.

По вертикали: концентрация в нм/мг; по горизонтали сроки отбора образца

Другая картина наблюдалась в динамике содержания аргинина (рис. 3). На начальных этапах формирования мужских соцветий (июнь) его накопление происходило более медленно по сравнению с другими аминокислотами. Резкое увеличение доли аргинина (более чем в четыре раза) выявлено в период активной ассимиляционной деятельности фотосинтетического аппарата. Подобная тенденция увеличения концентрации к середине июля отмечалась также для цитруллина, но его концентрация возрастала не столь значительно (не более чем в два раза) по сравнению с июнем. В дальнейшем, к осени, концентрация аргинина в мужских соцветиях постепенно убывала, достигая наиболее низких величин в зимний период. В период весеннего развития по мере созревания пыльцы вследствие распада запасных белков наблюдался второй максимум в увеличении концентрации аргинина (рис. 4), но он значительно уступал по уровню, отмеченному в период активной вегетации растений.

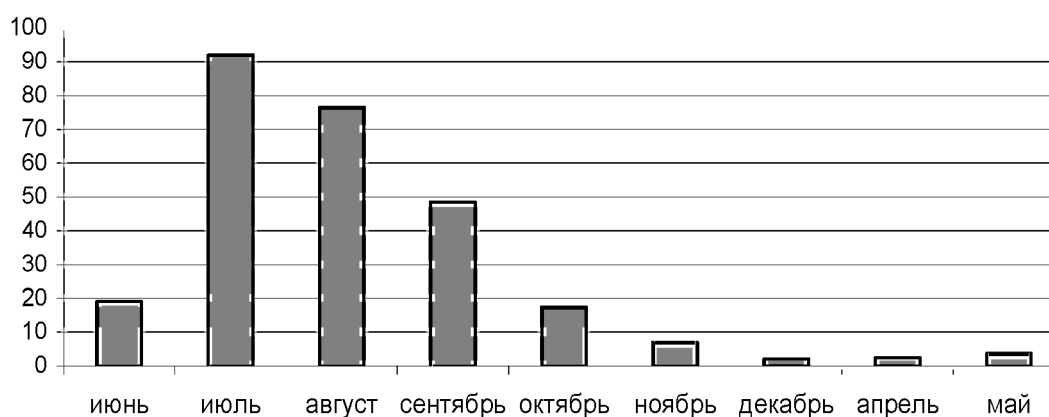


Рисунок 3. Динамика аргинина в мужских сережках карельской березы в течение года.

По вертикали: концентрация в нм/мг; по горизонтали сроки отбора образца.

Следует отметить исключительное накопление пролина в мужских соцветиях ранней весной в период сокодвижения березы. Так, на этом этапе развития его доля составляла почти 30 % (рис. 5), а вместе с глутамином и аргинином достигала 50 % от суммарного содержания изученных аминокислот. Как отмечалось нами ранее [10], цитруллин является одним из основных органических азотсодержащих компонентов ксилемного сока березы, который через орнитинный цикл превращается в аргинин, и наблюдаемая высокая концентрация аргинина обусловлена наибольшей потребностью этой аминокислоты в синтезе запасных белков. Этот резерв аргинина, вероятно, реализуется ранней весной для синтеза пролина.

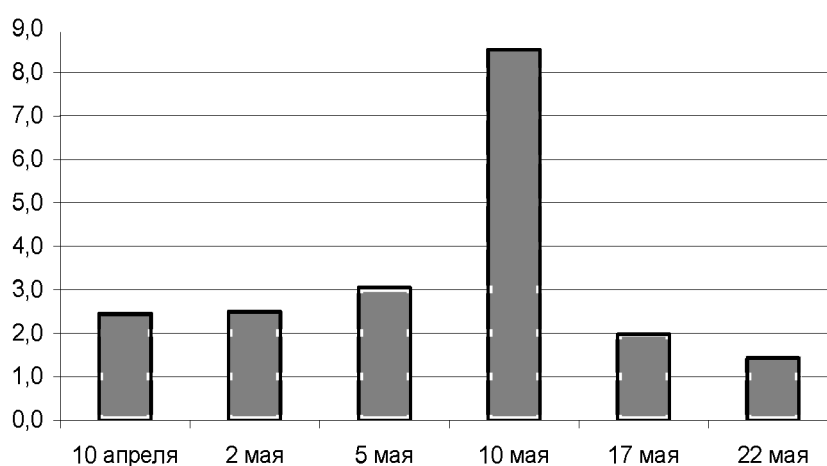


Рисунок 4. Динамика аргинина в мужских сережках карельской березы в течение мая.

По вертикали: концентрация в нм/мг; по горизонтали сроки отбора образца

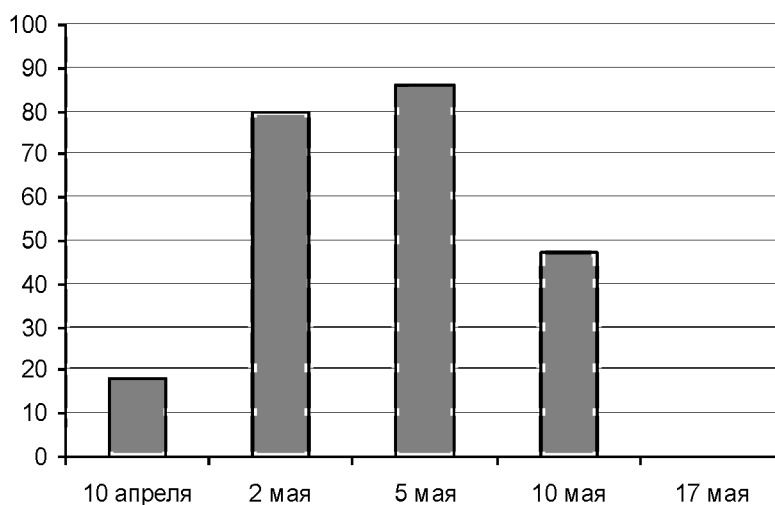


Рисунок 5. Динамика пролина в мужских сережках карельской березы в течение конец апреля – начало мая.

По вертикали концентрация в н/м/мг; по горизонтали сроки отбора образца.

Высокое содержание свободного пролина отдельные авторы обнаруживали при изучении пыльцы березы [11], а другие – пыльцы хвойных растений, например, лиственницы (8–10 %), сосны (30 %), кедра (56 %) [4]. Кроме того, при сравнительном изучении мужской стерильности у различных видов растений отмечены изменения в соотношении отдельных аминокислот в аминокислотном пуле, поскольку количественный и качественный состав аминокислот обусловлены механизмами цитоплазматической регуляции и спецификой метаболизма растения. Исключительно высокое содержание пролина в тканях гаметофита обуславливает определенную физиологическую «нагрузку», которую он выполняет в процессах формирования пыльцы. Проллин пыльцы, по мнению Е.А. Бритикова [1], вовлекается в самые ранние фундаментальные реакции гаметогенеза, а его дефицит в пыльниках может иметь прямое отношение к abortивности пыльцы. Массовое накопление свободного пролина начинается после завершения мейоза, а в фазе тетрад он был обнаружен в заметных количествах. У нормально развивающихся растений накопление свободного пролина происходит после редукционного деления и осуществляется за счет притока пролина из вегетативных органов, которое впоследствии, вероятно, расходуется на построение пыльцевой трубки [1].

По данным других исследователей, содержание пролина начинает снижаться на стадии мейоза и становится прогрессивным к периоду интерфазы микроспор, когда уже наблюдается дегенерация пыльцевого зерна. Дефицит пролина может быть следствием некоторых дефектов в мейозе или в предшествующей стадии микроспорогенеза [12]. Параллельное накопление глутаминовой кислоты в стерильных пыльниках свидетельствует о торможении процессов превращения последней в пролин, предшественником которого она является. Относительно высокое содержание аспарагина в пыльниках растений с мужской стерильностью также обусловлено, по всей вероятности, метаболическими отклонениями [8]. Следовательно, высокая концентрация пролина в пыльце является физиологической нормой, но не исключено также и влияние стрессовых факторов. Аргинин,  $\gamma$ -аминомасляная кислота и глутамин (глутаминовая кислота), метаболизм которых связан с пролином, по мнению Н.Е. Судачковой [6], также выполняют важную роль в весеннем повышении концентрации свободных аминокислот.

Подобный рост концентрации пролина зафиксирован многими исследователями перед началом активного роста почек березы [9, 2] и сосны [2], что совпадает по фенофазе с созреванием пыльцы, формирующейся в мужских сережках. По мнению Н.Е. Судачковой [7], накопление пролина в распускающихся почках сосны (до 50 % от суммы аминокислот), наблюдаемое перед началом активного роста побегов, связано с недостаточной оводненностью тканей вследствие продолжительного действия низких температур в зоне корневой системы в весенний период. Содержание свободного пролина в растениях, произрастающих в условиях, оптимально обеспеченных влагой, обычно незначительно. Высокая осмотическая активность и слабый ингибирующий эффект высоких концентраций пролина позволяют ему выполнять регуляторную роль в распределении влаги в условиях ее дефицита. Не исключено, что подобное явление при весеннем сокодвижении может наблюдаться и у березы.

Таким образом, изучение динамики содержания свободных аминокислот показало, что по мере развития мужских сережек у карельской березы изменения в концентрации свободных аминокислот носят двухвершинный характер с максимальными значениями в начальный период формирования соцветий и в фазу полного созревания пыльцы. В весенний период в мужских соцветиях отмечено накопление пролина.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бритиков Е.А. Биологическая роль пролина. М., «Наука», 1975. 87 с.
2. Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L.M.. «Наука», 2005. 266 с.
3. Калинкина Л.Г., Назаренко Л.В., Гордеева Е.Е. Модифицированный метод выделения свободных аминокислот для определения на аминокислотном анализаторе // Физиол. раст. 1990. Т. 37. № 3. С. 617–621
4. Надеждин В.В., Аларкон П.Л., Митрофанова Т.К., Толкачев О.П. Исследование химического состава пыльцы лиственниц // Лесоведение. 1983. № 4. С. 71–73.
5. Новицкая Ю.Е., Чикина И.Ф. Азотный обмен у сосны на Севере. Л., «Наука», 1980. 166 с.
6. Судачкова И.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск. «Наука», 1977. 231 с.
7. Судачкова И.Е., Гирс Г.И., Прокушкин С.Г. Физиология сосны обыкновенной. Новосибирск. «Наука», Сиб. отд-ние, 1990. 248 с.
8. Федин М.А., Кузнецова Т.А. Гамстоциды и их применение в селекции. М., 1977.
9. Чернобровкина Н.П., Иванова Р.П. Исследование аминокислотного состава семян и почек березы карельской в осенне–зимне–весенний период // Лесоведение. 1978. № 4.
10. Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Ильинова М.К., Канючкова Г.К., Репин А.В., Веселкова Л.Л. Аминокислотный, жирнокислотный и углеводный состав сока некоторых видов рода *Betula* // Растительные ресурсы. 2006. Т. 42. Вып. 2. С. 69–77.
11. Krizo Milan, Liska Ivo. Aminokyseliny v peli vybranych druhov lesnych drevin // Biologia (CSSR). 1987. Vol. 42. № 5. P. 431–438.
12. Rai R. K., Stoskopf N.C. Amino acid comparisons in male sterile wheat derived from *Triticum timopheevi* Zhuk. cytoplasm and its fertile counterpart // Theoret. Appl. Genetics. 1974. Vol. 44. № 3. P. 124–127.



**COMPARATIVE ECOLOGICAL WOOD ANATOMY OF AFRICAN MAHOGANY *Khaya* *IVORENSIS* WITH SPECIAL REFERENCE TO DAMAGE CAUSED BY *HYPSSIPYLA ROBUSTA* SHOOTBORER**

*Rinne E., Hakkarainen J. A., Rikkinen J.*

Department of Biosciences, University of Helsinki, PO Box 65, FI-00014 University of Helsinki, Finland.  
E-mail: erinne@mappi.helsinki.fi

**Abstract.** This study focuses on the wood anatomy of 60 *Khaya ivorensis* A. Chev. (Meliaceae) trees from natural forests in three forest zones of southern Ghana. The arrangement, grouping, density and diameter of vessel elements in stem wood were measured and theoretical hydraulic conductivities were calculated for each site. Also anatomical characteristics of thin branches damaged by mahogany shootborer (*Hypsipyla robusta* Moore) were studied with special reference to effects on vessel element diameter, vessel density and hydraulic conductivity. Our study revealed that there were significant differences in vessel element diameters and hydraulic conductivities between the sites, and that the water conduction efficiency of *K. ivorensis* wood increased with increasing annual precipitation. In shootborer damaged branches mean vessel element diameters were consistently smaller and mean theoretical hydraulic conductivities lower than in undamaged branches. This suggests that *Hypsipyla* damage can have a negative effect on the growth rates of mature African mahogany trees in natural forests.

**Introduction.** *Khaya ivorensis* A. Chev. is distributed throughout the moist lowlands of tropical West Africa. The species has a wide habitat tolerance, but it favors the banks of rivers and streams. The wood is highly valued especially for furniture, cabinet work and light flooring [10]. The species has become commercially extinct in large parts of its original range. Attempts to establish plantations to answer the increasing demand have often failed due to extensive damage by the mahogany shootborer *Hypsipyla robusta* Moore (Lepidoptera, Pyralidae), which is generally regarded one of the most serious insect pests in tropical forestry.

The larval stage of the mahogany shootborer tunnels into the primary stem and branches of the tree, feeding on the pith [4]. The most serious damage results from the tunneling of developing apical shoots. Injuries of the apical meristem almost invariably lead to the death of the terminal shoot and subsequent production of laterals, eventually resulting in continuously branched and crooked tree of diminished commercial value. Damage of the primary meristem also influences wood formation in the cambium [7]. Consequently, growth rate is reduced and death may result from repeated heavy attacks.

Many secondary metabolites are known to function as barriers against insects and numerous woody plants produce and store resins or gums in canals in the stem cortex, in the leaves and xylem [3]. Resin ducts and bands of vessels filled up with resin-like substances are also present in *Khaya ivorensis* [5].

There is wide empirical evidence that the secondary xylem of woody plants responds to site conditions, particularly to water availability [2, 9]. However, practically no research has focused on the comparative wood anatomy of *Khaya ivorensis* trees growing under different macroclimatic conditions. Previous studies regarding the relationship of *K. ivorensis* and *Hypsipyla* spp. have mainly focused on silvicultural [8, 4] and entomological [1] questions. Conversely, there is practically no data on the incidence of *Hypsipyla* damage in natural mahogany populations in different parts of the Tropics. Likewise, the effects of *Hypsipyla* damage on the growth of mature *K. ivorensis* trees are poorly known. The present study provides some preliminary results from our ongoing research into these potentially important fields.

**Materials and methods.** A total of 60 *Khaya ivorensis* trees from natural forests were sampled from the three field sites in Ghana, West Africa (20 trees for each forest). The field sites were located in the Wet Evergreen Forest Zone (Benso, 05°09' N, 001°3' W), the Humid Subtype of Moist Semideciduous Forest Zone (Amantia, 06°14' N, 001°11' W) and the Moist Semideciduous Forest Zone (Bobiri (06°41' N, 001°20' W).

Stem wood specimens were collected from the sampled trees at breast height and a total of 300 branch wood specimens, one specimen from a thick branch (diam. 20–50 mm) and four specimens from smaller branches (diam. 5–19 mm) were collected from the canopy. For microscopic analysis, transverse, radial and tangential sections (20–25 µm) were made from each stem/ branch wood sample using a freezing microtome (Leica, Model CM3050S, Leica Microsystems, Nussloch, Germany). The microsections were stained with 0,5 % safranin (in 50 % EtOH) and 1 % Astrablau (aq.), dehydrated through a rising alcohol series and mounted in Canada Balsam.

The microsections were photographed with a Leica DFC490 digital camera attached to a Leica DMLB microscope and the IM50 Image Manager V1.20 program (Leica Microsystems, Nussloch, Germany). Vessel characteristics were determined from the last growth layer of transverse microsections of *Khaya ivorensis* wood. After calibrating the size of the photomicrographs, the quantitative characteristics were determined using the Image Analyzer program (courtesy of Dr. Martti Peramaki, University of Helsinki). This program has been developed for the estimation of surface areas from digital images. The theoretical hydraulic conductivity of the studied specimens was calculated according to the equation derived from the Hagen-Poiseuille law for ideal capillaries:

$$K_{h \text{ theoretical}} = \frac{\pi \rho}{128 \eta A_{\text{image}}} \sum_{i=1}^n d_i^4$$

where  $K_{h \text{ theoretical}}$  is the theoretical hydraulic conductivity ( $\text{kg m}^{-1} \text{Mpa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ),  $A_{\text{image}}$  is the image area in  $\text{mm}^2$ ,  $\rho$  is the density of water,  $\eta$  is the dynamic viscosity of water at  $25^\circ\text{C}$  in  $\text{Mpa s}^{-1}$  and  $d_i$  the diameters of vessels within the image area raised to the fourth power and summed over the number of vessels  $n$  present within the image area.

**Results. General wood anatomy of *Khaya ivorensis*.** The color of *Khaya ivorensis* heartwood varied from pale yellowish brown to deep reddish-brown. In some cases, dark reddish brown heartwood was easy to distinguish from pale yellowish brown sapwood. Hardness of the wood varied from soft to moderate hard. The wood was diffuse-porous (Fig. 1A) and when detectable, the growth rings were delineated by several rows of tangential flattened fibers and with poorly defined band of boundary (terminal) parenchyma (Fig. 1B). Vessels were circular or slightly oval in transverse sections. They occurred singly or in radial groups rounded by narrow sheaths of vasicentric axial parenchyma. Perforation plates were simple. In stem wood, vessel element diameter ranged from  $9 \mu\text{m}$  to  $282 \mu\text{m}$  and some vessels contained red or dark red-stained resin-like substances. Multiseriate rays occurred in two size classes with narrow rays being 2–4 cells and wider rays 5–8 cells wide. Rays were heterogenous with 1–3 upright cells at the top and bottom of the ray. Prismatic crystals were common in ray cells.

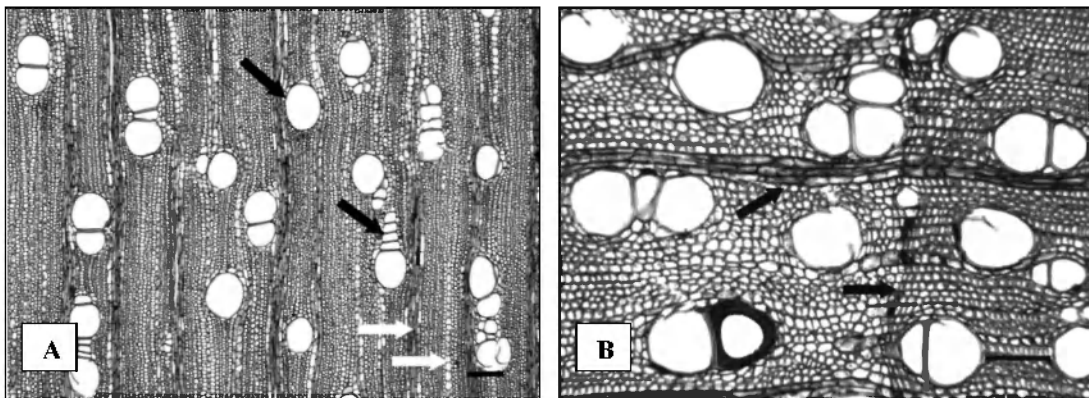


Figure 1. *Khaya ivorensis* wood anatomy .

A. Transverse section of secondary xylem in stem from wet evergreen forest (Benso). The vessels are solitary, in short radial groups or occasionally in radial rows of up to 11 vessels (black arrows). Rays appear as vertical lines (upper white arrow). Scale bar  $200 \mu\text{m}$ . B. Transverse section of branch wood from moist semideciduous forest (Amantia). Growth layer is delineated by boundary (terminal) parenchyma (right arrow). Ray cells appear as horizontal line (left arrow). One vessel in the lower part of the picture contains resin-like substance. Scale bar  $100 \mu\text{m}$ .

**Characteristics of damage caused by shootborer *Hypsipyla robusta*.** Shootborer damage was observed in 44 % of all *Khaya ivorensis* trees sampled. Damaged branches could be identified by deformations readily visible to the naked eye (Fig. 2A). In radial sections the larvae tunnels of *Hypsipyla* were seen as dark-brownish straight or curved lines. The tunnels were partly filled with solid, dark resin-like substances. The wounded secondary xylem was characterized by formations of traumatic parenchyma cells adjacent to the tunnels burrowed by *Hypsipyla* larvae (Fig. 2B).

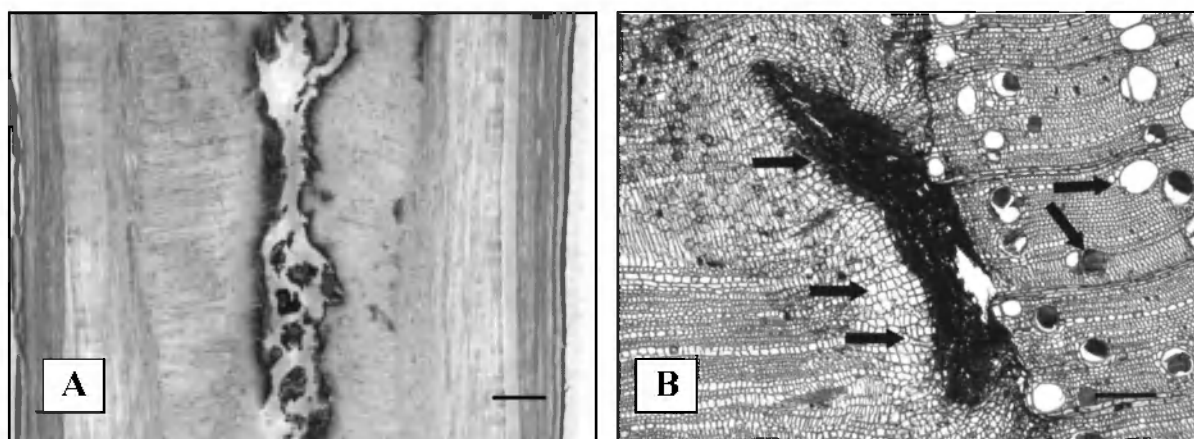


Figure 2. Larval tunnels of *Hypsipyla* in thin *Khaya ivorensis* branches.

A. Radial section of damaged branch from wet evergreen forest (Benso). The larval tunnels contain solid, dark brown resin-like substances. Scale bar 1 mm. – B. Transverse section of secondary xylem in damaged branch from moist semideciduous forest (Bobiri). The dark damaged area is surrounded by callus tissue (arrows on the left). Note the normal and resin-plugged vessels (arrows on the right). Scale bar 200  $\mu\text{m}$ .

Obstructed single vessels and vessel groups (Fig. 3A) as well as circular intercellular canals entirely plugged with resin-like substances (Fig. 3B) were detected in 83 % of the analyzed branch wood specimens injured by *Hypsipyla robusta*, however, most abundantly in the specimens collected from Benso and from Amantia. Circular intercellular resin canals of traumatic origin were found also in some stem woods.

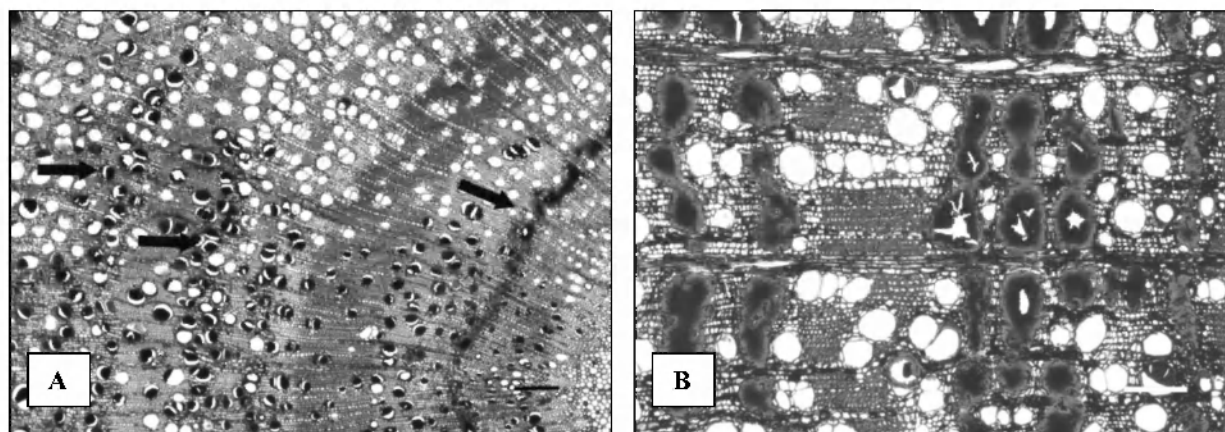


Figure 3. Intercellular canals plugged with resin in thin *Khaya ivorensis* branches.

A. Transverse section of damaged branch from wet evergreen forest (Benso). Note the high proportion of vessels filled with resin-like substances (arrows on the left) and a circular line of intercellular resin canals (arrow on the right). Scale bar 200  $\mu\text{m}$ . – B. Transverse section of secondary xylem in damaged branch from moist semideciduous forest (Bobiri). Bands of traumatic intercellular resin canals are evident as dark stained vertical lines. Scale bar 200  $\mu\text{m}$ .

**Vessel element diameter and theoretical hydraulic conductivity.** There were clear differences (one-way ANOVA,  $df = 2$ ,  $F = 6,20$ ,  $P = 0,004$ ,  $N = 57$ ) in mean vessel element diameters between the three forest zones (Fig. 4). The highest mean vessel diameter was measured in Benso (129,0  $\mu\text{m}$ ,  $SE = 4,41$ ) and the lowest in Bobiri (108,7  $\mu\text{m}$ ,  $SE = 4,09$ ). This difference was statistically significant (Tukey's multiple comparisons test,  $P = 0,003$ ). There were also clear differences (log transformed  $K_h$  theoretical) in theoretical hydraulic conductivities between the three sites (one-way ANOVA,  $df = 2$ ,  $F = 3,66$ ,  $P = 0,032$ ,  $N = 58$ ). The mean theoretical hydraulic conductivity  $K_h$  theoretical ( $\text{kg m}^{-1} \text{Mpa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) in Benso (107,31,  $SE = 17,39$ ) was much higher than in either Amantia (63,89,  $SE = 5,22$ ) or Bobiri (62,80,  $SE = 10,23$ ). The difference between Benso and Bobiri was statistically significant (Tukey's multiple comparisons test,  $P = 0,034$ ).

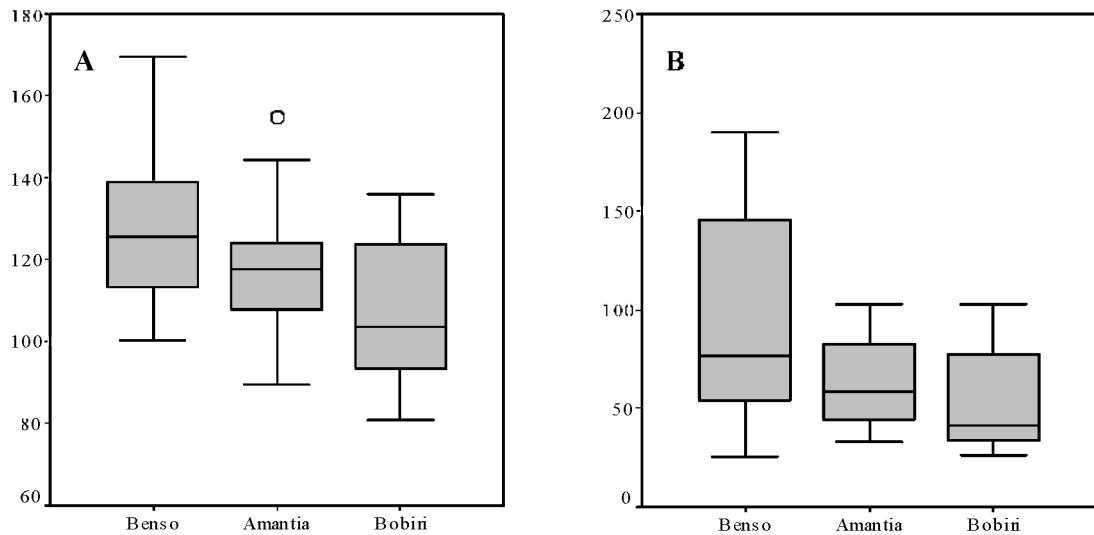


Figure 4. Variation in vessel element diameters and theoretical hydraulic conductivity in stem wood of *Khaya ivorensis* in three forest sites in Ghana.

A. Variation in vessel element diameters (µm). — B. Range of theoretical hydraulic conductivity  $K_h$  theoretical (kg m<sup>-1</sup> Mpa<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>), values computed from transverse sections of stem wood. Forest sites: Benso, Wet Evergreen Forest (20 stems measured); Amantia, Humid Subtype of Moist Semideciduous Forest (19 stems measured); Bobiri, Moist Semideciduous Forest (19 stems measured).

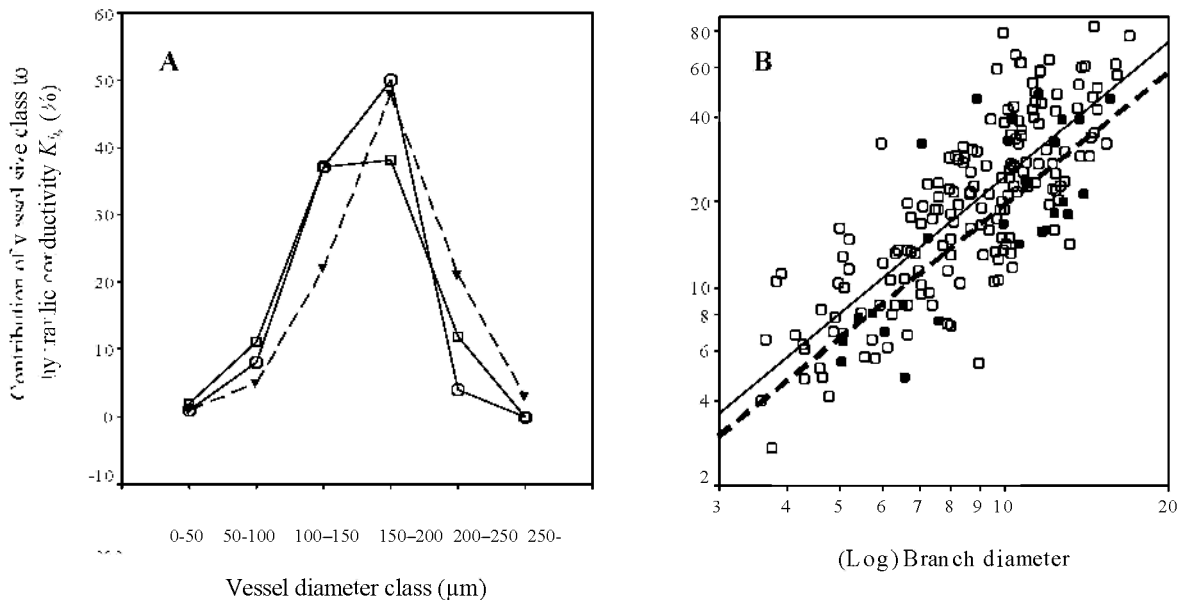


Figure 5. A. Contribution of different sized vessels to total hydraulic conductivity  $K_h$  (kg m<sup>-1</sup> Mpa<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>) of *Khaya ivorensis* trees sampled from the three forest sites in Ghana. ▼ Benso, Wet Evergreen Forest (29 stems measured). ○ Amantia, Humid Subtype of Moist Semideciduous Forest (19 stems measured). □ Bobiri, Moist Semideciduous Forest (19 stems measured). — B The relationship between log transformed mean theoretical hydraulic conductivities (kg m<sup>-1</sup> Mpa<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>) and branch diameters ( $r^2 = 0,60$ ,  $P < 0,001$ ,  $N = 203$ ) in healthy (open circles, thin solid line,  $r^2 = 0,63$ ,  $n = 176$ ) and *Hypsipyla* damaged (black dots, thick dotted line,  $r^2 = 0,57$ ,  $n = 27$ ) thin branches of *Khaya ivorensis* sampled from the three field sites in Ghana (Benso  $n = 92$ , Amantia  $n = 38$ , Bobiri,  $n = 73$ ).

Wide vessels contributed more to total theoretical hydraulic conductivity in Benso than in Amantia or Bobiri (Fig. 5). The relative contributions of wider vessels (diam. > 150 µm) to total conductivity were 72 %,

54 % and 50 % for Benso, Amantia and Bobiri, respectively. Concurrently, small vessels (diam. < 100  $\mu\text{m}$ ) contributed 13 % to overall theoretical conductivity in the Bobiri, 9 % in Amantia and only 6 % in Benso.

The relationship between log transformed branch diameters and the theoretical hydraulic conductivities of thin branches is shown in Fig 5B. In the developed regression models *Hypsipyla* damage ( $x_1$ ) branch diameter ( $x_2$ ) and forest type ( $x_3$ ) were used as predictors for the dependent variables. All the predictors  $x_1$ -  $x_3$  had a statistically significant ( $P < 0,05$ ) impact on theoretical hydraulic conductivity. The linear regression models were; vessel element diameter =  $17,85 - 7,94 x_1 + 3,25 x_2 - 0,45 x_3$ ; vessel density =  $190,10 + 26,39 x_1 - 9,63 x_2 - 3,39 x_3$  and hydraulic conductivity =  $-7,50 - 5,74 x_1 + 3,96 x_2 - 2,28 x_3$ . The regression models indicated that the tunnelling of *Hypsipyla* larvae in thin *Khaya ivorensis* branches was associated with a notable reduction in mean vessel element diameters, an clear increase (26,40 vessel elements per  $\text{mm}^2$ ) in mean vessel densities and a decrease (5,74  $\text{kg m}^{-1} \text{Mpa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) in theoretical hydraulic conductivities.

**Discussion and conclusions.** The results of our study support the general idea that the mean vessel element diameter and the efficiency of hydraulic conduction of trees increase with increasing moisture availability. Accordingly, *Khaya ivorensis* wood samples from the Wet Evergreen Forest Zone (Benso) tended to have larger vessels and higher hydraulic conductivities than comparable samples from the Moist Semideciduous Forest Zone (Amantia and Bobiri). Regarding the estimates of theoretical hydraulic conductivity, one should of course remember that the Hagen-Poiseuille equation applies for ideal capillaries. The calculations are also based on a simplification that vessels are endless parallel pipes, whereas in reality the water conduction system is a complex network of tracheary elements.

Our results suggest that even moderate *Hypsipyla* damage on canopy branches may have a negative effect on the growth rates of mature African mahogany trees in natural forests: the mean vessel element diameters were consistently smaller and mean theoretical hydraulic conductivities lower in *Hypsipyla* damaged branches. Additionally, in some cases, a notable proportion of vessels of the affected area were plugged with resin-like substances most presumably reducing the water conduction capacity of the vessels. The incidence of *Hypsipyla* damage was highest in the Wet Evergreen Forest site. Although these forests seem to provide near optimal conditions for the rapid growth of *Khaya ivorensis*, the high incidence of *Hypsipyla* damage may act to significantly reduce wood production.

Previous research has mainly studied *Hypsipyla* spp. damage patterns in young plantations. In the present study we found that *Hypsipyla* damage was common and often severe in the upper canopies of mature *Khaya ivorensis* trees in natural forests. This is in line with the early observations suggesting that *Hypsipyla* attacks continue throughout the mature life of African mahoganies [6].

Resin-like substances were detected in 83 % of thin branches with *Hypsipyla* damage. The high incidence of these substances and resin bands suggest that their formation was induced by the tunneling of *Hypsipyla* larva. These bands act as a protective layer [7], most probably preventing fungal invasion and the subsequent spread of damage deeper into the wood.

In summary, our results support the theory that xylem structure and function is optimized to balance the conflicting demands of xylem safety versus efficiency. They indicate that hydraulic conductivities of *Khaya ivorensis* trees significantly increase with increasing moisture availability. This phenomenon is probably linked to similar differences in rates of photosynthesis and/or dry matter production. However, this and many other interesting questions remain open for further research.

## LITERATURE

1. Atuahene, S.K.N., Souto, D. The rearing and biology of the mahogany shootborer *Hypsipyla robusta* Moore (Lepidoptera, Pyralidae) on artificial medium. *Insect Science and Application*. 1983. 4. P. 319–325.
2. Carlquist, S. Comparative wood anatomy. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 1988.
3. Metcalfe, C.R. and Chalk, L. Anatomy of the dicotyledons. Clarendon, Oxford, England. 1983.
4. Newton, A.C., Baker, P., Ramnarine, S., Mosen, J.F. and Leaky, R.R.B. The mahogany shootborer, prospects for control. *Forest Ecology and Management*. 1993. 57. P. 301–328.
5. Panshin, A.J. Comparative anatomy of woods of the Meliaceae family, Sub-family Swietenioideae // *American Journal of Botany*. 1933.20 (10). P. 638–668.
6. Roberts, H. A survey of the important shoot, stem, wood, flower and fruit boring insects of the Meliaceae in Nigeria // *Nigerian Forestry Information Bulletin (New Series)*. 1966. P. 15–38.

7. Shigo, A.L. Compartmentalization: A conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves // Annual Review of Phytopathology. 1984. 22. P. 189–214.
8. Wagner, M.R., Atuahene, S.K.N. and Cobbinah, J.R. Forest entomology in West tropical Africa: Forest Insects of Ghana. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 1991.
9. Willigen, C.V., Pammenter, N.W. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of Eucalyptus spp. at contrasting sites // Tree Physiology. 1997. 18. P. 595–600.
10. Wiselius, S.L., Khaya A. Juss. In: Sosef, M.S.M., Hong, L.T. & Prawirohatmodjo, S. (Editors): Plant Resources of South-East Asia No 5(3). Timber trees: Lesser known timbers. Backhuys Publishers, Leiden. 1998. P. 310–313.

## VARIATION IN THE DEVELOPMENTAL FEATURES OF THE SECRETORY SYSTEM OF *COPAIFERA LANGSDORFFII* SEEDLINGS UNDER DIFFERENT LIGHT CONDITIONS

Rodrigues T. M., Coneglian A. G., Crocomo dos Reis D., Rolim de Almeida L. F., Machado S. R.

São Paulo State University - UNESP, Institute of Bioscience of Botucatu - IBB, Department of Botany, PO Box 510, 18618-000, Botucatu, São Paulo State, Brazil. Phone number: + 55 14 3811 6265; E-mail: tatiano@ibb.unesp.br

*Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae) is a widespread tree species occurring in gallery forests, dry mesophytic forests and open and closed canopy savanna woodland [8]. The oil and oleoresin produced by this species is exhaustively exploited by cosmetic, pharmaceutical and other industries [4]. Some of the produced substances, mainly the terpenes, are the responsible for the resistance to microbial attack and protection against predators [5, 1].

The secretory system in *C. langsdorffii* is constituted by oil cavities and oleoresin canals showing a differential distribution in the stem: oil cavities are the most common secretory structure occurring in the cortex and oleoresin canals in the pith, in both seedlings and adult plants [7].

Feibert and Langenheim [2] reported that the oleoresin production in leaves of seedlings and young plants of *C. langsdorffii* differs in relation to the light intensity. So, seedlings under full light produce more resin comparing to those under shade conditions. However, despite of the evidences indicating that biotic and abiotic factors influence the resin production, experimental studies on developmental biology of the secretory system in *C. langsdorffii* are lacking.

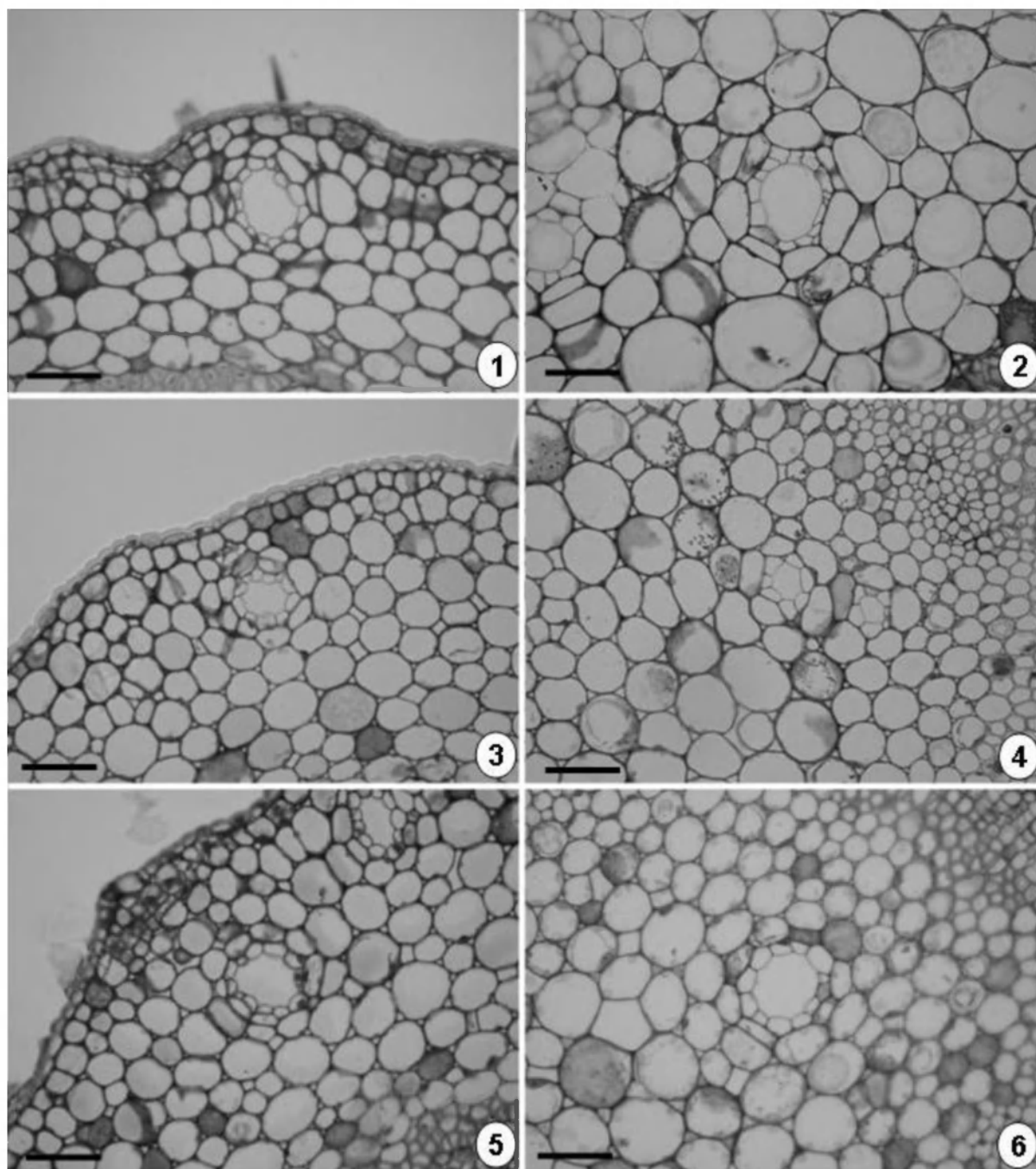
So, research in this area is of great importance to understand the structural and functional adjustment of the plants and to evaluate the light requirements for secretory system development. Here we test this idea employing seedlings of *C. langsdorffii* cultivated under three differential light conditions: 1) one group (n=10) of seedlings was maintained in climatic chamber at 25°C and photoperiod of 12 hours of full light (2500 lux), 2) one group (n=10) under 50 % of light (1250 lux), 3) one group (n=10) under 90 % of shade (250 lux). When the aerial axis of the seedlings reached 5 cm of height, samples of the medial region of epicotyl were collected and handled following usual techniques in plant anatomy. We quantified the canals and cavities and measured their lumen diameter from cross sections using Cell B Olympus software.

Our experimental studies showed that the density and the diameter of lumen of secretory cavities and canals change in seedlings of *C. langsdorffii* growing under different light conditions (Table; Figures 1–6). Secretory cavities and canals answered differently to growing conditions. Oil cavities are more numerous in the cortex of seedlings growing under 50 % of shade while the largest number of oleoresin medullar canals was detected in full light condition. Concerning the size of the secretory structures, the widest lumen were observed in the cortical cavities of seedlings under full light and 90 % of shade and in the medullar canals of seedlings under full light.

Table. Mean of cavity and canal number and lumen diameter in epicotyl of *C. langsdorffii* seedlings under different light conditions

Light intensity	Cavities of the cortex		Canals of the pith	
	Number of cavities	Diameter of lumen	Number of canals	Diameter of lumen
Full light	11,6	29,2	9,2	36,6
50 % shade	17,5	23,97	6,0	21,2
90 % shade	12,2	29,2	5,5	33,7

Our data showed clearly that the light influences positively the development of the oleoresin canals in epicotyl pith of *C. langsdorffii* seedlings. However, the 50 % of shade condition induces the increase in the number of oil cavities and the decrease of the lumen diameter of in epicotyl cortex. This allows us to infer that seedlings of *C. langsdorffii* would have more developed secretory system in cerrado, an opened tropical savanna ecosystem where light is not limiting. Consequently, these plants could present an improved defensive system against herbivores and pathogens when compared to plants developed in the understory of closed-canopy, tropical forest, where the light is limiting. In the literature, some studies showed that both irradiance and herbivory enhance the leaf resin yields in seedlings of *C. langsdorffii* [2].



Figures 1-6. Photomicrographies of *C. langsdorffii* epicotyl in cross sections.

1, 3, 5: cortical region showing oil cavities. 2, 4, 6: medullar region showing oleoresin canals. 1, 2: full light; 3, 4: 50% of shade; 5, 6: 90% of shade. Bars = 50µm.



The light is one of the main environmental attributes affecting carbon gain and consequently the developmental, structural and functional traits of the secretory systems [6]. So, we suppose that the higher density of secretory canals in *C. langsdorffii* seedlings growing under full light, as compared to those under shade, resulted from an increased supply of the secondary products used in the formation of such structures, as suggested by Lin et al. [6] to resin canals in *Pinus sylvestris* needles. There are numerous reports about light-inducible secondary metabolism in higher plants [3], but very little is known about the shade or dark conditions influencing the secondary metabolism [9].

The differential answer by cortical cavities and medullar canals in seedlings of *C. langsdorffii* concerning the different light conditions is a remarkable result of this work. In this sense, we can suggest that the peculiarities observed can be related to the distinctive origin of these structures as notified by Rodrigues et al. [7] who postulated that cortical cavities arise from the fundamental meristem and pith canals arise from the rib meristem. **(Financial Support: FAPESP; CNPq; PROPE-UNESP).**

#### LITERATURE

1. Arrhenius, S., Langenheim, J. Inhibitory effects of *Hymenaea* and *Copaifera* leaf resins on the leaf fungus *Pestalotia subcuticularis* // *Biochemical Systematics and Ecology*. 1983. 11. P. 361–366.
2. Feibert, E.B., Langenheim, J.H. Leaf resin variation in *Copaifera langsdorffii*: relation to irradiance and herbivory // *Phytochemistry*. 1988. 27. P.: 2527–2532.
3. Hahlbrock, K., Scheel, D. Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism // *Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology*. 1989. 40. P. 347–369.
4. Langenheim, J.H. *Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany*. Portland, Cambridge: Timber Press. 2003.
5. Langenheim, J.H., Lincoln, D.E., Stubblebine, W.H., Gabrielli, A.C. Evolutionary implications of leaf resin pocket patterns in the tropical tree *Hymenaea* (Caesalpinioideae: Leguminosae) // *American Journal of Botany*. 1982. 69 (4). P. 595–607.
6. Lin, J., Sampson, D.A., Ceulemans, R. The effect of crown position and tree age on resin-canal density in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles // *Canadian Journal of Botany*. 2001. 79. P. 1257–1261
7. Rodrigues, T.M., Teixeira, S.P., Machado, S.R. The oleoresin secretory system in seedlings and adult plants of copaiba (*Copaifera langsdorffii* Desf., Leguminosae-Caesalpinioideae) // *Flora*, doi:10.1016/j.flora.2010.10.002. in press. 2011.
8. Salgado, M.A.S., Rezendo, A.V., Felfili, J.M., Franco, A.C., Souza-Silva, J.V. Crescimento e repartição de biomassa em plântulas de *Copaifera langsdorffii* Desf. submetidas a diferentes níveis de sombreamento em viveiro // *Brasil Florestal*. 2001.70. P. 13–21.
9. Yazaki, K., Matsuoka, H., Ujihara, T., Sato, F. Shikonin Biosynthesis in *Lithospermum erythrorhizon*: Light- induced Negative Regulation of Secondary Metabolism // *Plant Biotechnology*. 1999. 16. P. 335–342.

#### ANATOMY OF MAZUR-LIKE WOOD IN FINNISH CONIFERS

Salo V.<sup>1</sup>, Timonen T.<sup>1</sup>, Harju P.<sup>1</sup>, Saranpää P.<sup>2</sup>, Saraja H.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Finnish Museum of Natural History, Botanical Museum, P.O. Box 7, FI-00014 University of Helsinki, Finland,

<sup>2</sup> Finnish Forest Research Institute, Vantaa Research Centre, P.O. Box 18, FI-01301 Vantaa, Finland,

<sup>3</sup> Lahti University of Applied Sciences, Salpaus Further Education, Vipusenkatu 5 B, FI-15230 Lahti, Finland, tuuli.timonen@helsinki.fi

**Abstract.** In this study abnormal structure of several wood specimens of Norway spruce, *Picea abies* (L) Karst., and Scots pine, *Pinus sylvestris* L., have been examined. These structures resemble to some extent the well-known mazur wood structure of Karelian birch (curly birch), *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mereclin) Hämet-Ahti. Both conifers with this kind of abnormal wood are very rare in Finland and their wood anatomy has never been studied in detail.

The mazur wood of birch is characterized by a flower- or star-like figure which appears mainly as a vague and modified version on the cross planes of spruce and pine trunks. The xylem of conifers exhibits indentations in the growth ring boundaries in varying number and size. Similarly to Karelian birch, the darkest flecks in the conifers contain tissue of bark. Spruce has parenchyma flecks with dark deposits/content resembling that of the birch.



The radial light bands of the spruce and pine seen on the cross plane are related to the abnormal grain structure. The tracheids change abruptly their orientation, and often they form different kinds of loops and swirls. Their size and shape also varies. In addition to the normal uniseriate rays there are two and three cells wide rays without resin ducts. These rays are lower than normal rays, and they vary in shape and orientation, too. Traumatic resin ducts are common. After removal of bark, depressions of various shapes and sizes become visible on the wood surface of both conifers the same way as in Karelian birch.

**Introduction.** The aim of this study is to investigate abnormal wood structure in various wood samples of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst., and Scots pine, *Pinus sylvestris* L., found in Finland. The focus is in those structures which resemble more or less the famous mazur wood structure of Karelian birch (curly birch), *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. As far as we know, these structures have not been studied in detail at anatomical level or their cell biology. The relationship of the coniferous mazur-like woods to the birch mazur is unclear but interestingly, in Finland both mazur spruce and mazur pine have been traditionally recognized.

The famous mazur wood of birch (*Betula*) is characterized by a flower- or star-like figure with radial V-shaped designs on the cross plane of a trunk. This figure is essentially a pigment figure. In longitudinal view brown figures are variable, some are like straight or curved streaks of varying length, some elliptical in shape. The xylem exhibits indented growth rings as well as irregular or wavy grain often forming swirls. Hence, the mazur figure is also a grain figure. Rays close to the brown streaks are abnormally broad. The darkest brown streaks found sometimes contain elements of phloem and are cracked. After removal of bark, depressions of various shapes and sizes become visible on the wood surface.

Some mazur birches lack the pigment figure altogether or, at least it is very weak. Actually, several different types of mazur birches have been recognized in Finland [11]. The highest quality mazur wood with prominent brown figure comes from the protuberance («paukura» in Finnish, P) and neck («kaula», K) types. Stripe («juomu», J) type most commonly lacks the brown pigment figure, but instead, on the cross plane there is grain figure with radial light-reflecting bands. In the ring («rengas», R) type there is no pigment figure and the grain figure is characterized by numerous light-reflecting patches; this type is commercially known as ice mazur. In addition, different mixed types are common [2, 13].

The anatomy and development of Karelia birch wood has been studied in detail [e.g. 3–10, 12].

**Material and Methods.** The material has been obtained from the Finnish Forest Research Institute and Visaseura ry. (Finnish curly birch growers' association) where wood samples have been accumulated during the past decades. Four specimens of Norway spruce originating from two phytogeographic provinces of Finland (South Häme and North Karelia), and three specimens of Scots pine, one from South Häme and the two from unknown localities, were investigated.

From each wood sample three different 18 µm thick sections (transverse, tangential and radial) have been prepared with a cryomicrotome, stained with safranin – alcian blue or left unstained and viewed under a microscope with ordinary and polarized light. For scanning electron microscopy (SEM) small wood blocks from each specimen were cut to observe the three planes, and the blocks were coated with ~ 25 µm thick layer of platinum. The SEM images were acquired at 5 or 10 kV. Hundreds of digital light and electron microscopic images have been taken.

**Description of mazur-like wood in Norway spruce.** In Norway spruce the flower-like cross plane lacks V-shaped dark brown figure (Figs. 1–3). The outline of the xylem is shallowly, and densely or sparsely lobed, sometimes resembling a little bit of a gingerbread. In well-developed mazur of spruce the cross plane gives an illusion of being carved into deep radial furrows (Fig. 2). The «furrows» are lighter than the rest of the surface. The dark brown colour appears as scattered longitudinal flecks of various sizes in the furrows; the deeply coloured flecks are clearly pieces of bark (Fig. 1). The growth rings are undulating or indented; sometimes in the place of «furrows» the boundaries of growth rings may be so deeply indented that they penetrate deep into the neighbouring growth ring. The xylem surface under the bark is lightly covered with depressions of various sizes. The innermost growth rings have fairly normal structure (Figs. 1–2).

**Description of mazur-like wood in Scots pine.** Unfortunately we have not seen any very well-developed examples of the pine. From our scanty material we can conclude following. Instead of the «furrows» in Norway spruce, Scots pine has mostly narrow and light coloured strikes with only few sporadic brown flecks or the flecks are missing almost completely (Fig. 4). The undulation of growth rings

is less conspicuous than in spruce. After removal of bark the wood surface with numerous roundish or oval depressions becomes visible. In longitudinal view the beautiful grain figure with light-reflective patches is revealed (Fig. 5). The innermost growth rings show normal wood structure (Fig. 4).



Figures 1–3. Variability of the mazur-like wood structure of Norway spruce (*Picea abies*) on cross plane of the trunk. In the outer growth rings the boundaries are undulating. The light radial «furrows» are at the place of depressions. Note the dark bark containing flecks in Figs. 1–2. Photo: H. Saraja.

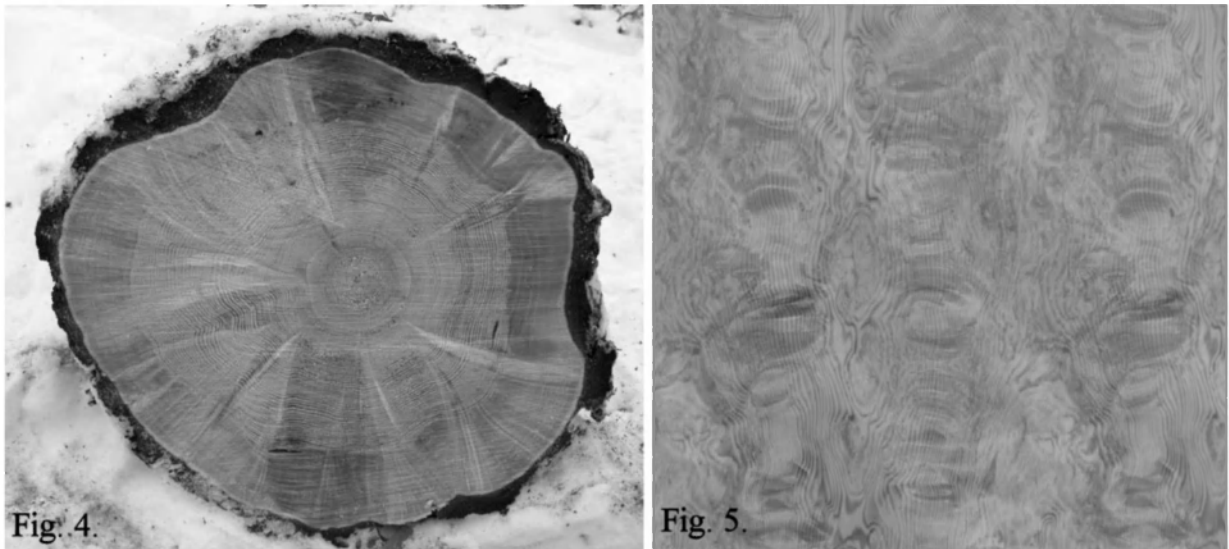
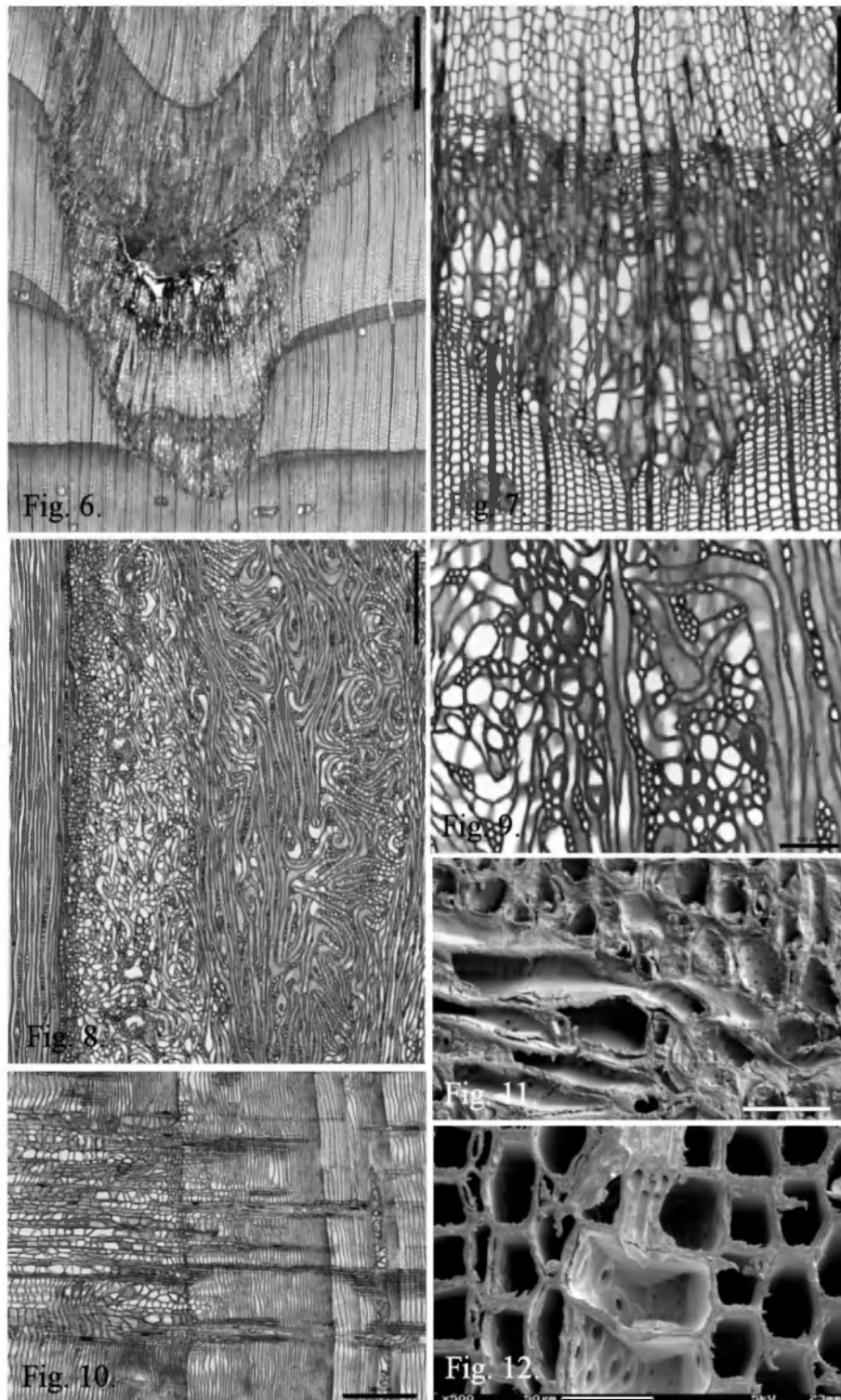


Figure 4. Mazur-like wood of the cross plane of Scots pine (*Pinus sylvestris*) showing light-reflective radial bands and patches. Photo: H. Saraja.

Figure 5. Mazur-like wood veneer from the same specimen as in Fig. 4. Photo: H. Saraja.

One of the examined Scots pine specimens turned out to have the «hazelwood» structure, not the mazur one.

**Xylem anatomy of the mazur-like wood in the conifers.** The anatomy of the mazur-like wood in both conifers is fairly similar. The growth rings are undulating (wavy) in an irregular manner and deeply indented at certain places. In the area of indentations the xylem structure is heavily distorted (Figs. 6, 8, 10, 13 and 15).



*Figures 6–12. Mazur-like xylem of Picea abies.*

Fig. 6. Cross section from the place of an indentation of the growth ring boundary with distorted xylem containing a lot of parenchyma. Normal xylem contains traumatic resin ducts. Fig. 7. Same enlarged. Parenchyma cell vary in size and shape and cell wall thickness. Fig. 8. Tangential view from the indentation showing disorientation of tracheids and rays as well as a parenchyma zone between the normal and abnormal xylem. Fig. 9. Previous enlarged. Note the very thick-walled parenchyma cells, short and abnormally wide rays and curved tracheids. Fig. 10. Radial view from of the indentation showing patches of parenchyma. Fig. 11. SE image from a similar area as in Fig. 9. Note parenchyma cells with simple pits and abnormally orientated tracheids. Fig. 12. SE image showing a three cell wide ray in the upper part of the image and in the lower part two abnormally orientated tracheids with bordered pits in tangled positions. The bar is 1 mm (6), 250  $\mu$ m (7), 500  $\mu$ m (8 and 10), 100  $\mu$ m (9) or 50  $\mu$ m (11 and 12).

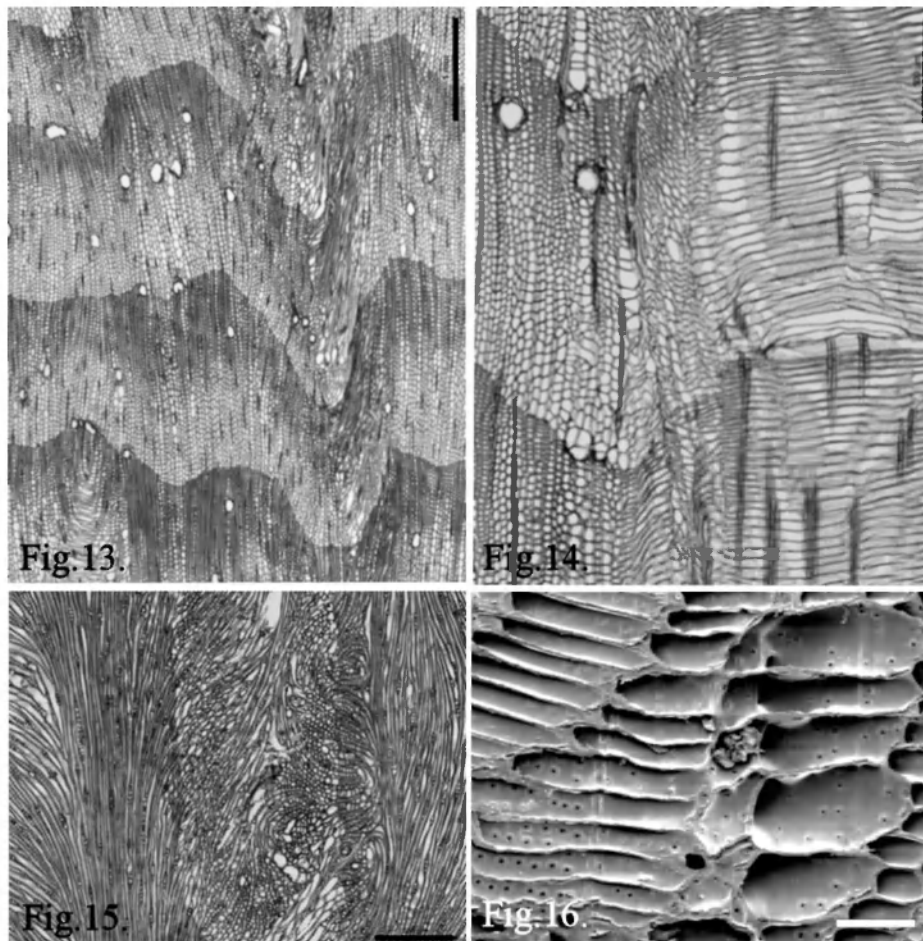
In the place of indentations the orientation of tracheids deviates from the normal axial one (Figs. 8 and 14–15). The orientation pattern often changes abruptly. This may also affect the growth ring boundaries so that they almost disappear (Figs. 6 and 13). In tangential sections the tracheids show abnormal shape and arrangement and often different kinds of loops and swirls are formed (Figs. 8 and 15). This change in the orientation of tracheids is the cause for the light radial «furrows» and bands.

In the disturbed xylem the tracheids vary in size and shape. They may be e. g. curved or branched and their pits are sometimes situated abnormally (Figs. 8, 12 and 16).

The spruce particularly has patches of parenchymatous tissue in the place of indentations (Figs. 6, 8 and 10). The amount and location this tissue varies, but most often it can be seen both centrally and marginally around the indentations. Parenchyma cells are of different sizes and shapes and some of them have exceptionally thick lignified cell walls (Figs. 7, 9 and 11). Some cells are brown or yellow in colour since they have dark deposits in the cell lumina and/or walls.

Within the abnormal xylem of Norway spruce and Scots pine tissue of bark can be found and it is they are often associated with a crack. These structures form the darkest flecks seen in wood.

In addition to the normal uniseriate rays there are commonly two and three cells wide rays without resin ducts (Figs. 8–9, 12 and 15). These abnormally wide rays are also lower than the normal ones and they are very variable in shape (Fig. 8). The orientation of rays deviates from the normal axial one in the disturbed xylem. The size and shape of parenchyma cells of rays is also very variable.



Figures 13–16. Mazur-like xylem of *Pinus sylvestris*.

Fig. 13. Cross section from the place of indentations with distorted xylem. Normal and traumatic resin ducts are present. Fig. 14. The same enlarged showing the abrupt change in the orientation of tracheids and rays. Fig. 15. Tangential view from the indentation with abnormally orientated tracheids and rays forming some loop designs. Fig. 16. SE image from a radial section revealing exceptionally wide tracheids with bordered pits in tangled positions. The bar is 1 mm (13), 500  $\mu\text{m}$  (14 and 15) or 100  $\mu\text{m}$  (16).

Outside the disturbed areas the xylem exhibits a normal structure. However, traumatic resin ducts are present and usually numerous (Figs. 6 and 13). Typical for the spruce is the occurrence of these resin ducts as long tangential lines in the normal wood (Fig. 6).

**Discussion.** The abnormal wood of Norway spruce and Scots pine share many characters with Karelian birch. Both conifers have depressions on the outer surface of wood and a radial flower-like figure on the cross plane of trunks. Some brown flecks contain bark. Their growth rings are undulating and in the indented parts the xylem structure is distorted due to the change in the orientation of xylem elements. Similarly to Karelian birch, Norway spruce has patches of parenchyma in the indented areas. The rays in both conifers may be abnormally wide. With respect to the mazur-like anatomy Norway spruce and Scots pine show within-species variation.

In this study only a few specimens of conifers have been examined due to the fact that these kinds of trees are very rare in Finnish nature. Some specimens were old without proper collection data but luckily, some were quite recent findings. It would be very useful to obtain some more samples of Scots pine and some other conifers for examination. Mazur-like wood structure has been reported also in Silver fir, *Abies alba* L. [1].

**Acknowledgement.** The authors thank Huonekalusäätiö, Jenny and Antti Wihuri Foundation and Societas pro Fauna et Flora Fennica for financial support. Tuomas Hintikka, secretary of the Visaseura ry., has been indispensable in inspiring our research in various ways.

#### LITERATURE

1. Göppert, H. R. Ueber forstbotanische Gärten und Wachstumsverhältnisse unserer Waldbäume // Centralblatt für das gesammte Forstwesen, 1880. Vol. 6, No 5. P. 203–208.
2. Hagqvist, R., Mikkola, A. Visakoivun kasvatusta ja käyttöä. Hämeenlinna: Metsäkustannus & Visaseura ry. 2008. 168 p.
3. Hintikka, T. J. Die Wisa-Krankheit der Birken in Finnland // Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Gallenkunde, 1922. Vol. 32, No 5. P. 193–210.
4. Hintikka, T. J. Visakoivuista ja niiden anatomiasta. Helsinki: SKS. 2008 (1941). 346 p.
5. Korovin, V. V., Novitskaya, L. L., Kurnosov, G. A. Structural abnormalities of the stem in woody plants. Moscow: Moscow State Forest University. 2003. 280 p.
6. Korytárová, O., Mamoňová, M. Microscopic structure of Karelian birch wood // In: Wood structure and properties '98, Eds. Kurjatko, S., Kúdela, J. Zvolen, Slovakia: Arbora Publishers. 1998. P. 27–32.
7. Novitskaya, L. L. Regeneration of bark and formation of abnormal birch wood // Trees, 1998. Vol. 13. P. 74–79.
8. Novitskaya, L. L. Karelian birch: Mechanisms of growth and development of structural abnormalities. Petrozavodsk: Russian Academy of Sciences, Karelian Research Center, Forest Research Institute. 2008. 144 p.
9. Novitskaya, L. L., Kushnir, P. 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.
10. Ruden, T. Om valbjørk og endel andre unormale veddannelse hos bjørk. Summary: On speckled birch (mazer-birch) and some other forms of curled birch // Meddelelser fra Det Norske Skogforsøksvesen. 1954. Vol. 43, No. 12. P. 454–505.
11. Saarnio, R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa. Summary: The quality and development of curly-birch (*Betula verrucosa* f. *carelica* Sok.) stand in southern Finland // Folia Forestalia, 1976. Vol. 263. P. 1–28.
12. Sokolov, N. O. Nekotorye osobennosti anatomicheskogo stroeniya drevesiny karel'skoy breezy // Trudy LTA, 1948. Vol. 64. P. 83–90.
13. Velling, P., Viherä-Aarnio, A., Hagqvist, R., Lehto, J. Valuable wood as a result of abnormal cambial activity – the case of *Betula pendula* var. *carelica* // In: Cell and molecular biology of wood formation. Eds. Savidge, R. & Barnett, J. & Napier, R. Oxford: BIOS Scientific Publishers. 2000. P. 377–386.

## WATER AND MINERAL STATUS FEATURES OF SCOTS PINE WITH DIFFERENT GROWTH INTENSITY

*Sazonova T.A., Pridacha V.B.*

Forest Research Institute, Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, Russia, E-mail: [sazonova@krc.karelia.ru](mailto:sazonova@krc.karelia.ru)

**Abstract.** Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees with different growth rates in a pine lichen forest stand were studied. Functional (day and predawn water potentials of needled shoots; nitrogen, phosphorus and potassium content and ratio in sapflow and needles) and morphometric (trees height and diameter, the length of one-year shoots, mass and length of needles) characteristics for the assessment of vital state were used. Essential differences for morphometric characteristics were shown, while mineral and water status parameters research revealed no significant ( $p>0,05$ ) difference for the pine trees of different vitality, with the exception of «drought» period, when there's a disturbance of the invariance of exchange processes parameters. It was concluded, that growth conditions have more effect on growth processes, their duration and increment, than on water and mineral status of plants, i.e. the main adaptation strategy of conifer plant to growth conditions is the maintenance of stability of functional characteristics.

## ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО И МИНЕРАЛЬНОГО ОБМЕНА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ РОСТА

*Сазонова Т.А., Придача В.Б.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарлИЦ РАН, Петрозаводск, Россия, E-mail: [sazonova@krc.karelia.ru](mailto:sazonova@krc.karelia.ru)

Среда обитания отдельной особи в фитоценозе является различной. Дифференциация по жизненному состоянию в популяциях древесных растений связана, прежде всего, с разным световым режимом, неравномерной увлажненностью почвы и распределением в ней минеральных элементов и т. д. Разработанные к настоящему времени классификации древесных организмов в зависимости от условий существования чаще всего описывают их морфологические особенности, прежде всего, это классы роста по Крафту. Анализ результатов исследования древесных растений разного жизненного состояния указал на сложный характер связи между показателями обменных процессов и ростовой функцией [2, 9, 11, 12, 13, 19, 20, 22].

Исследование проводили на территории полевой лаборатории «Габозеро» Института леса в 50 км к северу от г. Петрозаводска (южная Карелия). Пробная площадь была заложена в сосняке лишайниковом. Объектами исследования служили 20–35-летние деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разной интенсивности роста. Растения по визуальным признакам были разделены на 2 группы (по 10 в каждой): господствующие и угнетенные. Жизненное состояние дерева оценивали по физиологическим и морфометрическим показателям. Для этого в течение ряда вегетационных периодов исследовали дневные ( $\Psi_{min}$ ) и предрассветные ( $\Psi_{max}$ ) водные потенциалы охвоенных побегов, содержание и соотношение азота ( $N$ ), фосфора ( $P$ ) и калия ( $K$ ) в ксилемном соке и хвое, динамику роста деревьев в толщину. В период окончания роста определяли высоту и диаметр деревьев, длину однолетних побегов, массу и длину хвои. Водные потенциалы охвоенных побегов определяли с помощью камеры давления [15]. Химический анализ растительных образцов проводили в аналитической лаборатории ИЛ КарИЦ РАН. Определение содержания  $N$  выполняли с помощью элементного анализатора PE-2410 (Perkin Elmer, США),  $K$  – на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu, Япония),  $P$  – спектрофотометрическим методом с молибденовой синью.

Изучение пространственного и частотного, по ступеням диаметра и высоты, распределения сосны на пробной площади показало преобладание в древостое небольших угнетенных деревьев. По результатам исследования Н.Г. Балыкова с соавторами [3], 85 % фитомассы древостоя обеспечивают деревья с  $D$  на уровне 0,1  $H$  от 80 до 130 мм. Однако их число (40 экз.) значительно меньше, чем число деревьев с  $D_{0,1}$  ниже 80 мм (200 экз.). Для деревьев с  $D_{0,1}>80$  мм и  $D_{0,1}<80$  мм масса ствола и средняя продуктивность составляют, соответственно, в среднем 10 и 0,4 кг, 0,25 и 0,013 кг в год. Невысокая численность деревьев с  $D_{0,1}>80$  мм, а также их слабая сомкнутость (0,5) говорят о том, что высокие деревья, по-видимому, не оказывают на низкие затеняющего влияния. Поэтому, вероятно, в изучае-

мом сосняке лишайниковом процесс дифференциации деревьев в древостое зависит, прежде всего, от почвенных условий, т. е. гидротермического режима, уровня минерального питания и т. д.

Анализ морфометрических показателей выявил существенные различия по геометрическим размерам растений разной жизненности. Так, в среднем высота и толщина господствующих деревьев была в ~13 и ~17 раз больше, чем угнетенных. Длина однолетних побегов у господствующих деревьев превосходила в среднем в 4 раза, длина хвои ~ на 40 %, а свежая масса 100 пар хвоинок в 3 раза соответствующие показатели у угнетенных растений. Исследование Н.Г. Бальковым [3] процесса роста показало, что его начало у деревьев разного жизненного состояния наступало практически одновременно, а окончание – у господствующих растений происходило на 10–15 дней позже, чем у угнетенных. Такая закономерность отмечается и при изучении роста сосновых фитоценозов разной продуктивности – рост в толщину в сосняках высокой продуктивности продолжается дольше, чем в менее продуктивных [8].

Если по морфометрическим показателям у растений разной жизненности отмечены существенные различия, то их оценка по функциональным показателям показала отсутствие различий. Так, сравнение усредненных за вегетационный период величин  $\Psi_{min}$  побегов господствующих и угнетенных деревьев, равных, соответственно,  $-1,19 \pm 0,05$  и  $-1,15 \pm 0,04$ , не обнаружило между ними значимых ( $p > 0,5$ ) различий. При этом сопоставление  $\Psi_{min}$  с выявленной нами ранее «критической величиной» –  $\Psi_{кр} = -1,15 \pm 0,11$  МПа, свидетельствовало о наличии у растений разного жизненного состояния «нормального» водного дефицита [18]. Дисперсионный анализ зависимости содержания и соотношения N:P:K в ксилемном соке и хвое деревьев от их жизненного состояния также показал отсутствие значимых различий ( $p > 0,5$ ) по этим показателям (табл.). Стабилизация соотношения N:P:K в ксилемном соке и хвое растений свидетельствовала о сбалансированности основных обменных процессов у деревьев разного жизненного состояния [14, 17].

Таблица. Содержание N, P, K и их доли в соотношении N:P:K в ксилемном соке и хвое *Pinus sylvestris* L. разного жизненного состояния

Показатель	Жизненное состояние		t	p
	Господствующие	Угнетенное		
Ксилемный сок				
N, мг л <sup>-1</sup>	31,7±1,8	30,2±1,5	0,64	0,58
P,	10,6±0,6	10,9±0,4	0,42	0,61
K,	53,4±2,9	51,0±2,6	0,62	0,59
Доля N, %	33,0±1,5	33,0±1,2	0,01	0,99
Доля P, %	11,0±0,8	12,0±0,9	0,83	0,50
Доля K, %	56,0±2,1	55,0±2,2	0,33	0,76
Хвоя				
N, %	1,22±0,25	1,22±0,16	0,01	0,99
P, %	0,17±0,02	0,17±0,03	0,54	0,60
K, %	0,54±0,14	0,44±0,10	1,40	0,19
Доля N, %	63,4±3,05	66,6±4,7	1,49	0,16
Доля P, %	9,0±2,4	9,6±1,5	0,54	0,60
Доля K, %	27,6±3,2	24,1±3,8	1,84	0,09

Примечание. t – критерий Стьюдента эмпирический, p – уровень значимости.

Известно, что в процессе роста и развития древесных растений у них формируется сбалансированная система водного транспорта [6]. Показана линейная зависимость между площадью поперечного сечения заболони ствола под кроной ( $S_c$ ) и суммой площадью всех проводящих влагу корней, между  $S_c$  и суммой площадей всех проводящих влагу ветвей [21], а также между  $S_c$  и массой хвои [7]. Наше исследование показало, что удельные величины содержания N, P и K, т. е. их количества в единице объема ксилемы и единице массы хвои, а также уровень водного дефицита ( $\Psi_{min}$  и  $\Psi_{max}$ ) были сходными у деревьев разного жизненного состояния. Следовательно, у растений формируется такая масса хвои, ветвей, стволов и корней, которую растение данного вида может обеспечить необходимым для его нормальной жизнедеятельности количеством воды и элементов минерального питания. Господствующие деревья, превосходящие по морфометрическим показателям угнетенные, поглощают большее количество



во воды и элементов минерального питания в расчете на целое дерево, и это обеспечивает у них возможность большего прироста фитомассы за вегетационный период. Вероятно, следствием этого является более длительный период роста у господствующих растений по сравнению с угнетенными.

Следовательно, величина водного дефицита ( $\Psi_{min}$ ), содержание и соотношение  $N:P:K$  в ксилемном соке и хвое сосны не зависят от жизненного состояния дерева, и выделенные группы деревьев не выходят за пределы установленного ранее гомеостаза по этим показателям [14]. Этот вывод справедлив для условий достаточного почвенного увлажнения. При этом следует отметить, что изменения запасов влаги в почве в широком диапазоне значений не оказывают угнетающего влияния на жизнедеятельность растений сосны. Механизмы внутренней регуляции позволяют поддерживать водный и минеральный режим на определенном уровне. Так, при запасах влаги выше 30 мм в 50-см корнесобитасом слое почвы колебания предрассветного водного потенциала охвосных побегов ( $\Psi_{max}$ ) у деревьев разной жизненности происходили в пределах  $-0,3 \dots -0,7$  МПа, что свидетельствует о небольшом водном дефиците [18]. При колебаниях запасов влаги от  $\sim 16$  до 30 мм, сопровождаемых также повышением температуры воздуха до  $25^{\circ}\text{C}$ , увеличивался размах колебаний  $\Psi_{max}$ , а диапазон его значений ( $-0,45 \dots -1,0$  МПа) указывал на значительное возрастание водного дефицита в растении. При этом падение  $\Psi_{max}$  до  $-0,72 \pm 0,09$  МПа говорило о возрастании сопротивления ксилемы, связанного с уменьшением ее оводненности,  $\Psi_c = -1,15 \pm 0,11$  МПа свидетельствовал о начале устьичного ограничения транспирации [18] и, как предполагают [23, и др.], начале кавитации. Однако формирование большего и меньшего водного дефицита, характеризуемого величиной  $\Psi_{max}$ , в области значений влажности почвы от 16 мм и выше, не было связано с жизненным состоянием дерева. Большой водный дефицит мог быть у господствующего дерева и меньший – у угнетенного, и наоборот. Сопоставление  $\Psi_{max}$  для выборок господствующих и угнетенных деревьев не выявило значимых ( $p > 0,05$ ) различий. Уменьшение запасов влаги в 0–50 см слое почвы ниже 16 мм, сопровождалось еще большим размахом колебаний  $\Psi_{max}$ , и уменьшением их величин, которые составляли  $-0,55 \dots -1,6$  МПа. Увеличение размаха колебаний  $\Psi_{max}$  произошло из-за резкого уменьшения  $\Psi_{max}$  у угнетенных деревьев. Возможно, это было связано с «перехватом» почвенной влаги корнями более высоких деревьев [1, 4]. В этом случае были обнаружены значимые ( $p < 0,05$ ) различия между угнетенными и господствующими деревьями. Такие низкие значения  $\Psi_{max}$  указывали на наличие не только сильной кавитации, но, вероятно, и эмболии части сосудов ксилемы [23]. Следствием этого мог бы быть опад хвои и отпад ветвей. Действительно, в годы с летними «засухами» наблюдалось более сильное пожелтение и опад хвои, чем во «влажные» годы. Это отмечают и другие авторы, проводившие исследования в более южных регионах, где летние «засухи» наблюдаются чаще, чем в условиях Карелии [1].

Таким образом, в ответ на экстремальное природное воздействие – «засуху» происходят, прежде всего, изменения в водном режиме дерева, что, в свою очередь, влечет за собой и изменения в его структуре. Наблюдаемое явление можно определить как «структурная адаптация» [5] к изменяющимся условиям среды, и для ее объяснения использовать представления о сплошности потока, согласно которым количество воды, транспортируемое за длительный промежуток времени, из почвы по ксилеме ствола, равно ее расходу на транспирацию, то есть:  $grad \Psi(t) \rho_{кс.}(t) S_{кс.} = a \rho_{уц.}(t) Da(t) S_{хв.}$ , где  $\rho_{кс.}$  и  $\rho_{уц.}$  – проводимость ксилемы и устьиц,  $S_{кс.}$  и  $S_{хв.}$  – площадь проводящей ксилемы и площадь хвои,  $Da$  – дефицит влаги в воздухе. Это уравнение показывает связь между структурными элементами водопроводящей системы и функциональными переменными, характеризующими процесс водного обмена, поскольку изменения переменных величин в одной его части должно повлечь и изменения в другой. Усыхание и сброс части хвои вследствие «засухи» приводит к уменьшению площади испаряющей поверхности ( $S_{хв.}$ ), а это, в свою очередь, должно уменьшать суммарную транспирацию кроны, что даст возможность увеличить  $\Psi$  (уменьшить водный дефицит), и тем самым избежать последствий эмболии. В условиях кратковременной засухи уменьшение массы хвои в результате ее опад, а также отпад усохших нижних мутовок, со временем вызовет и соответствующее уменьшение площади поперечного сечения заболони ( $S_{кс.}$ ). При восстановлении сбалансированности структуры восстанавливается и нормальный водный режим. Следовательно, в ответ на неблагоприятный природный фактор – «засуху», в древесном растении, прежде всего, включается механизм устьичной регуляции – основной регулятор водного режима в растении. Это позволяет растению более экономно использовать запасенную в водопроводящей системе влагу и, таким обра-



зом, осуществлять жизнедеятельность в условиях засушливого периода. При усилении «засухи» происходят структурные изменения, связанные с сокращением испаряющей поверхности, что позволяет дереву уменьшить водный дефицит. А в случае прекращения «засухи» восстановить его до прежнего уровня, что обеспечивает дальнейшую стабильность его функционирования.

Таким образом, дефицит ресурсов в сосняке лишайниковом, являющимся одним из наиболее бедных по содержанию минеральных элементов в почве и их доступности для растений по сравнению с другими суходольными типами леса [10], а также возникающие в отдельные периоды времени почвенные «засухи», привели к значительной дифференциации деревьев сосны в древостое. При этом существенные отличия отмечены в морфометрических показателях, в то время как переменные, характеризующие водный и минеральный обмены, оказались близкими для растений сосны разной жизненности, за исключением периода «засухи», когда инвариантность показателей обменных процессов нарушается. Следовательно, условия произрастания сильнее влияют непосредственно на ростовые процессы, их продолжительность и величину прироста, и в меньшей степени на водный и минеральный режим растений, т. е. основной стратегией адаптации хвойного растения к условиям произрастания является поддержание стабильности функциональных показателей.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 09-04-00299-а и 10-04-10122-к).*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Абрашко В.И. О водном режиме словых древостоев в засуху // Лесоведение. 1994. № 6. С. 36–45.
2. Боровикова А.М. Интенсивность фотосинтеза деревьев разных классов роста в одновозрастной сосновой культуре // Физиология растений. 1971. Т. 18. № 2. С. 427–429.
3. Бальков П.Г., Вилкайнен Л.М., Робонен Е.В., Смирнов А.В. Распределение фитомассы в сосняке лишайниковом // Лесоведение. 1989. № 6. С. 57–63.
4. Богатырев Ю.Г., Васильева И.И. Водный режим почвы и подроста ели на сплошных вырубках и в лесу // Лесоведение. 1985. № 2. С. 16–25.
5. Кайбияйнен Л.К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск. 2003. Вып. 5. С. 65–73.
6. Кайбияйнен Л.К., Хари П. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. I. Пути движения влаги в ксилеме // Лесоведение. 1985. № 5. С. 23–28.
7. Кайбияйнен Л.К., Хари П., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои // Лесоведение. 1986. № 1. С. 31–37.
8. Кищенко И.Т. Сезонный рост сосны в различных условиях местообитания в связи с температурным режимом воздуха и почвы // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск. 1978. С. 12–28.
9. Метаболизм сосны в связи с интенсивностью роста / Габукова В.В., Пивоис Н.Ю., Козлов В.А., Болодинский В.К., Софронова Г.И., Чернобровкина И.И. Петрозаводск: Карельский научный центр АН СССР. 1991. 162 с.
10. Морозова Р.М. Минеральный состав растений лесов Карелии. Петрозаводск, 1991. 99 с.
11. Осетрова Г.В., Кудашева Ф.Н. Состав свободных углеводов и аминокислот в ксилемном и флоэмном соке сосны обыкновенной // Исследования в лесах Сибири. Красноярск. 1968. С. 146–151.
12. Пелевина Н.Н. Некоторые особенности обменных процессов у ели обыкновенной (*Picea abies* Karst.) в связи с интенсивностью роста // Автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1982. 24 с.
13. Пинчук А.М. Изменчивость транспирации сосны обыкновенной в зависимости от классов роста деревьев // Лесоведение. 1970. № 1. С. 59–68.
14. Придача В.Б. Соотношение N:P:K как гомеостатический показатель функционального состояния хвойных растений в разных экологических условиях // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 2002. 24 с.
15. Сазонова Т.А. Применение камеры давления в экологических исследованиях // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л., 1979. С. 86–97.
16. Сазонова Т.А. Эколого-физиологическое исследование реакции хвойных растений Северо-Запада России на воздействие природных и антропогенных факторов // Автореф. дис.... докт. биол. наук. Петрозаводск. 2006. 45 с.
17. Сазонова Т.А., Придача В.Б. Оптимизация минерального питания хвойных растений // Агрохимия. 2002. № 2. С. 23–30.
18. Сазонова Т.А., Кайбияйнен Л.К., Колосова С.В. Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн., 2005. Т. 90. № 7. С. 1012–1022.

19. Судачкова И.Е., Милотина И.И., Кожевникова И.И., Семенова Г.И. Изменение метаболизма деревьев сосны обыкновенной в процессе естественного изреживания древостоя // Лесоведение. 1993. № 4. С. 11–18.
20. Судницына Т.И., Озрина Р.Д. Особенности азотного и углеродного питания подроста ели при адаптации его к условиям вырубki // Лесоведение. 1993. № 4. С. 19–30.
21. Хари И., Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема // Лесоведение. 1985. № 5. С. 74–77.
22. Чернобровкина И.И., Успенская Л.И. Динамика форм азота в органах сосны обыкновенной различной интенсивности роста // Лесоведение. 1988. № 6. С. 76–79.
23. Water transport in plant under climatic stress // Ed. Borghetti M., Grace J., Raschi A. Proceeding of an International Workshop, held in Vallombrosa, Firenze, Italy. 1993. Cambridge Univ. Press. P. 121.

## ON NATURE OF KARELIAN BIRCH PATTERNED WOOD

*Schetinkin S.V.<sup>1</sup>, Schetinkina N.A.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> FSE Branch «Russian Centre of Forest Protection» – «Centre of Forest Protection in Voronezh Region»  
394087, Voronezh, Lomonosov St., 105, Department of Radiology. Tel. (473) 235-71-45

<sup>2</sup> GOU VPO «Voronezh State Medical Academy», 394000, Voronezh, Studencheskaya St., 10,  
Chair of Biology. Tel. (473) 253-03-65

**Abstract.** The results of microstructural analysis of the zone of one-year stem node and of figured wood of a long – term stem of Karelian birch are given. It was shown that anomalous structures in one-year stem of Karelian birch are caused by the activity of the local groups of cambium initial cells, differentiated from the cells of interbundle parenchyma and parenchyma of leaf pores and from the cells of procambial strands of leaf traces. One can observe deformations and substantial disorder of spatial orientation of fibrous tracheids during primary growth in leaf traces up to formation of specific «spiral-like» structures. During secondary growth of protracted stem «spiralization» of local parts of xylem increases giving rise to characteristic curly-grain of Karelian birch wood. It is suggested that specific activity of meristematic tissue of Karelian birch is caused by genetic heterogeneity (mixoploidy) of local groups of cambium initial cells.

## К ПРИРОДЕ УЗОРЧАТОСТИ ДРЕВЕСИНЫ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

*Щетинкин С.В.<sup>1</sup>, Щетинкина Н.А.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Филиал ФГУ «Российский центр защиты леса» – «Центр защиты леса Воронежской области» 394087 г. Воронеж, ул. Ломоносова 105, отдел радиологии. Тел. (473) 235-71-45.

<sup>2</sup> ГОУ ВПО «Воронежская государственная медицинская академия» 394000 г. Воронеж, ул. Студенческая 10, кафедра биологии. Тел. (473) 253-03-65

Большинством исследователей карельская береза рассматривается как особая форма березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.). Она сформировалась в условиях Крайнего Севера и отличается высокой декоративностью древесины [7]. Относительно узорчатости древесины карельской березы существуют разные мнения, что свидетельствует, по-видимому, о том, что это сложный феномен, и его изучение необходимо проводить комплексно. Согласно современным представлениям, проявление признака узорчатости древесины карельской березы находится под контролем целого комплекса генетических и средовых факторов. Ряд исследователей предполагают наличие у карельской березы особого генотипа, отличающегося присутствием специфического гена или группы генов с количественным характером наследования [3; 7, 11, 16]. Другие авторы считают карельскую березу экологической формой березы повислой [2, 9], имея в виду то обстоятельство, что на формирование и проявление узорчатости древесины оказывают влияние определенные сочетания средовых факторов. Существует также мнение, что свособразие карельской березы обусловлено взаимодействием её генотипа, в той или иной форме, с вирусами [4, 12]. Природные ресурсы карельской березы давно выработаны, а потребность в декоративной древесине высока. Для создания культур карельской березы необходима разра-

ботка конкурентноспособных присемов размножения ее узорчатых форм. Последнее невозможно без изучения закономерностей наследования признака узорчатости древесины.

Основные сведения об особенностях анатомической структуры аномалий стебля карельской березы получены в результате изучения взрослых деревьев и в значительно меньшей степени – молодых растений [6]. Вместе с тем, для понимания природы «узорчатости» древесины необходимо изучение ранних этапов структурных процессов, обуславливающих формирование характерного строения стебля карельской березы.

Целью настоящих исследований явилось изучение особенностей возникновения и развития аномалий стебля карельской березы на ранних этапах онтогенеза.

Объектами исследований явились 20-летние деревья карельской березы (Па форма по классификации А.Я. Любавской) и 3-летние растения – регенеранты, полученные методом культуры сегментов *in vitro* Т.М. Табацкой.

Как было установлено ранее [6], формирование аномалий однолетнего стебля начинается с изменений в деятельности камбия, прежде всего лучевого, в участках камбиального кольца, приуроченных к местам приращения элементов проводящей системы листа (листовых следов) к осевому цилиндру (рис. 1). В этих участках в процессе формирования целостного камбиального кольца из слабодифференцированных клеток межпучковой паренхимы и паренхимы листовых щелей образуются необычно широкие и высокие агрегатные лучи. Вне указанных участков осевого цилиндра рядность, ширина и высота лучей значительно меньше. Дилатация и агрегация аномального луча сопровождаются склерификацией его клеток, которая наиболее интенсивно протекает во флоэмной части луча, в прикамбиальной зоне, где образуется компактная крупная группа склерид (рис. 2).

Перечисленные признаки микроструктуры однолетнего стебля предложены в качестве диагностических при ранней диагностике развития узорчатости древесины карельской березы [6]. Однако микроструктурные особенности строения зоны узла однолетнего стебля деревьев карельской березы не ограничиваются вышеуказанными. Так, в зоне узла однолетнего стебля взрослых деревьев карельской березы с выраженными характерными анатомо-морфологическими признаками строения ствола установлена аномальная активность первичной меристемы – прокамбия листовых следов (рис. 3–6). Если, в типичном случае, в коллатериальном проводящем пучке листового следа первичная флоэма появляется во внешней части прокамбиального тяжа, а первичная ксилема – во внутренней, то в данном случае пространственная ориентация дифференцирующихся элементов протофлоэмы и протоксилемы существенно нарушается, вплоть до формирования «спиралевидных» структур-сфероидов. Аномальное строение такого листового следа отмечается уже при прохождении его среди тканей коры (рис. 3, 4) и сохраняется в древесине (рис. 5, 6).

При микроструктурном анализе однолетнего стебля растений карельской березы, размноженных методом культуры сегментов *in vitro*, установлено аномальное строение элементов проводящей системы листа – листовых следов. В результате существенного изменения пространственной ориентации волокнистых трахей проводящий пучок приобретает весьма специфическую, «спиралевидную» структуру (рис. 8). Параметры аномального листового следа (сфероида) у растений-регенерантов существенно превышают таковые листовых следов интактных растений, по-видимому, вследствие стрессировющего воздействия целого ряда факторов [8], в том числе модифицирующего или мутагенного действия условий культивирования и высокого уровня геномной изменчивости при микроклональном размножении через каллусные культуры.

Следует отметить, что подобные «спиралевидные» структуры (рис. 10–12) являются характерными образованиями в составе узорчатой древесины многолетнего стебля карельской березы. Как известно, общая направленность изменений в строении осевого цилиндра при формировании узорчатой древесины карельской березы – паренхиматизация тканей и существенное изменение пространственной ориентации прозенхимных элементов, волокнистых трахей в первую очередь [7]. Наиболее ярко эта тенденция выражается в «спирализации» отдельных участков ксилемы, при этом пространственная ориентация лубо-древесинных лучей изменяется в существенно меньшей степени. Часто лучи являются как бы центром «спиралевидных» образований в узорчатой древесине карельской березы (рис. 10).

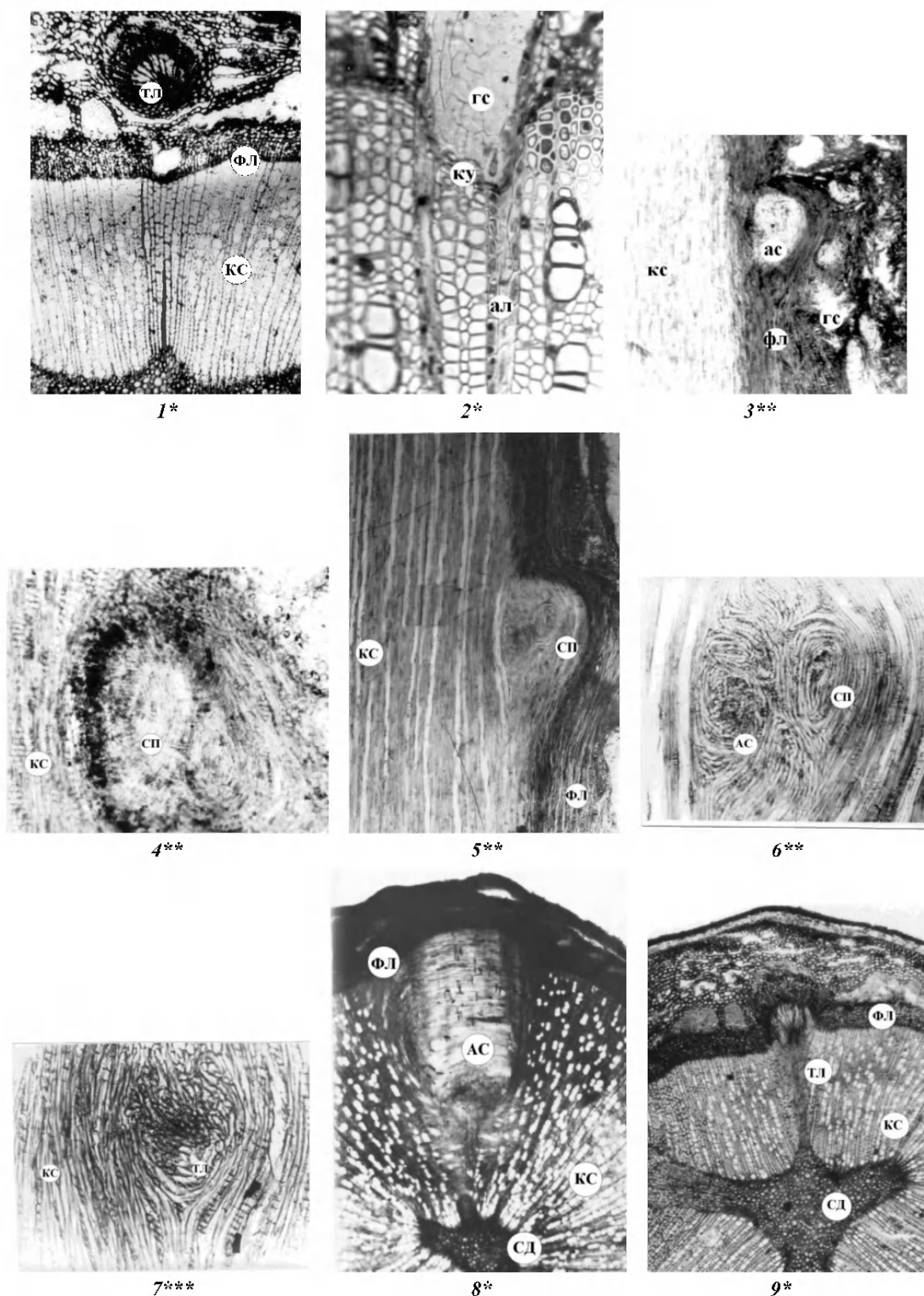


Рисунок 1–7. Структурные особенности зоны узла однолетнего стебля карельской березы:

1 – типичный листовый след; 2 – аномальный ложноширокий луч; 3–4– аномальный листовый след во флоэме; 5–6 – приращение аномального листового следа к осевому цилиндру; 7- типичный листовый след. Рисунок 8–9. Зона приращения аномального (8) и типичного (9) листового следа к осевому цилиндру однолетнего стебля растений – регенерантов карельской березы.

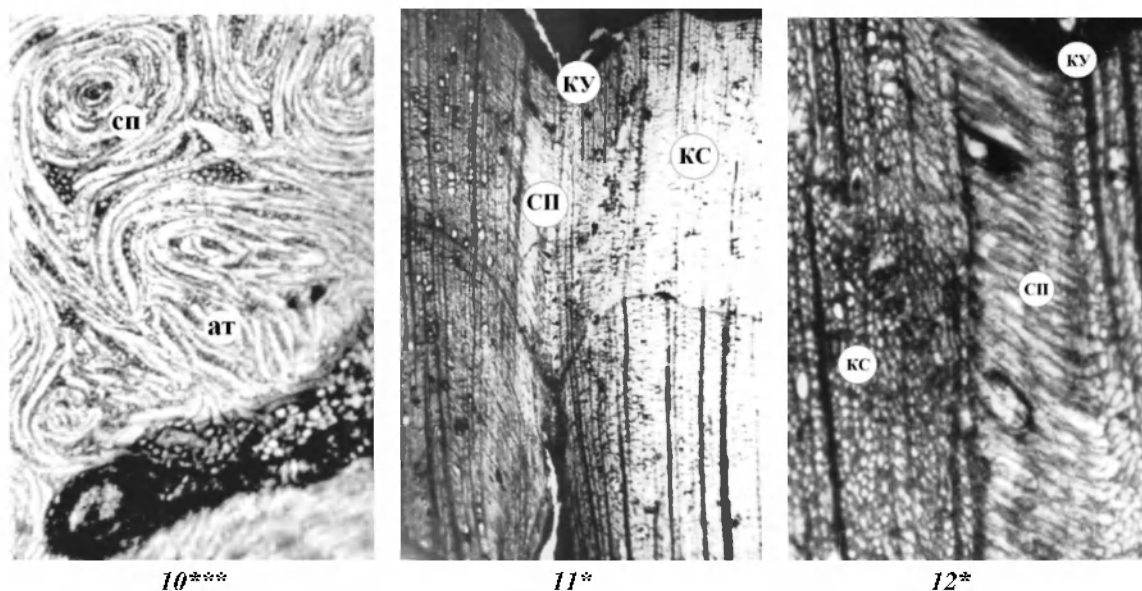


Рисунок 10–12. Типичная узорчатая древесина многолетнего стебля карельской березы:

тл – типичный листовый след; гс – группа склереид; ал – аномальный ложноширокий луч; вт – волокнистые трахеиды; ку – килевидное углубление; ат – аномальные волокнистые трахеиды; ас – аномальный листовый след; с – сосуд; кс – ксилема; сп – «спиралевидное» образование; фл – флоэма; сд – сердцевина.

\* – фрагмент поперечного разреза; \*\* – фрагмент радиального разреза; \*\*\* – фрагмент тангентального разреза.

Рассмотренные нами радикальные изменения структуры листовых следов и локальных участков узорчатой древесины (сфероиды) карельской березы являются результатом существенного нарушения регуляторных систем дерева, неспецифической ответной реакцией на воздействие различных по своей природе, факторов внешней и (или) внутренней среды. Возможно, в данном случае проявляется известная закономерность [5] формирования наплывов на стволах древесных растений, но уже на уровне тканей и тканевых комплексов. Крайняя степень нарушений регуляторных систем установлена нами у некоторых растений–регенерантов, у основания ствола которых образуется опухолевидный наплыв. Микроструктурный анализ этих образований показал, что проводящий цилиндр стебля зоны наплыва принимает многолопастную форму вследствие образования множества широких аномальных лучей и формирования в высемках древесины крупных глыб склереид. В центральной части опухолевидного наплыва проводящий цилиндр представляет собой конгломерат тканевых комплексов, часто в виде сферических тел [10].

Как указывалось выше, уже при первичном росте прокамбий листовых следов может проявлять аномальную активность, структурным выражением которой является дифференциация существенно деформированных, с нарушенной пространственной ориентацией клеток первичной ксилемы и флоэмы, вплоть до образования специфических тел – сфероидов. Продольная дифференциация при первичном росте двудольных происходит в базальной части листа или ниже, в листовых следах [15], и именно базальная часть листовых зачатков в начале разворачивания листовых почек являлась исходным материалом для цитогенетических исследований карельской березы, в результате которых установлен высокий уровень миксоплоидии меристематических клеток [1]. Можно предположить, что и прокамбиальные тяжи, а также камбий, дифференцировавшийся из межпучковой паренхимы и паренхимы листовых щелей в узлах однолетнего стебля, как наиболее молодые меристемы растений [15], непосредственно контактирующие с элементами проводящей системы листа, обладают повышенной генетической неоднородностью. Миксоплоидия обуславливает полиморфизм клеточных популяций, затрудняя передачу сигналов от генов к признаку. Однако в процессе клеточного отбора под воздействием средовых факторов (опосредованных, в том числе, через баланс рострегулирующих веществ индольной и фенольной природы) возможны, при некотором упрощении, несколько вариантов последующих событий: интенсификация аномального гистогенеза, вплоть



до образования опухоли; замедление аномального гистогенеза или его полная нормализация. Эти варианты по времени и местоположению могут чередоваться, за исключением случаев образования опухоли, ведущей к гибели растения.

Результаты ряда исследований [8,13,14] свидетельствуют о том, что проявление признака узорчатости древесины карельской березы контролируется несколькими регуляторными системами, в том числе совокупным воздействием веществ индольной (ауксины) и фенольной (ингибиторы роста) природы, синтезированных различными органами и тканями растений, включая сам камбий. Отсюда, аномальная активность камбиальных инициалей, прежде всего лучевых, обусловлена спецификой баланса ростовых веществ системы «почка-лист-стебель» однолетнего стебля карельской березы.

Таким образом, специфическая активность меристематической ткани у карельской березы обусловлена генетической гетерогенностью (миксоплоидия) первоначально локальных групп инициалей, прежде всего лучевого камбия. Уровень миксоплоидии этих инициалей определяет, во многом, масштаб и временную протяженность специфических структурных процессов, следствием которых является различное проявление узорчатости древесины в онтогенезе карельской березы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Буторина А.К. О природе узорчатости древесины у карельской березы // Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов. Воронеж: НИИЛГиС, 1993. С. 40–47.
2. Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* LM.: Наука, 2005. 269 с.
3. Ермаков В.И. Закономерности наследования текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 4–20.
4. Исаков Ю.И. О природе исключительно высокого фенотипического полиморфизма березы карельской // Фенетика популяций. М., 1985. С. 65–66.
5. Корovin В.В., Курносов Г.А. Лучи и форма стебля древесных растений // Матер. Межд. Симп. «Строение, свойства и качество древесины – 2000». Петрозаводск, 2000. С. 72–75.
6. Косиченко И.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты дифференциации и диагностики узорчатости древесины березы карельской // Современные аспекты древесиноведения. Красноярск, 1987. С. 27–29.
7. Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесн. Пром-ть, 1978. 58 с.
8. Машкина О.С., Табацкая Т.М. Длительное культивирование в условиях *in vitro* как один из способов сохранения представителей ценного генофонда карельской березы // Достижения и проблемы лесной генетики и селекции (к 40-летию НИИЛГиС). Воронеж: НИИЛГиС, 2010. С. 31–52.
9. Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Версо, 2008. 144 с.
10. Разработать приемы создания и технологии массового воспроизводства селекционного материала лесных древесных растений методами культуры тканей и генетической инженерии: отчет о НИР (заключ.); П. I. 2/ Центр. Науч. – исслед. Ин-т лесной генетики и селекции; рук. Г.П. Бутова; исполн. С.В. Щетинкин [и др.]. Воронеж, 1990. 123 с. Библиогр.: С. 122–123. Инв. № 02.9.10027240.
11. Романовский М. С. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика. 1986. Т.22. № 1. С. 86–94.
12. Сакс К.А. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 294–300.
13. Самсонова А.Е., Машкина О.С., Табацкая Т.М. Физиолого-биохимические аспекты длительного культивирования *in vitro* карельской березы // Достижения и проблемы лесной генетики и селекции (к 40-летию НИИЛГиС). Воронеж: НИИЛГиС, 2010. С. 52–67.
14. Табацкая Т.М., Машкина О.С., Щетинкин С.В. Технология *in vitro* в создании плантационных культур карельской березы // Генетика и селекция – на службе лесу. Воронеж: НИИЛГиС, 1997. С. 63–66.
15. Эзюк К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т. 2, 588 с.
16. Ruden I. Om valbjork og endel andre unormale veddannelser hos bjork // Medd. Fra. Det. Norske Skogforsoksv. 1954. Bd. 43. № 12. S. 451–505.

## INTRAVARIETAL VARIABILITY OF GENETIC CONTROL OF ALUMINUM RESISTANCE IN BARLEY AND OATS

*Shchennikova I.N., Lisitsyn E.M.*

North-East Agricultural Research Institute named after N. V. Rudnitsky of Russian Academy of Agricultural Sciences, Kirov, Russia, E-mail: edaphic@mail.ru

**Abstract.** We used computer program «GENAN» for statistical treatment of data of hybridological analysis of genetic control of trait «aluminum-resistance» for different varieties of oats and barley. Analysis of the results and organization of initial varieties as triad complexes made it possible to support the idea, that investigated trait is controlled by non less then six different gene for barley, and four different gene for oats. It is pointed out that different varieties of the same crop under the same stress conditions (1 mM Al as sulphate salt at pH 4,0) have genetic control of trait «aluminum-resistance» by different qualitative and quantitative sets of gene.

## ВНУТРИВИДОВАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ АЛЮМОУСТОЙЧИВОСТИ ЯЧМЕНЯ И ОВСА

*Щенникова И.Н., Лисицын Е.М.*

ИГУ Зональный Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого Россельхозакадемии, г. Киров, Россия, E-mail: edaphic@mail.ru

В последние три-четыре десятилетия во всем мире ведутся интенсивные исследования различных сторон проблемы алюмоустойчивости растений. Несмотря на это до сих пор не выявлено ни одной специфической реакции растений на этот стрессовый фактор. Можно предположить, что гены, вовлеченные в контроль признака алюмоустойчивости, также не являются специфичными для данного стрессора, а в процессе адаптации к нему разные растения используют различный набор генов.

Лабораторные методы оценки уровня алюмоустойчивости растений являются более быстрыми, точными и менее затратными по сравнению с вегетационными и полевыми методами. Наиболее часто используемой средой для скрининга растений на алюмоустойчивость являются питательные растворы, так как они обеспечивают легкий доступ к корневой системе, четкий контроль над поступлением питательных веществ и уровнем pH, а также неdestructивное измерение уровня устойчивости [7]. Сравнение длины корней растений одного и того же генотипа в средах с алюминием и без него позволяет отделить действие генов алюмоустойчивости от генов, контролирующих собственно рост корней [8]. Hede et al. [8] считают метод измерения роста корней наиболее подходящим для генетических и молекулярных исследований, требующих точную количественную оценку уровня алюмоустойчивости.

Для анализа были взяты селекционные образцы ячменя (*Hordeum vulgare* L.) №№ 565-98, 889-93, 999-93 и 1030-93, созданные в НИИСХ Северо-Востока, гибриды F<sub>2</sub> между ними, а также сорта овса (*Avena sativa* L.) различного эколого-географического происхождения – Аргмак (НИИСХ Северо-Востока, Россия), Colt (Великобритания), Wilma (Нидерланды) и гибриды F<sub>2</sub> между ними.

Уровень алюмоустойчивости оценивали с помощью метода рулонной культуры, описанного ранее [4]. У пятидневных проростков, выращенных в контрольных (дистиллированная вода, pH 6,0) и стрессовых (1 мМ алюминия в виде сульфата, pH 4,3) условиях, определяли длину наибольшего корня. В каждой комбинации скрещивания оценивали по сто растений гибридов и родительских форм в контроле и от 90 до 117 растений в опытном варианте. Далее для растений контрольного варианта рассчитывали среднее значение длины корня. Для индивидуальных растений опытного варианта уровень устойчивости (индекс длины корней – ИДК, %) рассчитывали путем деления длины наибольшего корня на среднюю длину корня в контроле, умножая полученную величину на 100 %.

Обычно для исследования генетического контроля признака алюмоустойчивости применяется гибридологический анализ, в ходе которого рассчитывается соотношение устойчивых и неустойчивых к стрессору растений гибридных поколений [6], но при этом не учитывается вариабельность родительских форм по изучаемому признаку. Нами для анализа генетического контроля признака алюмоустойчивости у сортов и гибридов второго поколения ячменя была использована компьютер-

ная программа GENAN (ее компоненты «Полиген А. Анализ расщеплений в F<sub>2</sub>» и «Генэкспресс») [5]. При оценке числа генов, кодирующих исследуемый параметр, она позволяет учитывать вариативность признака у родительских компонентов скрещивания и его влияние на характер распределения гибридных растений по группам устойчивости.

Распределение проростков изученных родительских форм и гибридов второго поколения ячменя и овса по уровню устойчивости к действию 1,0 мМ алюминия, представлены в таблицах 1 и 2.

Таблица 1. Распределение проростков ячменя по уровню устойчивости к действию 1 мМ алюминия

Сорт, гибрид F <sub>2</sub>	Число проростков в группах с уровнем устойчивости (И/К, %)										
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110
565-98					14	46	25	7	4	3	1
889-93				4	6	43	32	10	1	2	1
999-93		1	2	12	29	31	15	7	1	2	
1030-93	1		1	43	33	14	5	3			
565-98 x 889-93	1		2	5	17	46	39	1			
565-98 x 999-93		1	11	25	49	19	4	1	1		
889-93 x 999-93		2			11	37	28	13			2
889-93 x 1030-93		1	1		1	38	26	24	2	3	
1030-93 x 999-93		3	1		57	33	8	3	4		

Таблица 2. Распределение проростков овса по уровню устойчивости к действию 1 мМ алюминия

Сорт, гибрид F <sub>2</sub>	Группы проростков с уровнем устойчивости (И/К, %)													
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140
Аргмак					3	4	32	48	10	3				
Colt							11	37	41	11				
Wilma					1	1	12	56	29					
xolt x Аргмак					1	4	15	14	29	20	17	3		
Charlotte x Wilma		1		1		2	2	4	9	19	20	35	7	
Wilma x Charlotte				1	3	2	6	17	17	20	26	7		
Wilma x Colt	1	1			6	11	16	9	18	32		6		
Аргмак x Wilma						9	24	13		5		23	24	2

Для использованных в настоящей работе образцов зерновых культур анализ числа генов, кодирующих признак алюмоустойчивости, с помощью программы GENAN позволил выявить следующее.

Число генов, по которым различаются образцы ячменя, колебалось от двух до четырех: селекционные номера 565-98 и 999-93 отличались по 2 генам; 1030-93 и 999-93 – по четырем генам; по трем генам обнаружены отличия в парах 1030-93 и 889-93, 565-98 и 889-93, 889-93 и 999-93. Сорта овса Аргмак и Wilma отличались тремя генами, сорта Аргмак и Colt – двумя, сорта Colt и Wilma – одним геном.

Попарное сравнение родительских форм овса и ячменя может сказать только о числе генов, по которым отличаются данные два сорта. Если же мы организуем данные в виде триадных комплексов, то возможность математической интерпретации данных значительно возрастет, так как необходимо будет одновременно анализировать три пары сортов. Выполняя математические требования по количеству попарно различающихся генов, можно гипотетически представить формулу изучаемого признака для каждого из образцов, входящих в триадные комплексы, обозначая латинскими буквами эти различающиеся гены. Тогда структура генетической формулы признака «алюмоустойчивость» у использованных образцов ячменя и сортов овса будет выглядеть следующим образом (рис.).

Как видно из рисунка, у исследованных образцов зерновых культур в состав генетической формулы признака «алюмоустойчивость» будут входить разные гены. Учитывая, что растения и овса, и ячменя продолжали рост корневых систем в условиях действия стрессора, по крайней мере в течение всего опыта, можно предположить, что каждый из них имел хотя бы один такой ген. Тогда, в сумме для данного набора образцов овса число различных генов, контролирующих изучаемый признак, может быть не менее четырех, а ячменя – не менее шести.



Эколого-генетическая модель количественных признаков, предложенная Драгавцевым и др. [3] и последовательно развиваемая ее автором [1, 2], объясняет количественные и качественные изменения в работе генетических систем растений тем, что в состав этих генетических систем в разных условиях роста растений входят разные гены. При этом авторы указывают, что сама активность конкретных генов может и не изменяться, но их продукты могут либо вносить вклад в развитие количественного признака, либо же не вносить его. Учитывая большое разнообразие физиологических реакций на алюминий, а также отсутствие специфических реакций на него, мы можем предположить, что родительские формы могут обладать как разными генами, так и одними и теми же генами, но в ответе на стрессовое воздействие у разных образцов принимают участие разные гены (генетические системы).

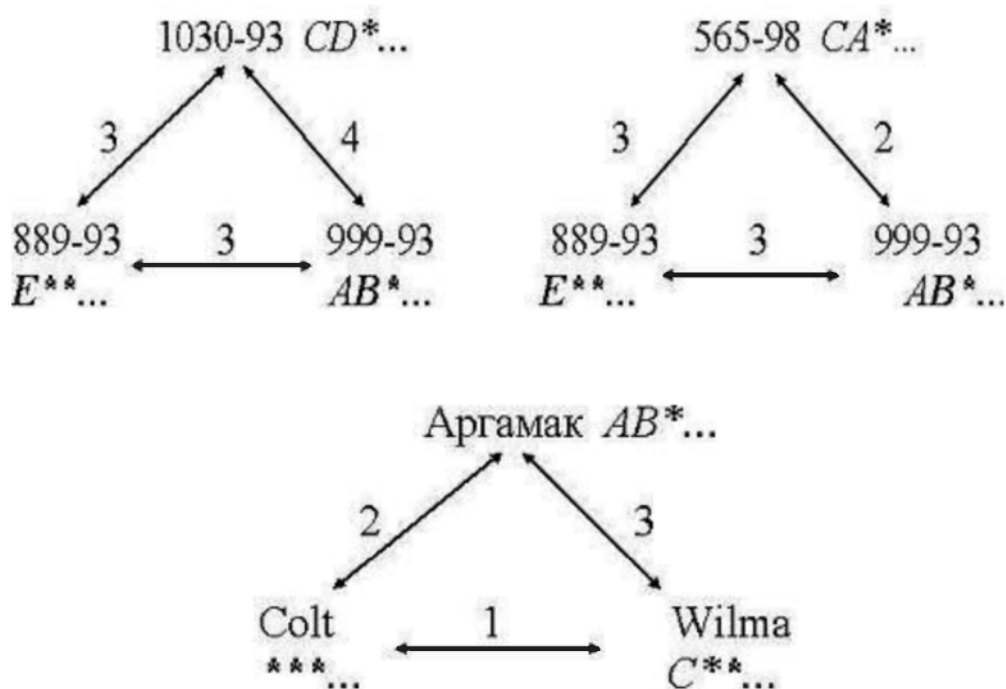


Рисунок. Схема генетических формул признака алюмоустойчивости у исследованных образцов ячменя и овса в условиях действия 1,0 мМ алюминия.

Цифрами 1–4 обозначено число различающихся генов

Аналогично понятию «переопределения генетической формулы признака в онтогенезе», предложенному Драгавцевым и др. [3], когда в меняющихся условиях роста набор генов, определяющих развитие какого-либо признака, также закономерно изменяется; можно предложить понятие «вариабельность генетической формулы признака» в пределах вида растений, когда число и/или набор генов, контролирующих признак, различен у разных сортов одного и того же вида или у одного сорта при одинаковой напряженности стрессового воздействия.

#### ВЫВОДЫ:

1. Учитывая, что растения всех испытанных образцов зерновых культур продолжали свой рост в присутствии 1,0 мМ алюминия, можно считать, что каждый из них несет хотя бы один ген алюмоустойчивости. Тогда, их общее число в исследуемой выборке сортов овса – не менее четырех, у ячменя – не менее шести.

2. У разных сортов одной и той же культуры (ячмень и овес) в одних и тех же условиях стрессового воздействия (1 мМ Al) признак «алюмоустойчивость» может контролироваться разным качественным и количественным набором генов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Драгавцев В.А. К проблеме идентификации источников и доноров по количественным, хозяйственно-важным признакам растений при скрининге коллекций в ВИРе и других генбанках мира // Матер. школы молодых ученых «Экологическая генетика культурных растений». Краснодар. 2005. С. 17–29.
2. Драгавцев В.А. Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству. Методические рекомендации (новые подходы) СПб. 1997. 50 с.
3. Драгавцев В.А., Житун И.И., Шкель И.М., Печнипоренко И.И. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720–723.
4. Лисицын Е.М. Методика лабораторной оценки алюмоустойчивости зерновых культур // Доклады РАСХН. 2003. 3. С. 5–7.
5. Мережко А.Ф. Генетический анализ варьирующих признаков // 2005. <http://www.genetics-soft.spb.ru>
6. Ригит Б.В., Яковлева О.В. Генетика устойчивости ячменя к токсичным ионам алюминия // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 495–512
7. Carver, B.F., Ownby J.D. Acid Soil Tolerance in Wheat // *Advances in Agronomy*. 1995. Vol. 54. P. 117–173.
8. Hede A.R., B. Skovmand, J. Lopez-Cesati. Acid soils and aluminum toxicity // M.P. Reynolds, J.I. Ortiz-Monasterio, A. McNab (eds.). *Application of physiology in wheat breeding*. Mexico, D.F.: CIMMYT. 2001. P. 172–182.

## GROWTH AND DEVELOPMENT OF CUCUMBER PLANTS (*CUCUMIS SATIVUS* L.) UNDER CONTINUOUS LIGHT

*Shibaeva T.G., Markovskaya E.F.*

Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS,  
185910 Petrozavodsk, 11, Pushkinskaya St. Tel. (8142) 762706, E-mail: kharkina@krc.karelia.ru

**Abstract.** The growth and development of cucumber plants *Cucumis sativus* L. were studied under five photoperiods (8, 12, 16, 20 and 24 h) and four levels of light intensity (5, 10, 14 and 18 klx). Plants were harvested at immature and virginile stages. Continuous light enhanced vegetative growth of plants at early stages of ontogenesis, but extension of daylength to 24 h at later stages gave no further increases in growth rate and dry matter accumulation in virginile plants. Plants grown under 24 h photoperiod developed reversible leaf chlorosis and epinasty. Continuous light decreased Fv/Fm, ETR, qP in virginile plants. The mechanisms involved in a plant's response to continuous light and possible causes of negative effects of continuous light (foliar chlorosis, limited plant growth and productivity) are discussed.

## ВЛИЯНИЕ КРУГЛОСУТОЧНОГО ОСВЕЩЕНИЯ НА РОСТ, РАЗВИТИЕ И СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ ОГУРЦА *CUCUMIS SATIVUS* L.

*Шибеева Т.Г., Марковская Е.Ф.*

Учреждение РАН Институт биологии Карельского ЦИЦ РАН,  
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. Тел. (8142) 762706, E-mail: kharkina@krc.karelia.ru

Свет функционально необходим для фотосинтезирующих организмов, трансформирующих и запасующих энергию солнечной радиации в химических связях органического вещества. Вместе с тем, свет является агрессивным фактором, способным вызывать фотоингибирование, фотодинамическое разрушение фотосинтезирующего аппарата и даже гибель клеток [5, 13, 28]. Многочисленными работами показано, что в условиях круглосуточного освещения у растений развивались признаки светового повреждения листьев, чаще всего проявляющиеся в виде межжилкового хлороза и некроза [6, 7, 10, 11, 17, 20, 27, 34, 38, 40, 42, 45]. Однако, несмотря на многочисленные результаты, на сегодняшний день нет единого мнения относительно механизмов, участвующих в отклике растения на непрерывное освещение. Причинами хлороза и некроза, вызванных непрерывным освещением считают гипераккумуляцию крахмала [6, 11, 15, 17], окислительный стресс [31, 33] или выработку стрессового этилена [9, 10, 25, 44], но причинные цепи до сих пор пока не выявлены. Кроме того, температура, интенсивность света, уровень CO<sub>2</sub>, минеральное питание и другие факторы могут оказывать модифицирующее действие

на эффект круглосуточного освещения [39]. В настоящей работе изучали влияние круглосуточного освещения на рост, развитие и состояние фотосинтетического аппарата растений огурца.

Растения огурца (*Cucumis sativus* L.) сорта Зозуля выращивали в камерах искусственного климата в сосудах с песком при температуре  $23 \pm 1^\circ\text{C}$ , влажности  $60 \pm 5\%$ . Растения поливали модифицированным питательным раствором Кнопа. Растения выращивали при разной длине дня – 8, 12, 16, 20 и 24 ч. и разной интенсивности света – 5, 10, 14 и 18 клк. Для анализа использовали растения в двух возрастных состояниях: имматурном (2–3 настоящих листа, 14 день от посадки) и виргинильном (6–8 настоящих листьев, 21 день от посадки). Определяли биомассу органов растения, площадь листьев, содержание фотосинтетических пигментов спектрофотометрическим методом, параметры флуоресценции хлорофилла (потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II ( $F_v/F_m$ )), относительную скорость транспорта электронов (СТЭ), коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения с помощью анализатора фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия).

Таблица 1. Ростовые показатели растений *C. sativus*

Освещенность, клк	Фотопериод, ч	RGR, мг/г сут	NAR, мг/дм <sup>2</sup> сут	LAR, см <sup>2</sup> /г	SLA, дм <sup>2</sup> /г	Эффективность использования световой энергии, мг сух веса /ч
Имматурные растения						
5	16	65,1±0,8	14±1	475±19	6,6±0,3	8,2
	20	66,5±1,1	15±1	436±39	6,0±0,6	7,5
	24	67,8±1,4	17±1	402±25	5,4±0,3	7,1
10	16	63,7±0,2	16±1	402±21	6,1±0,4	28
	20	64,1±0,2	17±2	377±46	5,6±0,6	26
	24	64,7±0,2	23±2	280±22	4,1±0,5	29
14	16	69,8±0,3	23±2	301±20	4,1±0,2	58
	20	71,2±0,2	25±2	289±21	3,9±0,3	55
	24	71,8±0,2	26±4	278±43	3,8±0,6	51
18	16	73,0±0,9	25±2	291±17	4,0±0,2	10
	20	73,4±2,1	27±2	270±15	3,9±0,2	9
	24	73,9±2,3	29±5	263±41	3,8±0,5	8
Виргинильные растения						
5	16	122±10	30±5	412±53	6,1±0,7	31
	20	132±4	35±2	382±17	5,7±0,2	36
	24	119±7	36±2	332±14	5,1±0,2	26
10	16	109±3	37±3	295±27	5,0±0,4	124
	20	109±6	48±11	234±42	3,6±0,9	115
	24	95±10	38±5	252±6	4,1±0,2	85
14	16	104±6	37±2	285±15	4,6±0,3	214
	20	108±7	50±4	218±10	3,9±0,2	199
	24	107±4	49±3	220±11	3,7±0,2	161
18	16	128±7	47±6	273±20	4,1±0,3	45
	20	135±6	59±2	230±20	3,7±0,2	48
	24	134±9	64±6	210±9	3,4±0,1	35

Анализ ростовых показателей выявил изменения реакции растений на действие круглосуточного освещения в онтогенезе. Так, показано стимулирующее влияние 24 ч. фотопериода на относительную скорость роста (RGR) (табл. 1) и накопление биомассы (рис. 1а) у растений огурца в имматурном возрастном состоянии при разных уровнях интенсивности освещения. Анализ компонентов RGR показал, что увеличение произошло за счет более высоких значений скорости чистой ассимиляции (NAR), которые компенсировали снижение удельной площади листьев (SLA), влекущее за собой снижение отношения листовой поверхности к общему весу растения (LAR) (табл. 1). Это не согласуется с данными литературы [19, 37], где было показано, что длинный день может приводить к увеличению накопления биомассы за счет повышения LAR. Возможно, снижение SLA с увеличением фотопериода в наших экспериментах связано с увеличением интеграла света, что согласуется с ранее полученными для огурца дан-

ными [29], в т.ч. при круглосуточном освещении [42]. Повышение RGR за счет NAR при круглосуточном освещении отмечалось у ряда видов культурных растений [24]. Однако в наших экспериментах эффект стимуляции роста не наблюдался у виргинильных растений, у которых отмечалось снижение не только LAR, но и NAR, и, как следствие, снижение RGR (табл. 1) и накопления биомассы (рис. 1б). Эффективность использования световой энергии при 24 ч. фотопериоде уже на иматурной стадии, когда увеличение фотопериода способствовало росту, не отличалась от таковой при 20 ч. фотопериоде, а на виргинильной стадии снижалась при всех уровнях освещенности (табл. 1). В литературе имеются данные о стимуляции вегетативного роста растений (салат, редис, турнепс, томат, перец) в течение некоторого времени за счет 24 ч. фотопериода [12, 21, 22, 23, 24]. В целом, данные относительно влияния круглосуточного освещения на накопление сухого вещества растениями весьма противоречивы и часто это связано с различной постановкой экспериментов, разным возрастом экспериментальных растений и модифицирующим влиянием других факторов среды [39].

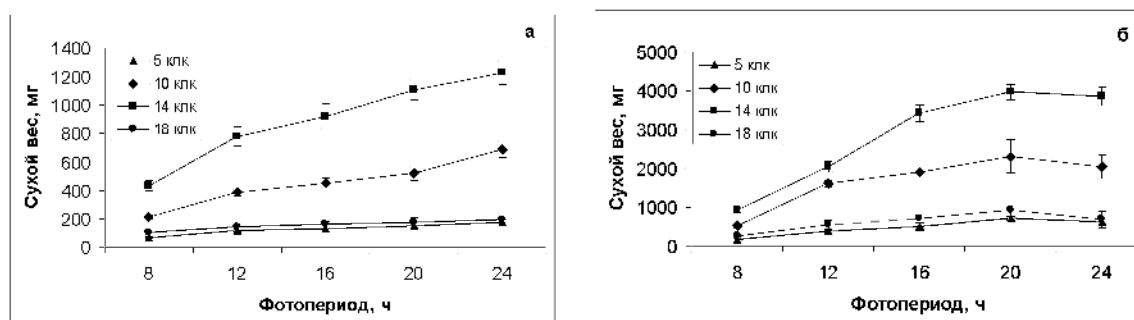


Рисунок 1. Влияние фотопериода на биомассу растений *C. sativus* L. при разных уровнях освещения (5, 10, 14, 18 клк) в иматурном (а) и виргинильном (б) возрастных состояниях.

Увеличение фотопериода от 8 до 20–24 ч. при разных уровнях освещенности стимулировало увеличение доли биомассы корней у растений от 10 до 20–23 %, что соответствует данным литературы для других культур [7]. Этот эффект важен для культуры огурца, как растения с индетерминантным типом роста побега, реализация органогенного потенциала которого ограничивается относительно слабым развитием корневой системы [4, 46].

Исследование влияния фотопериода на скорость появления листьев показало, что этот процесс стимулируется при увеличении фотопериода от 8 до 16 ч., но затем не изменяется вплоть до круглосуточного освещения при разных уровнях освещенности. Полученные нами данные не согласуются с результатами работ Лисовского и Долгушева [1], где показано ингибирование вегетативного развития некоторых короткодневных видов круглосуточным освещением, и несколько расходятся с результатами, полученными Львовой [2], где различные сорта огурца, выращиваемые при 24 ч. фотопериоде в течение двух месяцев имели на 6–8 листьев больше, чем растения при длине дня 12 ч. Вопрос об участии в этих процессах интеграла света остается открытым, хотя было показано, что количество листьев у огурца увеличивается с увеличением интеграла света и не зависит от продолжительности фотопериода, включая круглосуточное освещение [42].

Результаты настоящей работы показали, что снижение продуктивности у виргинильных растений, которое отмечается при 24 ч. фотопериоде тесно связано с состоянием фотосинтетического аппарата (ФСА), отдельные показатели которого демонстрируют признаки фотоингибирования. Оно проявлялось в значительном снижении значений  $F_v/F_m$ , СТЭ и  $qP$  у активно растущих листьев в условиях круглосуточного освещения относительно других длинных фотопериодов. Из литературы известно, что фотозащитная регуляция фотосинтеза по принципу обратной связи приводит к фотоингибированию, если ночное восстановление является неполным [16], что может иметь место при круглосуточном освещении. Считается, что при длительных воздействиях света высокой интенсивности возрастает время жизни возбужденных состояний хлорофилла и увеличивается скорость генерации активных форм кислорода (АФК). Можно предположить, что действие света умеренной интенсивности, но в течение 24 ч. в сутки, также может стимулировать генерацию АФК и приводить, как и свет высокой ин-

тенсивности, к угнетению процессов фотосинтеза и деструкции ФСА [3, 30,]. Это предположение поддерживается данными по увеличению NPQ в семядольных листьях у имматурных растений на 24 ч. фотопериоде, что предотвращало фотоингибирование и фотоповреждение ФСII [41], снижая генерацию АФК [14]. У виргинильных же растений величина NPQ снижалась, указывая на неспособность к тепловому рассеиванию избытка энергии. Известно, что фотоингибирование реакционного центра (РЦ) ФС II, вызванное действием видимого света высокой интенсивности на ФСА, может быть обратимым («динамическим») и необратимым («хроническим») [18]. В наших экспериментах, судя по восстановлению значений  $F_v/F_m$  у листьев, закончивших активный рост, процесс фотоингибирования ФС II связан только с инактивацией РЦ ФС II [32], а не его повреждением при круглосуточном освещении, и оказался обратимым. Функциональная инактивация ФСА у виргинильных растений при 24 ч. фотопериоде сопровождалась уменьшением общего содержания хлорофиллов (с проявлением признаков межжилкового хлороза) и их доли в ССК, а так же увеличением содержания каротиноидов (табл. 2). Признаки хлороза проявлялись у виргинильных растений на активно растущих листьях. Со временем, у заканчивающих рост листьев наблюдалось частичное устранение признаков хлороза и восстановление зеленой окраски листьев, в то время как новые активно растущие листья приобретали более выраженные признаки хлороза. Также в условиях 24 ч. фотопериода при всех уровнях освещенности наблюдалась эпинастия листьев. Снижение содержания хлорофилла на единицу веса листа при круглосуточном освещении, сопровождаемое развитием хлороза, было отмечено в работах на томате [6, 11], перце [11], баклажане [33]. Можно предположить, что снижение содержания хлорофиллов является способом сохранения ФСА за счет снижения генерации количества АФК, что визуально может усиливать эффект хлороза. Этот процесс адаптации к круглосуточному освещению может приводить к модификации распределения хлорофилла между фотосистемами и изменению размеров фотосистем [15]. Для огурца эта адаптация скорее приводит, как и у томата [15], к снижению углеводного метаболизма, что в свою очередь ведет к частичному фотоокислению хлорофилла и, как следствие – к развитию хлороза, но, как показали наши опыты, этот процесс обратим. Увеличение фракции каротиноидов в листьях огурца при круглосуточном освещении может свидетельствовать о возможном их участии в защите ФСА от фотоингибирования [12].

Таблица 2. Содержание пигментов и параметры фотосинтетического аппарата листьев *C. sativus*

Освещенность, к/к	Фотопериод, ч	Хлорофилл <i>a+b</i> , мг/г сухой массы	Хлорофилл <i>a/b</i>	Доля хлорофилла в ССК, %	Каротиноиды, мг/г сухой массы	Хлорофилл /каротиноиды
Имматурные растения						
5	16	19,8±0,8	2,6±0,1	61±1	3,7±0,4	5,4±0,5
	20	20,2±1,3	2,4±0,2	65±4	3,4±0,4	5,9±0,5
	24	18,8±1,3	2,2±0,2	69±5	2,7±0,3	7,2±0,9
10	16	17,3±0,4	2,8±0,2	58±3	7,3±0,4	2,4±0,1
	20	18,3±0,7	2,6±0,2	61±3	7,6±0,4	2,4±0,1
	24	15,9±0,6	2,1±0,1	71±2	5,1±0,4	3,1±0,2
14	16	17,4±1,3	1,8±0,2	88±2	2,0±0,2	9,0±1,5
	20	18,5±0,8	2,0±0,2	87±2	2,0±0,2	9,3±1,0
	24	15,1±1,0	1,9±0,2	85±2	2,0±0,1	7,6±0,9
Виргинильные растения						
5	16	17,6±1,5	2,1±0,3	72±2	2,7±0,2	6,8±0,6
	20	18,1±0,9	2,4±0,4	67±3	3,6±0,3	6,1±0,6
	24	13,9±2,2	2,7±0,3	60±4	4,1±0,4	4,7±0,8
10	16	17,1±0,8	2,1±0,2	83±4	1,9±0,4	7,2±1,7
	20	16,0±0,4	2,6±0,3	74±5	2,5±0,6	4,8±0,7
	24	14,2±1,3	2,7±0,5	74±6	2,8±0,6	4,6±0,9
14	16	17,2±1,5	2,0±0,2	84±3	2,3±0,3	7,7±1,6
	20	17,7±1,3	2,5±0,4	80±4	2,5±0,4	7,1±1,0
	24	13,3±0,3	3,1±0,5	71±6	3,0±0,6	4,6±0,8
18	16	12,3±1,2	2,9±0,4	58±5	2,9±0,4	4,2±0,5
	20	14,4±1,4	2,5±0,3	61±6	2,6±0,4	4,4±0,6
	24	9,6±1,1	3,6±0,9	45±4	3,9±0,4	2,9±0,3

Проведенные исследования показали, что при выращивании растений огурца до виргинильной стадии развития в условиях круглосуточного освещения происходит снижение скорости роста, уменьшение накопления биомассы, снижение содержания хлорофиллов с проявлением признаков межжилкового хлороза, увеличение содержания каротиноидов, ингибирование функциональной активности ФСА и изменение ориентации листьев. В литературе имеются различные гипотезы о причинах развития хлороза в условиях круглосуточного освещения: неспособность листа экспортировать фотоассимиляты [11], высокий уровень фотоокислительного стресса [31, 33], выработка стрессового этилена [8, 9, 25, 44] и представления о нефотопериодической природе повреждения листьев в этих условиях [20, 26, 27, 35, 36, 40, 43, 45]. По нашим представлениям, круглосуточное освещение приводит к ингибированию функциональной активности растительного организма, и адаптивный ответ прежде всего включает морфологические изменения габитуса растения и снижение содержания хлорофиллов, как самый простой способ понижения фотосинтетической функции, связанной прежде всего со снижением выработки АФК и защитой организма от фотоокисления. Это состояние индуцибельно, оно сохраняется в период максимальной функциональной активности листа, что совпадает с периодом активного роста, и имеет проявление в виде обратимого хлороза в условиях круглосуточного освещения. Лист, закончивший рост, способен к восстановлению исходного состояния ФСА и ликвидации симптомов хлороза.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Лисовский Г.М., Долгушев В.А. Очерки частной светокультуры растений. Новосибирск: Наука, 1986. 129 с.
2. Львова И.И. Влияние светового режима на морфогенез разных сортов огурца. Свет и морфогенез растений (Куперман Ф.М., Ржанова Е.И.). М.: Изд-во Московского ун-та, 1978. С. 113–136.
3. Мерзляк М.И. Активированный кислород и жизнедеятельность растений. Сорос. обр. ж., 1999. 9, 20–26.
4. Харьковина Т.Г. Соотношение между надземными и подземными органами в онтогенезе *Cucumis sativus* L. Контроль состояния и регуляция функций биосистем. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. С. 30–35.
5. Рубин А.Б. Принципы организации и регуляции первичных процессов фотосинтеза // Тимирязевские чтения LV. Пушкино: ОНТИ ПНЦРАН, 1995. 38 С.
6. Bradley F.M., Janes H.W. Carbon partitioning in tomato leaves exposed to continuous light // Acta Hort. 1985. 174. P. 293–302.
7. Craker L.E., Seibert M., Clifford J.T. Growth and development of radish (*Raphanus sativus* L.) under selected light environments // Ann. Bot. 1983. 51. P. 59–64.
8. Cushman K.E., Tibbitts T.W. The ethylene-action inhibitor silver thiosulfate reduces continuous irradiation injury in potato // ASGSB Bull. 1992. 6. 40.
9. Cushman K.E., Tibbitts T.W. The role of ethylene in the development of constant-light injury of potato and tomato // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1998. 123(2). P. 239–245.
10. Cushman K.E., Tibbitts T.W., Sharkey T.D., Wise R.R. Constant-light injury of tomato: Temporal and spatial patterns of carbon dioxide assimilation, starch content, chloroplast integrity, and necrotic lesions // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1995. 120. P. 1032–1040.
11. Demers D.A. Physiologie, photosynthèse et métabolisme carboné de plants de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) et de poivron (*Capsicum annuum* L.) cultivés sous de longues photoperiods. Thèse de Doctorat. Faculté des Études Supérieures, Université Laval, Ste-Foy, Québec, Canada. 1998.
12. Demers D.A., Gosselin A. Growing greenhouse tomato and sweet pepper under supplemental lighting: optimal photoperiod, negative effects of long photoperiod and their causes // Acta Hort., 2002. 580. P. 83–88.
13. Demmig-Adams B., Adams W.W. III. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1992. 43. P. 599–626.
14. Demmig-Adams B., Adams W.W. III. Antioxidants in photosynthesis and human nutrition // Science, 2002. 298. P. 2149–2153.
15. Dorais M. Aspects cultureux et physiologiques de la tomate et du poivron de serre soumis à un éclairage d'appoint. Thèse de doctorat faculté des études supérieures, Université Laval, Québec, Canada. 1992.
16. Franklin K.A., Larner V.S., Whitelam G.C. Light Signals, Phytochromes and Cross talk with other environmental Cues // J. Exp. Bot. 2004. 55: 395.
17. Gestel, N.C., Nesbit, A.D., Gordon, E.P., Green, C., Pare, P.W., Thompson, L., Peffley, E.B., Tissue, D.T. Continuous light may induce photosynthetic downregulation in onion – consequences for growth and biomass partitioning // Physiol. Plantarum, 2005. 125. P. 235–246.

18. Gomez I., Perez-Rodriguez E., Vinegla B., Figueroa P.L., Karsten U. Effects of solar radiation on photosynthesis, UV-absorbing compounds and enzyme activities of the green alga *Dasycladus vermicularis* from southern Spain // J. Photochem. and Photobiol. 1998. B 47. P. 46–57.
19. Heide O.M., Hay R.K.M., Baugeröd H. Specific day length effects on leaf growth and photosynthesis of high-latitude grasses // Ann. Bot. 1985. 55. P. 579–586.
20. Hillman W.S. Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles // Amer. J. Bot., 1956. 43. P. 89–96.
21. Hori Y., Tatsumi M., Shiraishi K. Studies on the growth of vegetables in relation to light conditions. II. The effects of prolonged illumination on the growth of vegetables // Bull. Hort. Res. Stn. Jpn., 1968. A 7: 173–185.
22. Ikeda A., Nakayama S., Kitaya Y., Yabuki K. Basic study on material production in plant factory. (1) Effects of photoperiod, light intensity and CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis of lettuce // Environ. Control Biol. 1988a. 26. P. 107–112.
23. Ikeda A., Nakayama S., Kitaya Y., Yabuki K. Basic study on material production in plant factory. (2) Effects of photoperiod, light intensity and CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis of turnip // Environ. Control Biol. 1988b. 26. P. 113–117.
24. Inada K., Yabumoto Y. Effect of light, quality, daylength and periodic temperature variation on the growth of lettuce (*Lactuca sativa*) and radish (*Raphanus sativus*) plants // Jap. J. Crop Sci. 1989. 58, 4. P. 689–694.
25. Jensen E.B., Veierskov B. Interaction between photoperiod, photosynthesis and ethylene formation in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv. Ailsa Craig and ACC-oxidase antisense pTOM13) // Physiol. Plant. 1998. 103. P. 363–368.
26. Ketellapper H.J. Diurnal periodicity and plant growth // Physiol. Plantarum, 1969. 22(5). P. 899–907.
27. Kristoffersen T. Interactions of photoperiod and temperature in growth and development of young tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) // Physiol. Plant. 1963. 16. P. 1–98.
28. Long S.P., Humphries S., Falkowski P.G. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1994. 45: 633–662.
29. Lorenz H.P. Modelluntersuchungen zur Klimareaktion von Wachstumskomponenten am Beispiel Salatgurkenpflanzen (*Cucumis sativus* L.) – Ein Beitrag zur Temperaturführung in Gewächshäusern. Thesis: Fakultät für Gartenbau und Landeskultur der Technischen Universität Hannover. 1980.
30. Mahalingam R., Fedoroff N. Stress response, cell death and signaling: the many faces of reactive oxygen species // Physiol. Plantarum. 2003. 119(1): 56–68.
31. Masuda M., Yamaguchi T., Murakami K., Kosaka S. Effects of continuous light intensity on dry mass yield, light-induced leaf injury and superoxide dismutase activity in pepper and eggplant // J. Soc. High Tech. Agr. 2002. 14 (1). P. 32–37.
32. Mizusawa N., Yamamoto N., Miyao M. Characterization of damage to the D1 protein of photosystem II under photoinhibitory illumination in non-phosphorylated and phosphorylated thylakoid membranes // J. Photochem. Photobiol. B. Biol. 1999. 48. P. 97–103.
33. Murage E., Masuda M. Response of pepper and eggplant to continuous light in relation to leaf chlorosis and activities of antioxidative enzymes // Sci. Hortic. 1997. 70. P. 269–279.
34. Murage E., Watahiro N., Masuda M. Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in response to continuous light and carbon dioxide // Sci. Hortic. 1996. 67. P. 27–37.
35. Ohyama K., Omura Y., Kozai T. Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light // Hort. Sci. 2005. 40. P. 1304–1306.
36. Omura Y., Oshima Y., Kubota C., Kozai T. Treatments of fluctuating temperature under continuous light enabled the production of quality transplants of tomato, eggplant and sweet pepper // Hort. Sci. 2001. 36. P. 508.
37. Solhaug K.A. Influence of photoperiod and temperature on dry matter production and chlorophyll content in temperate grasses // Norweg. J. Agric. Sci. 1991. 5. P. 365–383.
38. Stutte G.W., Yorio N.S., Wheeler R.M. Interacting effects of photoperiod and photosynthetic photon flux on net carbon assimilation in potato leaves // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1996. 121. P. 264–268.
39. Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Shibaeva T.G. Plants under continuous light: a review // Plant Stress, 2010. 4(1): 5–17.
40. Tibbitts T.W., Bennett S.M., Cao W. Control of continuous irradiation injury on potato with daily temperature cycling // Plant Physiol. 1990. 93. P. 409–411.
41. Warner M.E., Fitt W.K., Schmidt G.W. Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching // Proc Natl Acad Sci USA. 1999. 96. P. 8007–8012.
42. Warrington I.J., Norton R.A. An evaluation of plant growth and development under various daily quantum integrals // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1991. 116. P. 544–551.
43. Went F.W., Sheps L.O. Environmental factors in regulation of growth and development: ecological factors // Plant Physiology. Treatise, Vol. 5a. NY-London. 1969.

44. Wheeler R.M., Peterson B.V., Stutte G.W. Ethylene production throughout growth and development of plants // Hort. Sci. 2004. 39. P. 1541–1545.

45. Wheeler R.M., Tibbitts T.W. Growth and tuberization of potato (*Solanum tuberosum* L.) under continuous light // Plant Physiol. 1986. 80. P. 801–804.

46. Zijlstra S., Groot S.P.C., Jansen J. Genotypic variation of rootstocks for growth and production in cucumber: possibilities for improving the root system by plant breeding // Sci. Hort. 1994. 56(3). P. 185–196.

## NITROGEN COMPOUNDS IN THE ORGANS OF SILVER BIRCH AND CURLY BIRCH SAPPLINGS, AND THEIR RESPONSE TO NITROGEN TREATMENTS

*Shulyakovskaya T.A., Repin A.V., Shreders S.M.*

Forest research institute of Karelian research center of Russian academy of sciences, Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11.  
Tel. (8142)768160. E-mail: sea39@rkmail.ru

**Abstract.** A study was carried out to find distinctions in the nitrogen status of plants of two forms of the birch species *Betula pendula* early in the ontogeny, and to compare their responses to nitrogen application to the soil. Compared to silver birch, curly birch had higher nitrogen supply to the organs, higher concentrations of the main transport nitrogen compound – amino acid citrulline – in the trunk, and the concentration of glutamic acid – a central link in nitrogen metabolism – in the leaves is maintained at a certain level during the growing season. Application of nitrogen fertilizers to the soil resulted in a notable rise in the content of protein nitrogen in the bark and wood of 3-year-old curly birch saplings during intensive cambial activity (July). High dose nitrogen treatments significantly enlarged the amount of amino acids in the leaves and, especially, in the bark of curly birch. Curly birch saplings responded to a moderate dose nitrogen treatment with weight increment, when the whole plant weight increased by 42 %, and the weight of axial organs – by 57 % compared to the control.

## АЗОТИСТЫЕ СОЕДИНЕНИЯ В ОРГАНАХ САЖЕНЦЕВ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ И КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И ИХ РЕАКЦИЯ НА ПОДКОРМКИ АЗОТОМ

*Шуляковская Т.А., Репин А.В., Шредерс С.М.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН,  
г. Петрозаводск, ул. Пушkinsкая, 11. Тел. (8142)768160. E-mail: sea39@rkmail.ru

Азот является лимитирующим фактором роста и развития древесных растений [8]. Существует тесная взаимосвязь между скоростью обеспечения азотом и расходом его с одной стороны и скоростью роста с другой. Внутренний азотный статус дерева может воздействовать не только на суммарную скорость роста [6], но также на внутреннее распределение потребления С и N. Наибольшее количество азота потребляется на синтез белка и хлорофилла. Недостаток хлорофилла уменьшает фотосинтез и, таким образом, отрицательно сказывается на росте. Источником значительной части азота, используемого для формирования листьев весной, является ремобилизация его запасов в растении [5]. Листья используют энергию и углеродные соединения, созданные при фотосинтезе, для ассимиляции азота в первоначальные аминокислоты (глутамин и глутамат). Аминогруппы этих продуктов обмена затем перемещаются путем реакций трансминирования для формирования множества аминокислот, необходимых для синтеза белков и других целей [4, 7, 8].

Ранние этапы онтогенеза березы повислой *Betula pendula* Roth и ее формы – карельской березы изучены очень мало. Теоретический интерес представляют сведения о том, различаются ли однолетние сеянцы двух форм березы одного вида в метаболическом плане; какие особенности азотного обмена (важнейшего из всех) намечаются в органах карельской березы, растущей в одинаковых условиях с березой повислой, на ранних этапах онтогенеза. Практический интерес представляют способы воздействия на метаболизм сеянцев березы для ускорения и усиления образования узорчатой древесины ствола карельской березы, и в результате – получения желаемой морфологической формы березы аномального строения. Целью работы являлось исследование динамики азотистых соединений у сеянцев карельской



березы в сравнении с одновозрастными сеянцами березы повислой на втором году жизни, выявление различий в азотном статусе растений разных форм березы одного вида на раннем этапе онтогенеза, растущих в одинаковых условиях; а также изучение влияния подкормок разными дозами азота на показатели азотного обмена и наращивание сухой массы 2–3-летних саженцев березы повислой и карельской березы, сравнение реакции двух форм березы вида *Betula pendula* на внесение в почву азота.

Объектами исследования были однолетние сеянцы и 2–3-летние саженцы березы повислой *Betula pendula* Roth и карельской березы *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, выращенные из сертифицированных семян от контролируемого опыления, закупленных в Финляндии в фирме Forelia OY. На второй год жизни сеянцы росли без покрытия теплицы пленкой и их брали на анализы в различные фенофазы: в середине мая, когда почки начали распускаться; в конце июня по завершении роста листьев; в середине июля – период активной камбиальной деятельности, т. е. при максимальной скорости роста стебля в толщину, и в ноябре – период глубокого покоя. Сеянцы отбирали по 7 штук каждой формы, делили на органы: почки, листья брахибластов, листья ауксибластов первой генерации и ауксибластов второй генерации, кору и древесину стволика, корни диаметром до трех миллиметров. 2–3-летние саженцы березы двух форм использовали при изучении влияния подкормок азотом на растения в течение 2006–2007 гг. с мая по август. На участке со средним уровнем азота вносили экофоску в количестве 5 г на м<sup>2</sup> каждые 10 дней, а на участке с высоким уровнем азота – экофоску и аммиачную селитру по 10 г на м<sup>2</sup>. В качестве контроля использовали саженцы того же возраста и происхождения, выращиваемые на таких же участках, но без подкормок на почве с низким уровнем азота. Двухлетние саженцы березы повислой и карельской березы выкапывали для анализов в конце апреля (период подготовки к росту), в начале июля (период активной камбиальной деятельности), а также в середине октября 2007 г. (глубокий покой). В начале вегетационного периода и по его окончании проводили биометрические измерения и взвешивания саженцев по 5–7 штук в каждой группе, полученные данные обрабатывали статистически. По 3 растения делили на органы: почки, листья, корни, кору и древесину стволика. Усредненные навески органов фиксировали в жидком азоте и высушивали в лиофильной сушилке. Общий и белковый азот в тканях определяли по методике [2]. Свободные аминокислоты экстрагировали из тканей горячей водой на водяной бане [1]. Состав и содержание аминокислот изучали с помощью автоматического аминокислотного анализатора ААА-339.

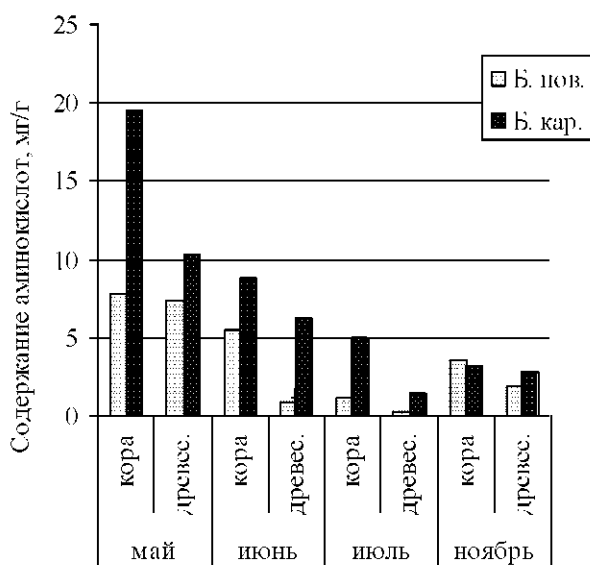


Рисунок 1. Суммарное содержание свободных аминокислот в стволовой части 1-летних сеянцев березы повислой и карельской березы в разные фенофазы

Сравнение сеянцев березы повислой и карельской березы показало, что во второй вегетационный период их жизни отмечалось явное преобладание карельской березы по уровню обеспечения тканей азотом. Ее корни активной поглощали азот и синтезировали аминокислоты, древесина и кора пропускали большой объем азотных соединений, снабжая ткани и органы сеянцев азотом (рис. 1). В периоды активных ростовых процессов стволовая часть сеянцев карельской березы содержала много

цитруллина – соединения, в виде которого азот транспортируется по растению. Абсолютные концентрации цитруллина в коре и древесине стволиков сеянцев карельской березы значительно выше таковых у березы повислой и в июне (периоде активного роста побегов, листьев), и в июле (времени роста стволика в толщину) (рис. 2). В июле снижался общий уровень свободных аминокислот, в том числе и цитруллина, в тканях сеянцев, но росла доля цитруллина в суммарном содержании аминокислот в коре и древесине стволика карельской березы. Одним словом, сохранялась важная роль этой аминокислоты в обеспечении растения азотом. В листьях ауксибластов сеянцев карельской березы отмечено преобладание над березой повислой по содержанию аминокислот, занимающих центральные позиции в обмене всех аминокислот, а именно глутаминовой и аспарагиновой кислот, а также резервных форм глутаминовой кислоты – глутамина и  $\gamma$ -АМК. Следует отметить, что при значительном снижении общего количества свободных аминокислот и отдельных их представителей в листьях сеянцев карельской березы в июле содержание глутаминовой кислоты сохранялось на определенном уровне, т. е. в листьях поддерживалась концентрация глутаминовой кислоты, являющейся главным поставщиком аминокислот в реакциях переаминирования. Есть доказательства, что при большинстве обстоятельств растение способно поддерживать концентрацию глутамата в довольно узких пределах. Механизм этот включает ряд ферментов, присутствующих в различных клеточных компартментах, главным образом, глутаминсинтетаза, глутаматсинтаза и глутаматдегидрогеназа [3]. Итак, уже на раннем этапе онтогенеза карельской березы, а именно, на втором году жизни сеянцев, когда еще отсутствуют видимые отличия в строении древесины стволика, появляющиеся позднее, есть различия в показателях азотного обмена тканей и органов. По сравнению с березой повислой у карельской березы выше уровень обеспеченности органов азотом, более высокие концентрации основного транспортного соединения азота у березы – непротеиногенной аминокислоты цитруллина в ствольной части, а в листьях в период роста поддерживается на определенном уровне концентрация глутаминовой кислоты – центрального звена в обменных процессах азотистых соединений.

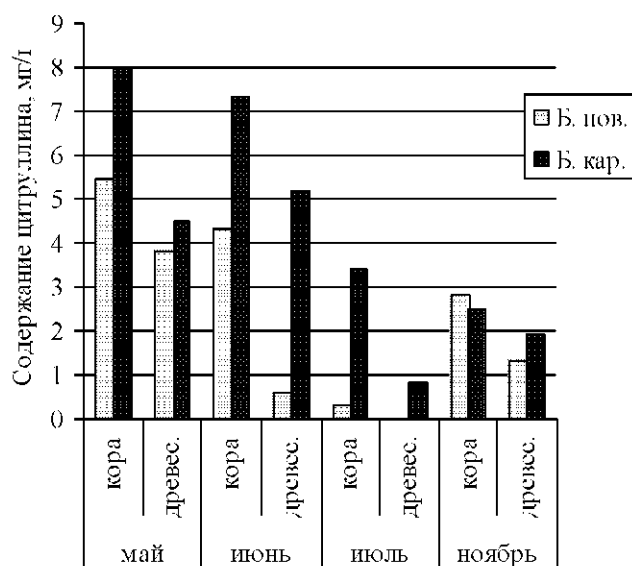


Рисунок 2. Содержание цитруллина в стволках 1-летних сеянцев березы повислой и карельской березы в разные фенофазы

Внесение азотных удобрений в почву приводило к заметному повышению уровня белкового азота в коре и древесине 2-летних саженцев карельской березы в период активной деятельности камбия (июль) (рис. 3). Увеличение доли белкового азота от общего в древесине саженцев в данный период под влиянием высокой дозы азота позволяет предположить, что избыточный азот запасается в древесине в форме белков.

В контрольных саженцах карельской березы суммарное содержание свободных аминокислот превышало данный показатель у березы повислой в листьях – в 3 раза, в коре – в 2 раза. Подкормки высокими дозами азота способствовали существенному увеличению количества аминокислот в листьях и, особенно, в коре карельской березы, что говорит об ответной реакции саженцев на избыток азота в виде усиления синтеза аминокислот в листьях и их оттока по флоэме (часть коры) (рис. 4). В

древесине и корнях саженцев карельской березы наиболее эффективной по повышению уровня свободных аминокислот была средняя доза азота, что может подтверждать предположение о переходе избытка азота из небелковой формы в белковую в древесине.

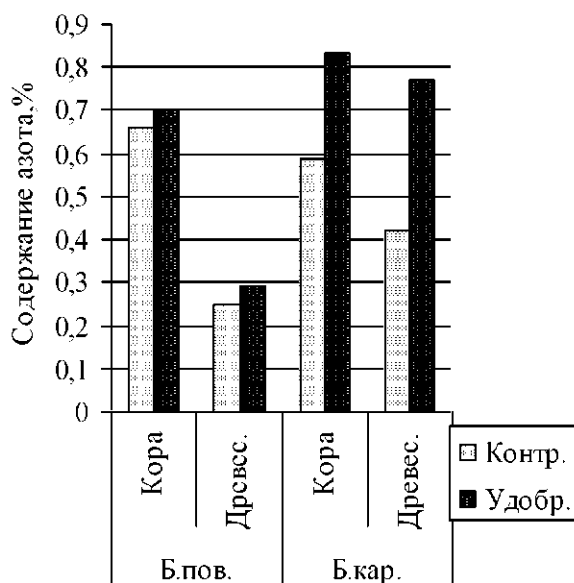


Рисунок 3. Содержание белкового азота в стволовой части 2-летних саженцев березы повислой и карельской березы при подкормках азотом, % от сух. в-ва.

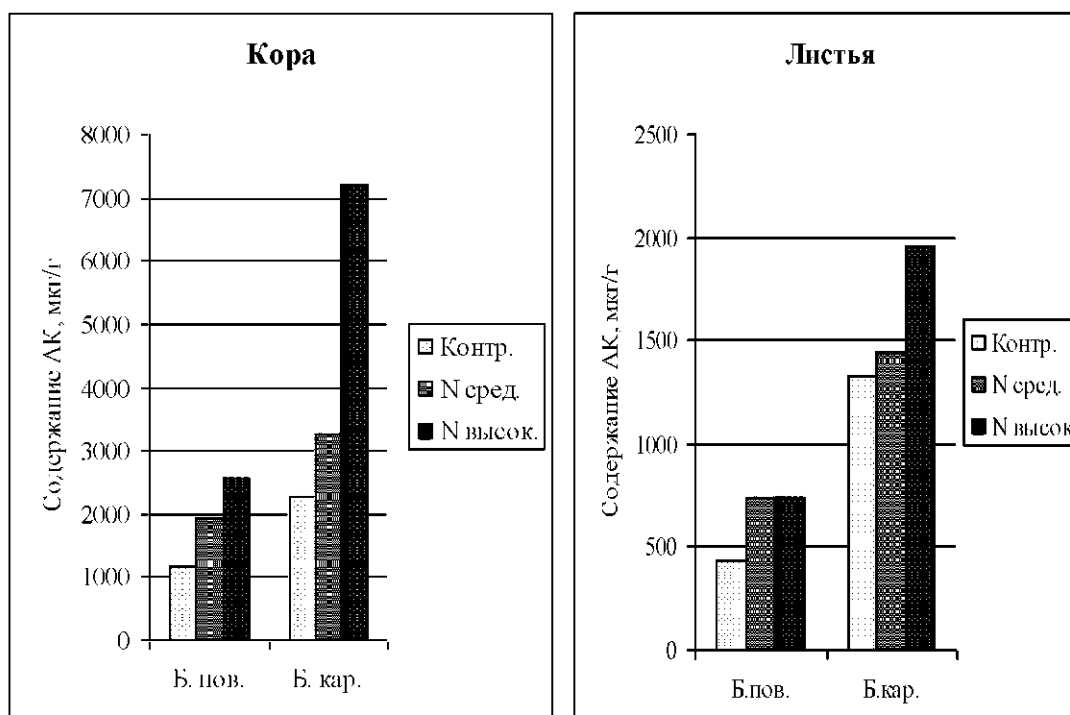


Рисунок 4. Общее содержание свободных аминокислот в листьях и коре 2-летних саженцев березы повислой и карельской березы при подкормках азотом.

(Контр. контроль; Nсред. средний уровень азота; Nвысок. высокий уровень азота).

Под влиянием азотных подкормок возрастала доля цитруллина в коре и древесине. У хорошо обеспеченных азотом саженцев карельской березы в коре обнаруживали почти половину всех свободных аминокислот саженца, и из них 68 % представлено цитруллином.

В конце вегетационного периода было обнаружено небольшое повышение массы саженцев березы повислой (всего растения и его осевых органов) под влиянием высокой дозы азота. Саженцы карельской березы реагировали нарастанием массы на среднюю дозу подкормки азотом, когда масса всего растения увеличивалась на 42 %, а осевых органов – на 57 % по сравнению с контролем. Высокая доза подкормки не стимулировала наращивание массы саженцев карельской березы.

#### ВЫВОДЫ

• Уже на второй год жизни сеянцев двух форм *Betula pendula* Roth заметна разница в их азотном статусе. По сравнению с березой повислой карельская береза активнее синтезировала в листьях и корнях аминокислоты, лучше обеспечивала органы сеянца азотом, пропуская больший объем цитруллина по осевым органам.

• Внесение азотных удобрений в почву приводило к заметному повышению содержания белков в коре и древесине 2-летних саженцев карельской березы в период активной деятельности камбия. Подкормки высокими дозами азота стимулировали синтез аминокислот в листьях карельской березы и отток их по коре. В итоге саженцы карельской березы реагировали на азотные удобрения нарастанием массы всего саженца и, особенно, его осевых органов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Каликина Л.П., Назаренко Л.В., Гордеева Е.Е. Модифицированный метод выделения свободных аминокислот для определения на аминокислотном анализаторе // Физиология растений. 1990. Т. 37. Вып. 3. С. 617-621.
2. Чикина И.Ф. Азотный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: Наука, 1985. С. 57–82.
3. Förde B.G., Lea P.J. Glutamate in plants: metabolism, regulation and signaling, // Journal of Experimental Botany. 2007. Vol. 58. № 9. P. 2339–2358.
4. Maimann S., Wagner C., Kreft O., Zeh M., Willmitzer L., Höfgen R., Hesse H. Transgenic potato plants reveal the indispensable role of cystathionine  $\beta$ -lyase in plant growth and development // The Plant Journal. 2000. Vol. 23. P. 747–758.
5. Millard P. Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth // J. Plant Nutr. Soil Sci. 1996. Vol. 159. P. 1–10.
6. Millard P., Proe M.F. Nitrogen uptake, partitioning and internal cycling in *Picea sitchensis* (Bong) Carr. as influenced by nitrogen supply // New Phytol. 1993. Vol. 125. P. 113–119.
7. Roessner U., Luedemann A., Brust D., Fiehn O., Linke T., Willmitzer L., Fernie A.R. Metabolic profiling allows comprehensive phenotyping of genetically or environmentally modified plant systems // The Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 11–29.
8. Suarez M.F., Avila C., Gallardo F., Canton F.R., Garcia-Gutierrez A., Claros M.G., Canovas P.M. Molecular and enzymatic analysis of ammonium assimilation in woody plants // Journal of Experimental Botany. 2002. Vol. 53. № 370. P. 891–904.

### LIPID COMPOSITION OF TRUNK TISSUES IN CURLY BIRCH SAPLINGS AS RELATED TO FIGURED GRAIN FORMATION

*Shulyakovskaya T.A., Ilyinova M.K., Kanyuchkova G.K.*

Forest research institute of Karelian research center of Russian academy of sciences,  
Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11. Tel. (8142)768160. E-mail: sea39@rknmail.ru

**Abstract.** The content and fatty acid composition of three lipid fractions (neutral lipids, glycolipids, and phospholipids) in the trunk tissues of 7–8-year-old curly birch saplings were studied. The parameters were compared in saplings with normal and abnormal trunk development. The results show that neutral lipids in curly birch saplings with abnormal trunk development are distributed so that in the upper part of the trunk they are plentiful in the phelloderm, and in the lower part – in the wood. Thus, the most figured (lower) section of the trunk contains more neutral lipids in the wood than in the phelloderm. In addition, we found significantly higher content and unsaturation of phospholipid fatty acids in figured wood, mostly owing to linoleic acid (fatty acid with two double bonds). Comparison between curly birch plants with normal and abnormal development

revealed opposite gradients of change in the content of lipid fractions in the wood along the trunk: in curly birch with figured wood the content of all three lipid fractions (more explicitly neutral and phospholipids) increases towards the lower part of the trunk, whereas in straight-grained plants it decreases.

## ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ ТКАНЕЙ СТВОЛА САЖЕНЦЕВ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В СВЯЗИ С ФОРМИРОВАНИЕМ УЗОРЧАТОЙ ДРЕВЕСИНЫ

Шуляковская Т.А., Ильинова М.К., Капючкова Г.К.

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН,  
г. Петрозаводск, ул. Пулкинская, 11. Тел. (8142)768160. E-mail: sea39@rknmail.ru

*Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti – карельская береза – ценное и морфологически необычное растение. Основная отличительная особенность карельской березы – аномальная узорчатая древесина. Своеобразные темно-коричневые штрихи в сочетании с дающей блеск свилеватостью приводят к возникновению на обработанных поверхностях изделий из карельской березы неповторимого мраморовидного рисунка. Наибольшую хозяйственную ценность имеет сильно свилеватая древесина с многочисленными коричневыми включениями, которые представляют собой аномальные скопления паренхимы [4]. Образование древесины и коры является результатом деятельности камбия, гетеротрофная природа которого делает его полностью зависимым от притока фотоассимилятов. По флоэме осуществляется транспорт продуктов фотосинтеза к местам их потребления и, в частности в камбиальную зону, являющуюся в период утолщения ствола одним из основных акцепторов ассимилятов. Как известно, сахара – конечный продукт фотосинтеза и важная транспортная форма углеводов в растениях [1].

Структурной основой клеточной мембраны является липидный бислой. Главное свойство липидного бислоя – текучесть, которая определяется его составом и имеет большое значение для выполнения мембранами своих функций, в том числе транспорта воды и ионов, восприятия внешних сигналов. От текучести мембранных липидов зависит форма белковой глобулы и, следовательно, активность связанных с мембранами ферментов [6]. Биологическая мембрана – это в высшей степени динамичная структура. Текучесть липидного слоя мембраны сама есть, в первую очередь, функция «упаковки» углеводородных цепей, а упаковка зависит от наличия двойных связей, т. е. от степени ненасыщенности жирнокислотных остатков липидов. Замена входящих в состав липидов жирных кислот позволяет влиять на функциональные характеристики мембран и на условия деятельности мембранных белков, не затрагивая белковую часть мембраны. Необходимый уровень насыщенности мембранных липидов поддерживается отношением скорости двух процессов: синтеза жирных кислот *de novo*, что дает постоянный приток насыщенных кислот к мембране, и десатурации, которая поддерживает нужный уровень ненасыщенности и функциональное состояние мембраны для выполнения ею функций в определенных условиях [5, 9, 10, 11].

В нашей работе саженцы карельской березы из семян одной партии, растущие в одинаковых условиях, к семилетнему возрасту имели разные особенности внешнего и внутреннего строения ствола. Среди экспериментальных объектов мы выделили две группы растений: саженцы нормального строения (ровные гладкие стволы, прямослойная древесина) и саженцы аномального строения, что внешне выражалось в образовании на стволах утолщений, а также изменении текстуры древесины ствола, появлении узорчатости древесины. Для раскрытия механизма такого развития необходимо изучить особенности метаболизма, определяющие структурные отклонения от нормы. Целью данной работы было исследование основных показателей липидного обмена в тканях ствола, а именно: содержания и жирнокислотного состава липидов всех фракций, сравнительная характеристика данных показателей у саженцев с нормальным и аномальным развитием ствола. Это поможет выделить особенности липидного метаболизма, характерные для формирования аномальной структуры древесины карельской березы.

У карельской березы с аномальным развитием (проявившейся) ствол (ниже кроны) разделили на 4 части. Самая верхняя часть ствола имела слабое проявление узорчатости древесины, самая нижняя была наиболее насыщена по рисунку древесины. Сверху вниз по стволу наблюдалось усиление насыщенности рисунка древесины, т. е. признака «карелистости». У карельской березы нормального развития (непроявившейся) слабое проявление свилеватости (нарушения вертикально-

тяжевой ориентации в древесине) отмечали только в самой нижней части ствола. Со ствола такой березы отбирали образцы тканей из верхней, средней и нижней части. Проводили отбор наружного слоя древесины и феллодермы – паренхимы коры. Отбор образцов проходил в период активной камбиальной деятельности (утолщения ствола) – вторая половина июля (возраст саженцев 7 лет) и во время покоя по окончании вегетационного периода – вторая половина октября 2009 г., когда саженцы становились уже восьмилетними. Растительный материал фиксировали в жидком азоте, высушивали в лиофильной сушилке. Экстракцию липидов проводили смесью хлороформа и метанола в соотношении 2:1 по объему. Фракционирование суммарных липидов осуществляли методом колоночной хроматографии. В качестве колонки использовали Пастеровские пипетки длиной 145 мм, заполненные силикагелем Bio-Sil A100-200 mesh. На колонку с силикагелем переносили липидный экстракт, растворенный в хлороформе, и элюировали растворителями отдельные фракции: хлороформом – нейтральные липиды (НЛ), ацетоном – гликолипиды (ГЛ), метанолом – фосфолипиды (ФЛ). Жирные кислоты (ЖК) липидных фракций исследовали в виде их метиловых эфиров, которые получали переэтерификацией липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида, и разделяли на хроматографе «Хроматэк – Кристалл-5000.1» (Йошкар-Ола, Республика Марий Эл). Колонка Zebtron ZB-FFAP капиллярная 50 м x 0,32 мм. Анализ проводили в изотермическом режиме: температура колонки 225°C, испарителя 240°C, детектора 250°C. Газ-носитель – азот, 50 мл/мин. Идентифицировали жирные кислоты с помощью метчиков – стандартных жирных кислот (Supelco 37 компонентов), а также посредством сравнения полученных экспериментальных величин эквивалентных длин цепей (ECL) с табличными данными величин ECL метиловых эфиров цис-ненасыщенных жирных кислот. Содержание жирных кислот в липидах определяли с помощью внутреннего стандарта – маргариновой кислоты, которую вносили в определенном количестве в образец перед метилированием. Все жирные кислоты распределяли по группам в зависимости от степени ненасыщенности: моносодовые (М) – в углеродной цепочке имеется одна двойная связь; дисодовые (Д) – две; триеновые (Тр.) – три; тетраеновые (Тетр.) – четыре и насыщенные (Н) – без двойных связей. Индекс ненасыщенности (ИН) рассчитывали по методу D. Lyons [8].

Проведенные исследования показали, что у проявившейся карельской березы в направлении увеличения узорчатости древесины, т. е. сверху вниз по стволу, росло содержание жирных кислот (а, следовательно, и липидов) всех трех липидных фракций древесины. Количество нейтральных липидов возрастало в 2,5 раза, гликолипидов – в 1,3 раза, а фосфолипидов – наиболее существенно: в 2,9 раза (рис. 1, 2). В феллодерме в том же направлении уменьшалось содержание жирных кислот нейтральных липидов в 3 раза от первого до третьего участка ствола (рис. 1). Содержание жирных кислот фосфолипидов падало в 1,7 раза к третьему участку и росло в 1,6 раза к нижнему участку. Количество жирных кислот гликолипидов в начале снижалось, а к нижнему участку росло до уровня верхнего (рис. 2).

При сравнении содержания жирных кислот в древесине и феллодерме одних и тех же участков ствола в июле (рис. 1) отмечено, что в верхней половине ствола (1–2 участки) имело место преобладание жирных кислот нейтральных липидов в феллодерме в 3,6–3,8 раза, а к участкам 3–4 наступало преимущество древесины по содержанию жирных кислот нейтральных липидов в 1,2–1,4 раза. Суммарное содержание жирных кислот нейтральной фракции в феллодерме и древесине в верхней части ствола составляло, примерно, 17 мг/г сухого вещества, а в нижерасположенных частях ствола держалось на уровне 10–12 мг/г. Значит, верхняя часть ствола содержала в своей феллодерме значительное количество нейтральных липидов, которое постепенно падало при продвижении вниз, при этом рос уровень нейтральных липидов древесины. В верхней части ствола (сразу под кроной) в паренхимных клетках флоэмы накапливались ассимиляты, образованные в листьях в результате активного фотосинтеза и не использованные в процессе роста, их излишек превращался в липиды и оседал в паренхимных клетках. В нижних участках ствола таких запасов нейтральных липидов в паренхиме флоэмы становилось меньше, но росло количество подобных запасов в ксилеме (древесине). Чем ниже по стволу участок древесины, тем выше запасы нейтральных липидов в ней и тем более узорчатый рисунок древесины. Накопление запасных липидов в паренхимных клетках древесины сопровождалось повышением свилеватости транспортных путей и усилением узорчатости древесины карельской березы.

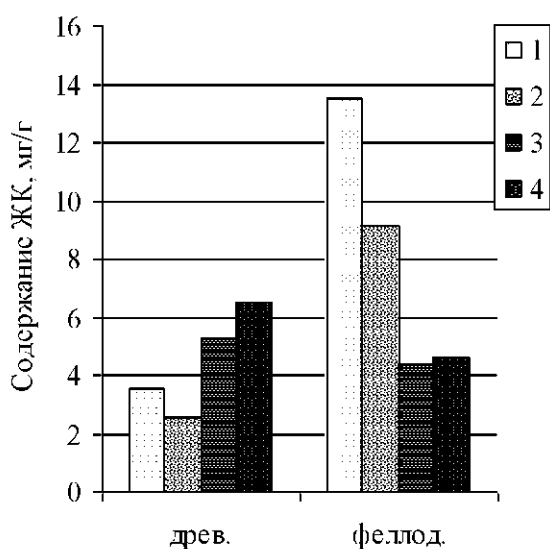


Рисунок 1. Содержание ЖК НЛ в древесине и феллодерме разных участков ствола проявившейся 7-летней карельской березы (июль). 1–4 - участки ствола

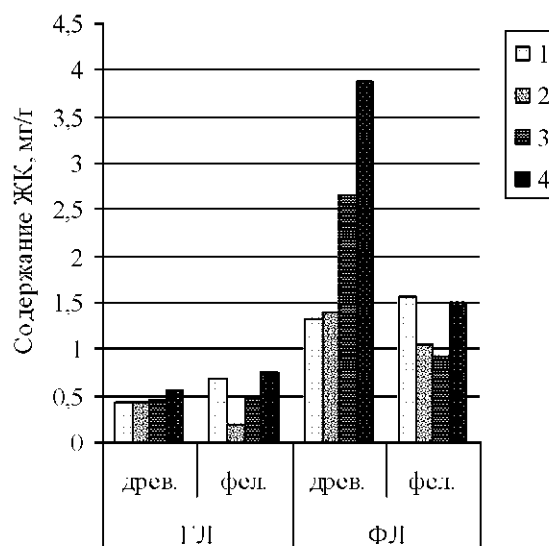


Рисунок 2. Содержание ЖК мембранных липидов в древесине и феллодерме разных участков ствола проявившейся 7-летней карельской березы (июль)

Анатомо-цитологический анализ показал, что рисунок древесины карельской березы формируется в результате заложения обильных прослоек клеток запасующей паренхимы, создающих характерный узор в виде темноокрашенных черточек и V-образных включений; клетки запасующей паренхимы в зонах структурных аномалий содержат большое количество липидных капель, что указывает на накопление в них нейтральных липидов [7].

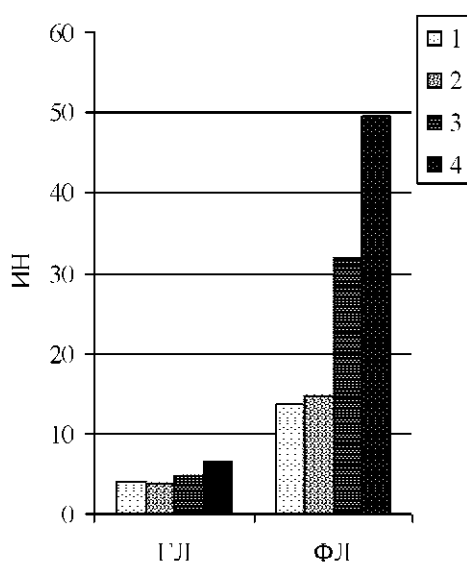


Рисунок 3. ИН ЖК мембранных липидов древесины разных участков ствола проявившейся карельской березы

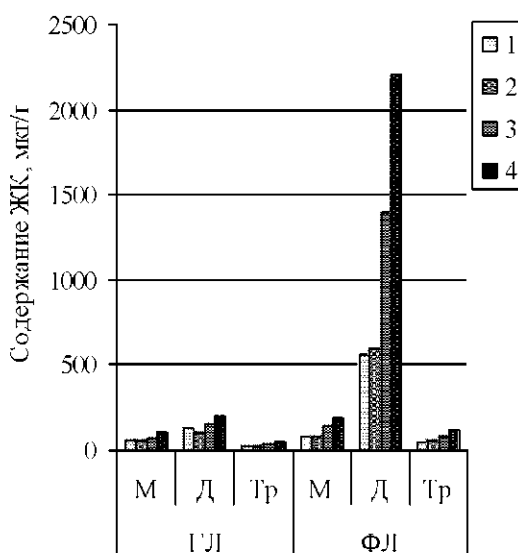


Рисунок 4. Содержание групп ЖК мембранных липидов в древесине разных участков ствола проявившейся карельской березы

Из мембранных липидов наблюдалось существенное преобладание фосфолипидов в древесине двух нижних участков ствола (в 2,6–2,9 раза) (рис. 2). В фосфолипидах древесины сверху вниз существенно рос индекс ненасыщенности (в 3,6 раза) (рис. 3), главным образом, за счет ди-

новых кислот, которые увеличивали свое содержание в 4 раза к нижнему участку ствола (рис. 4). В основном, это линолевая кислота (18:2). У гликолипидов при этом индексе ненасыщенности возрастал в 1,6 раза, а дисновыи кислоты (в основном, линолевая) – в 1,7 раза. Таким образом, в участках древесины ствола, содержащих много нейтральных липидов, существенно возрастал уровень фосфолипидов, причем среди жирнокислотных остатков этих фосфолипидов преобладала линолевая кислота. Значит, повышенное образование липидных капель в узорчатой древесине приводило к увеличению содержания мембранных липидов (фосфолипидов), а последние нарастали за счет липидов с высоким содержанием линолевой кислоты. Дополнительный синтез фосфолипидов мог быть связан с необходимостью образования дополнительных мембран, ограничивающих многочисленные липидные капли.

Главная функция мембранных липидов состоит в том, что они формируют бислоиный матрикс, с которым взаимодействуют белки. От состава мембранных липидов, то есть от наличия двойных связей, или от степени ненасыщенности жирнокислотных остатков, зависит плотность упаковки липидов и, соответственно, текучесть мембраны. Физическое состояние липидного бислоя влияет на каталитическую активность многих мембранных ферментов. Липиды при этом могут выполнять две функции: создавать необходимую среду и действовать как аллостерический регулятор, модулирующий активность фермента путем стабилизации его в определенной конформации [2, 3].

Сравнение проявившейся и не проявившейся карельских берез между собой показывает, что в древесине первой из берез содержание ЖК НЛ и ФЛ значительно преобладает в нижней части ствола по сравнению с верхней, тогда как у не проявившейся березы картина обратная, а именно, заметное преобладание отмечено в верхней части ствола (рис. 5), т. е. наблюдается зеркальное отражение соотношения уровней ЖК липидных фракций в древесине разных частей ствола у берез с разной текстурой древесины.

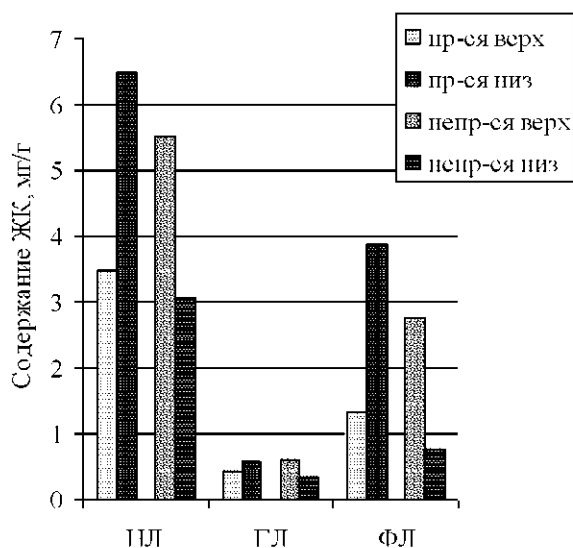


Рисунок 5. Содержание ЖК фракций липидов древесины верхней и нижней частей ствола проявившейся и не проявившейся карельской березы

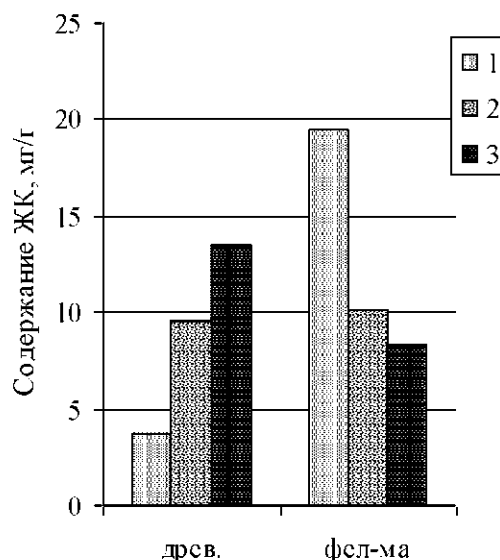


Рисунок 6. Содержание ЖК НЛ в древесине и феллодерме разных участков ствола проявившейся 8-летней карельской березы (октябрь)

В октябре, когда у деревьев, ставших уже восьмилетними, наступил период покоя по завершении вегетационного периода, в разных частях ствола проявившейся карельской березы наблюдалось разное распределение нейтральных липидов в феллодерме и древесине: в верхней части ствола нейтральных липидов гораздо больше в феллодерме, чем в древесине (более чем в 5 раз), в средней части – примерно поровну, а в нижней части возросший уровень нейтральных липидов в древесине превышал их снизившийся уровень в феллодерме (рис. 6). Получается,



что, примерно одинаковое суммарное количество жирных кислот нейтральных липидов в изученных тканях ствола (20 - 23 мг на г сухого вещества) по длине ствола по-разному распределено по его тканям. В результате вегетационного периода происходило накопление нейтральных (можно считать запасных) липидов в наиболее узорчатой части древесины ствола карельской березы. В древесине проявившейся карельской березы содержание ЖК мембранных липидов и их ненасыщенность росли одновременно, т. е. рост ЖК липидных фракций происходил за счет ненасыщенных кислот.

### ВЫВОДЫ

- Узорчатая древесина карельской березы содержит в клетках паренхимы значительное количество нейтральных липидов, которые в большинстве своем представляют запасные липиды.
- При этом в узорчатой древесине отмечен существенный рост содержания и ненасыщенности жирных кислот фосфолипидов, в основном, за счет линолевой кислоты.
- Сравнение проявившейся карельской березы с непроявившейся показывает противоположный характер изменения содержания липидных фракций в древесине по длине ствола: у карельской березы с признаками «карелистости» содержание всех трех фракций липидов растет к нижней (наиболее узорчатой) части ствола, а у березы без признаков падает.
- Все вышеизложенное дает возможность предположить, что при образовании аномальной текстуры древесины карельской березы происходит накопление запасных нейтральных липидов в паренхимных клетках древесины, а также возрастание содержания мембранных липидов, в большей степени фосфолипидов, причем с повышенной ненасыщенностью жирнокислотных остатков. Увеличение ненасыщенности жирных кислот мембранных липидов указывает на изменение свойств клеточных мембран, а, следовательно, и их функционального состояния, что приводит к изменению метаболизма и направленности дифференциации клеток камбия ствола карельской березы.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 424 с.
2. Геттис Р. Биомембраны: Молекулярная структура и функции. М., 1997. 622 с.
3. Гришштейн С.В., Кост О.А. Структурно- функциональные особенности мембранных белков // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 77-104.
4. Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2003. 280 с.
5. Крекс Е.М. Липиды клеточных мембран Л., 1981. 339 с.
6. Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М., 2006. 742 с.
7. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 44 с.
8. Lyons J.M., Wheaton T.A., Pratt H.K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants // Plant Physiol. 1964. Vol. 39. № 2. P. 262-268.
9. Ohlrogge J.B. Design of new plant products: Engineering of fatty acid metabolism // Plant Physiology. 1994. Vol. 104. P. 821-826.
10. Ohlrogge J., Browse J. Lipid biosynthesis // Plant Cell. 1995. Vol. 7. P. 957-970.
11. Shanklin J., Cahoon E.B. Desaturation and related modifications of fatty acids // Annu. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol. 1998. Vol. 49. P. 611-641.

## STATE OF KARELIAN BIRCH PLANTATIONS IN THE REPUBLIC OF KARELIA

*Shurova M.L.*

Karelian forest seed station, Petrozavodsk, Russia, E-mail: czlspb.rk@rambler.ru

Abstract. History of investigation, artificial reproduction and current status of karelian birch are presented.

**СОСТОЯНИЕ НАСАЖДЕНИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ***Щурова М.Л.*

Отдел «Карельская лесосеменная станция – филиал ФГУ «Рослесозащита»-«ИЗЛ» Ленинградской области»  
г. Петрозаводск, Россия, E-mail: czlspb.rk@rambler.ru

Карельская береза, одна из немногочисленных лесных древесных пород России, имеющая широкую мировую известность, благодаря удивительно красивой узорчатой текстуре древесины. Именно в Карелии (южной части территории республики) произрастает наибольшее число деревьев карельской березы в нашей стране [1]. На всем протяжении своего ареала карельская береза встречается в составе лиственных и хвойных насаждений небольшими куртинами, группами, единичными деревьями (24 дерева на площади 0,8 га, 147 деревьев на площади 5,3 га, 14 деревьев на площади 8,8 га); группами деревьев, равномерно расположенными по площади с небольшой полнотой (574 дерева на площади 8,6 га); почти сплошным насаждением карельской березы с равномерным размещением групп, единичных деревьев и рядов-дополнений 1-летками в 1939 году (1836 деревьев на площади 4,4 га) [7].

В Карелии работы по выявлению, изучению и искусственному разведению были начаты ученым-лесоводом Н.О. Соколовым в 1928 г. Запасы карельской березы во время войны были сильно подорваны. По данным Н.О. Соколова [5], в конце 50-х годов пригодных к рубке деревьев карельской березы почти не осталось, поэтому в послевоенные годы карельская береза была объявлена особо охраняемой породой, а в системе лесного хозяйства республики была разработана программа по расширенному ее воспроизводству. Так, за период 1934–2007 гг. в 14 южных лесхозах республики было посажено 5552,6 га лесных культур карельской березы. В 1934–1958 гг. культуры создавались под руководством Н.О. Соколова на площади 150 га: посевом свежесобранных семян в площадки, (где были собраны в кучи и сожжены остатки хвороста и взрыхлена почва), с использованием разных норм высева, размеров и количеством площадок на 1 га, на разных типах почв, с разными способами заделки семян и сроков посева. Реже культуры посадкой саженцев, выращенных в открытом грунте. Расход семян от 5 до 10 г на 1 кв. м подготовленной площади [7]. Некоторые из таких насаждений имели хорошее качество и в последствии стали заказниками.

С 1949 г. Министерство лесного хозяйства Карелии начало создавать культуры карельской березы методом посева в площадки «конвертом» на свежих вырубках. Количество площадок на 1 га в зависимости от завалунности изменялось от 600 до 1000 шт. Размер площадок также варьировал от 0,5х0,5 м до 2х3 м, в среднем 0,9х0,9 м. Подготовка почвы осуществлялась вручную. Свежесобранные семена своей заготовки высевались вручную. К 1969 г. были разработаны основные теоретические положения, позволявшие поставить вопрос о массовом введении карельской березы в культуру [2]. В Министерстве лесного хозяйства КАССР была разработана методика по учету, охране и разведению этой породы. В рекомендациях было определено направление создания культур – преимущественно посадкой однолетних сеянцев. Почву для посадки готовили механизировано, глубина обработки до 10–15 см. Посадку сеянцев производили под меч Колосова в борозды, с размещением 3,5х4 м, 3,5х5 м, 0,7х3,5 м. Количество посадочных мест варьировало от 1 до 4 тыс., в среднем 2–3 тыс. шт. на 1 га. С 1972 г. посадочный материал начали выращивать в закрытом грунте, а культуры создавать рядовой посадкой однолетних сеянцев с густотой 1500–2000 шт./га. Основной объем лесных культур (5202 га) был создан в период с 1970 по 1986 гг. [1]. Уходы осуществляли вручную (окашивание травы и рыхление почвы, уборка сопутствующих пород) и, как правило, несвоевременно и не в достаточном количестве, что привело к ухудшению роста и состояния насаждений большей части созданных культур. Культуры создавали в основном на супесчаных почвах, в условиях местопроизрастания, соответствующих выращиванию карельской березы. Преобладают черничниковый и травяно-злаковый типы леса. Как правило, значительное участие карельской березы в культурах – это результат систематических уходов, а не способа создания культур [7].

В республике с 1983 г. Петрозаводской лесной производственной семеноводческой станцией было налажено получение гибридных семян от контролируемого скрещивания плюсовых деревьев и выращивание селекционно-улучшенного посадочного материала карельской березы. Поэтому с 1987 г. в Карелии культуры карельской березы создаются только сеянцами, выращенными из гибридных семян. Всего за период с 1987 по 2007 гг. было создано 24,1 га лесных культур селекционно-улучшенным материалом.

В 1975 г. с целью сохранения генофонда карельской березы и получения гибридных семян для искусственного разведения, Министерством лесного хозяйства КАССР был издан приказ об организации сортового семеноводства карельской березы. С 1977 г. и до настоящего времени проводятся мероприятия по созданию селекционно-семеноводческих объектов карельской березы. За этот период было создано 42 га лесосеменных плантаций, сеянцами от свободного и контролируемого опыления, в т.ч. 6,0 га – привитым селекционным материалом, отобрано 167 плюсовых деревьев, создан архив клонов на площади 0,4 га, где высажено потомство 40 плюсовых деревьев, отобрано плюсовое насаждение на площади 2,1 га, созданы испытательные культуры на площади 3,1 га [2]. Постановлением Совета Министров КАССР № 276 от 20.07.84 г. в республике было создано 4 постоянных ботанических заказника регионального значения на площади 40,4 га. Все заказники отличались между собой по формовому составу. Высокоствольная шаровидноутолщенная и мелкобугорчатая формы преобладали в заказнике «Спасогубский» (49,2 %) [3]. Высокоствольная мелкобугорчатая форма в насаждениях «Анисимовщины» составляет 30–40 % [3], короткоствольная – 50 %. В заказнике «Каккорово» преобладала высокоствольная форма, с шаровидноутолщенным и мелкобугорчатым типом поверхности ствола.

В системе лесного хозяйства работы по уточнению запасов карельской березы проводились в период с 1968 по 2005 гг. В 1968–1970 гг. на территории Карелии была проведена селекционная инвентаризация естественных насаждений. Обследование показало, что общая площадь учтенных насаждений с участием карельской березы составляет всего 107,7 га [6]. Всего было учтено 4800 экземпляров узорчатых форм. Средний возраст древостоев колебался от 20 до 67 лет. В естественных насаждениях преобладала высокоствольная мелкобугорчатая и шаровидноутолщенная формы, кустарниковая форма составляла только 11 % [6].

По данным Евдокимова 1989 г., в Карелии было выявлено 6 тыс. стволов карельской березы естественного происхождения [4]. По данным селекционной инвентаризации, проводимой институтом «Росгипролес» в 1990–1991 гг. по заданию Рослесхоза, на территории Заонежского лесхоза из обследованных 82,6 га естественных древостоев, карельская береза обнаружена на площади 30,1 га (2824 дерева). Все естественные насаждения по возрастной структуре спелые и перестойные. В естественных насаждениях деревья высокоствольной формы составляли 20,2 %, короткоствольной – 61 %, кустовидной формы – 35 % [7]. Процентное участие карельской березы колебалось от минимальных значений (менее 1 % на участке – 2 дерева на 1 га), до максимальных (80 % – заказник «Анисимовщина» – 416 деревьев на 1 га и 60 % – 84 дерева на 1 га). Средние таксационные показатели деревьев карельской березы в естественных древостоях в возрасте 50 – 80 лет составляли: высокоствольные формы – высота 16 м, диаметр 20 см; короткоствольные формы – высота 9,7 м, диаметр 14,2 см; кустообразные формы – высота 5,5 м, диаметр 11 см. В естественных насаждениях участки на площади 12,9 га (43 %) были отнесены к категории неудовлетворительных не по числу деревьев карельской березы, а по санитарному состоянию: процент деревьев, требующих первоочередной рубки (загнивающих, усыхающих, обломанных), по участкам составлял от 30 до 80 % [7]. В результате браконьерских рубок к 2011 г. из 30,1 га природных популяций в Заонежском лесхозе практически сохранился только заказник «Анисимовщина», где на площади 6,1 га, общее количество деревьев с признаками узорчатости составляет 1639 экземпляров.

В настоящее время проблема сохранения генофонда и воспроизводства запасов карельской березы как никогда актуальна. За последние 20 лет генетические ресурсы значительно сократились. Так, в результате браконьерских рубок за период с 1996 по 2006 гг., согласно официальным данным, было уничтожено 1574 ствола карельской березы. К сожалению, как правило, вырубаются лучшие представители генофонда. Из 167 плюсовых деревьев на 1.01.2011 г. сохранилось всего 69 экземпляров. Практически полностью вырублены деревья в заказниках «Каккорово», «Спасогубский», в естественных насаждениях, культурах и плюсовом насаждении в Заонежском лесхозе; уничтожена часть деревьев в заказнике «Анисимовщина» (197 шт.), архиве клонов, Петрозаводской лесосеменной плантации. Кроме того, все природные популяции по возрастной структуре являются спелыми и перестойными (70 лет и более), естественного возобновления в них не происходит. Самовольные рубки в больших объемах и отсутствие лесоводственных уходов – основные факторы, приведшие к снижению жизнеспособности природных популяций карельской березы, резкому сокращению их размеров вплоть до полного их исчезновения в отдельных районах.

В настоящее время состояние заказников следующее:

Заказник «Каккорово» – площадь 28,5 га, в т.ч. 26 га естественного происхождения. По данным инвентаризации 1976 г. произрастало 608 стволов естественного происхождения и на площади 2,5 га – 980 стволов искусственного происхождения. В настоящее время практически все деревья вырублены. Сохранились единичные деревья перестойного возраста.

Заказник «Спасогубский» – площадь 5,7 га естественного происхождения. По данным инвентаризации 1991 г. насчитывалось 261 дерево. По состоянию на 2011 г. почти все деревья вырублены, сохранилось несколько деревьев, возраст которых более 70 лет.

Заказник «Анисимовщина» – площадь 6,1 га, в т.ч. 4,4 га – естественного происхождения. По данным обследования 1991 г. насчитывалось 1836 деревьев карельской березы. В результате самовольной рубки в 2006 г. было уничтожено 197 деревьев. Состояние заказника в настоящее время удовлетворительное. Все деревья спелого и перестойного возраста.

Заказник «Царевичи» – площадь 0,1 га, искусственного происхождения (первые опытные культуры Н.О. Соколова). По данным инвентаризации 1991 г. насчитывалось 163 экземпляра карельской березы. Состояние насаждения удовлетворительное.

В целях сохранения генофонда карельской березы с 2004 г. в системе лесного хозяйства проводятся мероприятия по восстановлению природных популяций. Так, в 2005–2006 гг. в заказнике «Каккорово» на площади 5,0 га было высажено 3500 растений, в заказнике «Спасогубский» на площади 2,0 га – 1600 саженцев карельской березы. Растения выращивали в теплице из семян от контролируемого скрещивания плюсовых деревьев и лучших селекционных форм, произрастающих в данных популяциях. К сожалению, в течение последних 3–4 лет, агротехнические и лесоводственные уходы за посадками не проводились, что, конечно, отрицательно сказывается на состоянии и сохранности высаженных растений.

Гораздо хуже состояние лесных культур карельской березы. Большая часть лесных культур была посажена в Заонежском лесхозе – 1687,2 га, что составляет 31 % от общей площади участков. По данным селекционной инвентаризации, проведенной в 1990–1991 гг. институтом «Росгипролесхоз», из 1687,2 га с наличием карельской березы числилось 1442,6 га. Из них: 162 га (10 %) – в хорошем состоянии (карельской березы более 10 % в составе), 937 га (56 %) – в удовлетворительном состоянии (наличие карельской березы от 2–10 % в составе, зарастание участков второстепенными породами от сильного до слабого, деревья хорошего, удовлетворительного и неудовлетворительного состояния, деревьев усыхающих, загнивающих, сломанных от 5 до 30 % от числа деревьев карельской березы), 343 га (20 %) в неудовлетворительном состоянии. Участки неудовлетворительного состояния содержат в составе 1 % и менее деревьев с признаками узорчатости. Большая часть деревьев карельской березы, в основном, неудовлетворительного состояния, расположены на участках мелкими куртинами и единичными деревьями, из них требуют санитарной рубки более 30 % от числа деревьев карельской березы, зарастание участков сопутствующими породами сильное. Всего на площади 1442 га насчитывалось 37800 стволов карельской березы, большая часть которых имела низкие таксационные параметры. Деревья высокоствольной формы составляли 28,5 % от числа деревьев карельской березы, короткоствольной – 47,5 %, кустовидной – 23 % и 8 % растений кустарниковой формы. Обследование культур показало, что воспроизводство карельской березы идет с низким процентом, как правило, не более 1–5 %. Кроме естественных причин (использование семян от свободного опыления даст невысокий процент выхода узорчатых форм), небольшое количество растений узорчатых форм объясняется отсутствием систематических уходов. Кроме того, большая норма высева семян в теплице (до 10 г на 1 кв. м), при выращивании посадочного материала приводила к тому, что часть будущих узорчатых растений погибала на стадии всходов, не выдерживая конкуренции с более быстрорастущими безузорчатыми особями.

В 2005 г. по заданию «Рослесхоза» институтом «Росгипролес» совместно с Карельским селекционно-семеноводческим центром было проведено обследование лесных культур и естественных насаждений карельской березы. Обследованию подлежали лучшие по состоянию и по наличию деревьев с признаками узорчатости участки (по данным инвентаризации 1991 г.). Из 560 га обследованных лесных культур, состояние большинства участков – 409,2 га (73 %) оценивалось как неудовлетворительное: карельская береза в составе насаждения встречается единично, в сильно угнетенном состоянии. Сохранившиеся деревья имеют низкие таксационные параметры. Участки заросли мягколиствен-

ными породами в сильной степени. Удовлетворительное состояние отмечено на 125,6 га (22,3 %) и хорошее – 25,2 га (4,5 %). Можно отметить следующее: все обследованные участки, имеющие хорошее состояние по данным 1991 г., из-за отсутствия лесоводственных уходов за 15 лет перешли в категорию неудовлетворительных. Необходимо отметить, что на протяжении последних десятилетий уходы в лесных культурах практически не проводились, поэтому об участках, имеющих удовлетворительное состояние 20 лет назад, в настоящее время говорить не приходится. Обследование искусственных насаждений, показало, что воспроизводство карельской березы идет с низким процентом, как правило, не более 1–5 %, редко до 15 % от количества сохранившихся растений. Состояние искусственных насаждений характеризуется низкими показателями, сохранившиеся экземпляры карельской березы в культурах, в основном, представляют собой угнетенные или усыхающие деревья, не представляющие промышленной ценности. Таким образом, лесные культуры, созданные в основном в период 1970–1987 гг., не достигли своей цели. Основными причинами низкого качества культур можно назвать несвоевременность и недостаточность агротехнических и лесоводственных уходов: карельская береза исключительно светолюбивая порода, поэтому в результате затенения другими породами, испытывает постоянное угнетение и выпадает из состава насаждения.

По данным учета лесного фонда на 1.01.2009 г. в республике числится 3567,3 га лесных культур карельской березы, что составляет 64,5 % от первоначального объема созданных искусственных насаждений (5537 га). По возрастной структуре участки распределяются следующим образом:

35 га (1 %) – 10 лет; 815 га (23 %) – 20 лет; 2694,0 га (76 %) – 30 лет; 923 га – более 40 лет.

Учитывая результаты обследования лесных культур, проведенного в 1991 и 2005 гг., становится очевидным, что из 3567,3 га имеющихся лесных культур в настоящее время большая часть из них (не менее 80 %) в возрасте 20 и более лет имеют неудовлетворительное состояние и улучшить их качество уже не представляется возможным.

Как уже говорилось, с 1987 г. искусственные насаждения в Карелии создаются только селекционно-улучшенным посадочным материалом, выращенным из семян от контролируемого скрещивания лучших селекционных форм и плюсовых деревьев. В настоящее время из 5537 га искусственно созданных насаждений только 18,8 га находятся в хорошем состоянии – это лесосеменные плантации, созданные в 1987–2006 гг. для сохранения генофонда карельской березы и получения гибридных семян. На площади 18,8 га произрастает более 7 тыс. деревьев карельской березы (85 семей различных вариантов скрещивания). Анализ семенного потомства карельской березы на полях Заонежской плантации показал, что выход узорчатых форм в возрасте 18 лет составлял в среднем 66 %, а отдельные варианты от контролируемого скрещивания дают выход растений с признаками узорчатости в этом возрасте до 89 %. В настоящее время состояние данных участков хорошее: все лесосеменные плантации являются объектами единого генетико-селекционного комплекса, и за ними до 2009 г. проводились регулярные агротехнические и лесоводственные уходы.

Искусственные насаждения, созданные для получения декоративной древесины, не достигли своей цели из-за отсутствия систематических уходов.

Оценка современного состояния искусственных и естественных насаждений карельской березы в республике показала следующее. К настоящему времени на территории Карелии генофонд карельской березы сосредоточен главным образом в 5 популяциях естественного и искусственного происхождения, расположенных в Кондопожском и Медвежьегорском районах, где произрастает около 5,5 тысяч деревьев карельской березы. Большая часть деревьев (68 %) имеет возраст 25–30 лет). Один из главных резерватов природного произрастания карельской березы в настоящее время располагается на территории Заонежского полуострова в ботаническом заказнике «Анисимовщина»; среди искусственных насаждений – это Заонежская лесосеменная плантация, где на площади 18,8 га растет (6900 растений) семенное потомство от свободного опыления и контролируемого скрещивания лучших селекционных форм из заказников «Каккорово», «Анисимовщина», «Спасогубский».

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Ветчинникова Л.В.* Труды Кар.Н.Ц.РАН., 2004. Вып. 6 П. С. 3–16
2. *Наур Н.В.* Отбор плюсовых деревьев и насаждений карельской березы в Карелии // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 134–137.

3. Любавская А.Я. Карельская береза. М., 1978 156 с.
4. Евдокимов А.И. Биология и культура карельской березы. Л., 1989.
5. Соколов П.О. Карельская береза. Л. 1959.
6. Смирнов А.Д. Результаты инвентаризации карельской березы // Труды Петрозаводской лесной опытной станции. 1972. Вып. 2. С. 81–83.
7. Отчет по инвентаризации деревьев березы карельской в Заонежском спецлесхозе Республики Карелия. Институт «Росгипролес» М., 1992. 123 с.

## CURLY BIRCH STANDS AND CULTIVATION RESULTS IN ESTONIA

*Sibul I.<sup>1\*</sup>, Habicht K.-L.<sup>2</sup>, Ploomi A.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Estonian University of Life Sciences, Tartu, Estonia;

<sup>2</sup> Tallinn University, Tallinn, Estonia

\* Corresponding author: ivar.sibul@emu.ee; Kreutzwaldi 5, Tartu 51014, Estonia

**Abstract.** Curly birch (*Betula pendula* var. *carelica*) is one of the most peculiar and rarest trees in the whole of North and Central Europe. In Estonia the species occurs in natural conditions, mainly in West, North-West and North Estonia, as well as on maritime islands. As to forms of its growth and stem, it may have the shape of a bush or a low tree. On its trunk and branches there are characteristic bumps or swellings. Due to this valuable timber and beautiful texture but also its rare existence in nature, the curly birch is worth growing in plantations. During recent decades there are thousands hectares of abandoned agricultural grasslands, pastures and fields that will naturally regenerate with deciduous trees having little value in Estonian timber market. In these areas is reasonable to cultivate curly birch.

The first experimental plantations of the curly birch were started in 1970s. After the foundation of Estonian Curly Birch Society in 2000 both a good knowledge of the species and the number of curly birch artificial stands grew immensely.

According to the questionnaire approximately 250–500 ha of curly birch plantations, which are scattered all over Estonia, have been started during the recent decade.

**Introduction.** The curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) ((Mercklin) Hämet-Ahti 1984) is quite rarity tree species in the world. Curly birch usually grows in small numbers in different places either as a single tree or a group in the stands of some other species. The curly birch does not form pure stands as a rule. The habitat of the curly birch is mainly the region of the Baltic Sea and Central Europe. It is a common species in the North West of Russia (Karelia), in the east of Finland and in Byelorussia. To a lesser extent, it can be met in Estonia, Latvia, Sweden and Norway [15, 3]. A few single trees have been found also in Lithuania, Slovakia and the Czech Republic [14, 9]. The species occurs naturally in the West, North-West and North of Estonia and on maritime islands [7, 10].

The curly birch is not demanding, being able to grow in the soils of different fertility. In Estonia it is naturally more common in *rendzic*, *skeletal* and *calcaric* soils, but can also grow in sandy or swampy soils, where it grows in sparsely stocked stands or at their edges. It can be met in wooded meadows, former pasturelands, gravelly beach ridges, near some stone fences, etc. The thing is that the species cannot rival with fast-growing deciduous trees in more fertile sites, being dominated by them and thus, perishing due to the shortage of sunlight in their shade [7, 10, 11].

Although for centuries already the curly birch has been well-known in Estonia for its hard timber and its unrepeatably beautiful texture, the first written records of its existence in Saaremaa and South East of Estonia (near Petsri) date back only to the 1930s [1].

In fact, there is no reliable data about the sites of the curly birch in Estonia before 1970, as the species was often not identified in the nature or it was considered so rare that no one actually tried to find the sites of the tree. Basically it happened only in 1970s that the most important sites of the curly birch were recorded and mapped [6, 2, 7]. Unfortunately in 1980s the activities stopped again and only very few scientists and nature lovers took interest in the species as a hobby. Still, by the beginning of 1980s different researchers and nature lovers had counted more than 600 curly birches growing in natural conditions [7, 8]. However, a re-inventory control taken at the very beginning of the 21<sup>st</sup> century showed that the number of

the sites described in 1980s had either substantially decreased or the trees had not existed at all, as only approximately 100 trees were found in the course of the re-inventory.

Between 1950 and 1970 numerous curly birches in Estonia were destroyed due to ignorance. During the period they were often cut in the process of improvement fellings, as they were considered silver birches. Those trees looked crooked, overtopped and non-viable and they were cut and burnt as firewood. In 1980s and 1990s things changed and some people deliberately started looking for the most valuable curly birches (having the shape of a tree). So, a major part of the most valuable trees were destroyed during those spontaneous rapacious selective cuttings [12].

In September 2000 Estonian Curly Birch Society (*Maarjakase Selts*) was founded in Tartu to protect the existing natural sites of the curly birch and to preserve the gene pool of the survived trees, also to foster the research and cultivation of the species [12].

In 1920 the first artificial curly birch stand in the world was planted by V.T. Aaltonen in Evo, Finland. Under the supervision of Professor Heikinheimon a 20-hectare experimental curly birch plantation was created in the same area in 1930s [4, 3]. In 1934 the first artificial stands were founded by N. Sokolov at Tcharevitch in Russia [16]. In 1936 the first four curly birches (transplants imported from Finland) were planted at Paukjärve not far from Aegviidu in Estonia [6, 5, 7].

The first curly birch seeds (also imported from Finland) were sown in the Institute of Experimental Biology at Harku in 1957. The plants grown from the seed were used in alleys and some arboretums, no artificial stands were started at the time. Approximately 50 trees were planted along some alleys in Tartu, which are still there. A minor part of those young trees found their place in Tallinn Botanical Gardens, where most of them have unfortunately perished. In 1970s a few experimental curly birch plantations were created all over Estonia, most of which do not exist any more because nobody tended to them later [5].

Thanks to the activities of Estonian Curly Birch Society in promoting cultivation of the curly birch and owing to the great amount of (not very fertile) agricultural land abandoned in 1990s, all over Estonia at the beginning of the 21<sup>st</sup> century, the curly birch was planted in some areas of former arable land, which had already started to be overgrown with bushes [10].

The aim of the present paper is to find out about the approximate area of the curly birch plantations in Estonia, their location, the quality and origin of the planting stock, how the trees had started growing, occurrence of some damage and other possible problems concerning the foundation and management of curly birch plantations.

**Material and methods.** The research is based on a written questionnaire, which consisted of 32 multiple choice questions, conducted between 2008 and 2009. The questionnaire was sent to 107 persons all involved with cultivating the curly birch in Estonia, which is approximately two thirds of all the people who have started that kind of plantations. The questionnaires were sent either by post or by e-mail. The statistics software program SPSS 17,0 ([www.spss.com](http://www.spss.com)) was used to process the data obtained from the questionnaires. Statistical analyses were carried out by MS Excel and statistical program SAS.

**Results and discussion.** The 107 questionnaires were responded to, but only 65 questionnaires were used in the analysis of the obtained data. It appears that people of all age groups (between ages 21 and 80) have taken up the foundation and management of curly birch plantations. The majority of the respondents have either higher or vocational education.

The curly birch plantations are located quite evenly all over Estonia. However, the greatest number can be found in Southern and Central Estonia, which is probably so due to the existence of the large areas of abandoned agricultural land in these regions. The numbers of founded plantations throughout the years are presented in Fig. 1. The biggest number of curly birch stands were founded in 2005, the smallest number in the years 1995 and 1999. According to the responses, no plantations were created between 1996 and 1998. Both plants grown from the seed and meristems have equally been used to start the artificial stands. There have been quite few cases when the methods of grafting and budding were used.

Two- or one-year-old plants were used to start the stands the most often (49 % and 29 % respectively), three or four-year-old plants were used more seldom. The average price of a young curly birch had been 0,5 euros, a meristem plant cost 0,78 euros and a plant grown from seed 0,32 euros on an average. About a third of the plantation owners (35 %) had an opportunity to partly use European Union

funding. Most of the artificial stands had been started in former arable lands (49 %) or meadows (43 %). Woodlands and other types of cultivable land holdings were used much more rarely.

As for management procedures, 77 % of the respondents mentioned cutting grass as the most common activity, 48 % had trampled down the grass around trees, 60 % of the owners had cut branches and done some green pruning. Practically nothing had been done to prevent game damage and other types of damage [13]. Only 26 % of the respondents had built chain-link fences, quite few (22 %) had used smell repellents (Plantskydd Animal Repellent) to prevent damage caused by ungulates, some forms of stem protection (12 %) or insecticides (9 %). The proportion of insect and mammal damage in the curly birch plantations has been shown in Fig. 2.

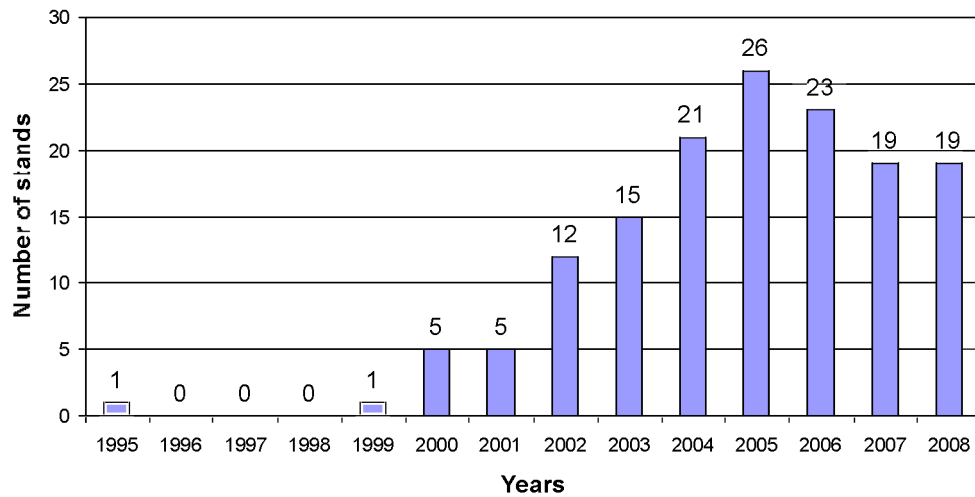


Figure 1. The number of cultivated curly birch stands in Estonia in the years 1995–2008.

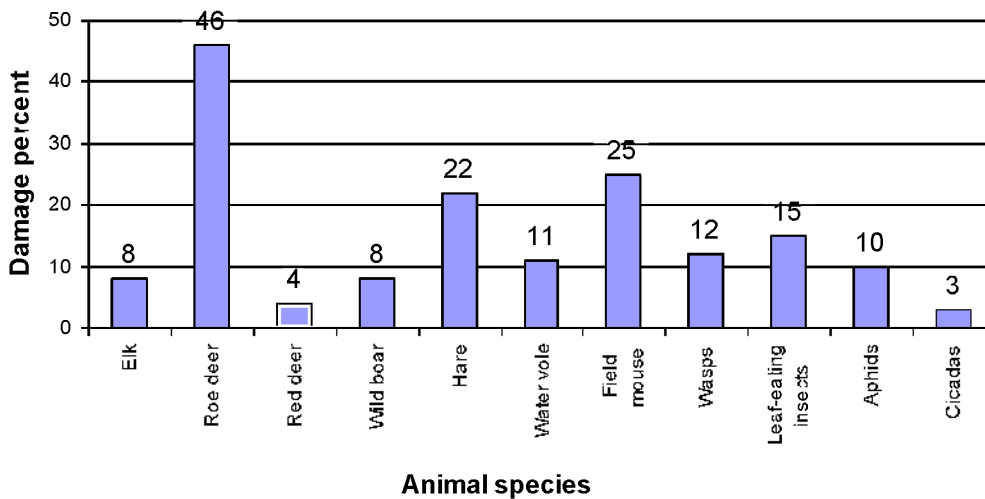


Figure 2. The proportion of animals caused damage in cultivated curly birch stands.

**Conclusions.** The curly birch occurs in natural conditions mainly in the West, North-West and North of Estonia as well as on maritime islands. The number of trees growing in nature has decreased as a result of ignorance and destructive felling. The first experimental plantations of the curly birch were started in 1970s. After the foundation of Estonian Curly Birch Society in 2000 both a good knowledge of the species and the number of curly birch artificial stands grew immensely.

The aim of the research was, by means of a questionnaire, to find out about some problems concerning the foundation and management of curly birch plantations created in Estonia during the recent decade. Another aim was to obtain some measurement data, e.g. the average height of the trees, root collar diameter etc.



According to the questionnaire approximately 250–500 ha of curly birch plantations, which are scattered all over Estonia, have been started during the recent decade. The highest number of curly birch artificial stands were founded in 2005: 29 plantations. The average area of a plantation was 2,37 ha. The smallest curly birch plantation covers only 0,05 ha, whereas the largest curly birch artificial stand (53 ha), situated in Northern Estonia (Harjumaa), is also the biggest in Europe according to the information available to us. Approximately half (47 %) of the plantation owners want to increase the area of their stands. Most of the plantations have been founded in former cultivable land, mainly fields and meadows. Much less former woodland has been used for the purpose. 2-year-old curly birch seedlings or meristems, grown in Estonia, (55 % and 45 % respectively) have been used for planting the most often. 41 natural or legal persons are involved with growing the planting stock. According to our data nearly one million young trees have been used to start curly birch plantations or add to the existing ones. Nowadays practically no plants have been imported, whereas approximately 0,7 million young curly birches have been exported, mostly to Finland.

Most of the trees have been planted using a spade (80 %), only in a few cases a planting hatchet or tube have been used. The average planting density in the stands has been 1641 trees per hectare.

The average tree distance in the rows is 2,6 m and the average distance between the rows 2,8 m.

The average tree height in the stands is 1,8 m, but in the oldest plantations it is 5,3 m, whereas in the youngest stands the average tree height was 0,4–0,6 m.

Regarding management, the most common activities have been cutting grass and trampling down the grass around trees, also cutting branches, green pruning, watering and mulching. Fertilizing and chemical weed control have been the least common methods. According to the questionnaire preventing game and insect damage in the plantations have been the most problematic.

#### LITERATURE

1. Aun, K. Imelik kask. [Strange birch] // Eesti Loodus 1937. Vol. 17. P. 297–298. (In Estonian)
2. Banders, V., Merihein, A., Saks, K. Maarjakask Eestis. [Curly birch in Estonia] // Eesti Loodus 1971. № 10. P. 614–616. (In Estonian)
3. Hagqvist, R., Mikkola, A. Visakoivun kasvatamine ja kasutus. [Cultivation and managing of curly birch] Metsäkustannus Oy, Häämenlinna, Finland. 2008. 168 p. (In Finnish)
4. Heikinheimo, O. Visakoivumetsien perustaminen ja kasvattaminen. [Establishing and cultivation of curly birch forests] Eitelmä. // Suomen metsänhoitoyhdistyksen vuosikirja. 1933. № 3. P. 27–46. (In Finnish)
5. Kask, K. Karjala kased Tallinna lähistel. [Curly birches near Tallinn] // Eesti Loodus 1972. № 7. P. 401. (In Estonian)
6. Merihein, A. Põhjamaade väärispuu. [Northern precious tree] // Eesti Loodus 1970. № 10. P. 589–590. (In Estonian)
7. Ott, P. Maarjakask Eesti NSV-s. [Curly birch in Estonian SSR] / Eds. E. Laas, P. Kurvits, E. Pihelgas, A. Nilson. № 128. EPA Teaduslike tööde kogumik. Eesti Põllumajanduse Akadeemia, Tartu. 1980. P. 66–79. (In Estonian with Russian and German summaries)
8. Paal, H. Maarjakase kasvukohad ja puude dimensioonid Eestis. [Habit of curly birch and trees dimensions in Estonia] Manuscript. Eesti Põllumajanduse Akadeemia. Tartu, Estonia. 1983 32 p. (In Estonian)
9. Pagan, J., Paganová, V. Breza biela svalcovita (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.) na Slovensku. [Curly birch in Slovakia] // Vedecké a pedagogické aktuality 1994. № 10. P. 1–75. (In Slovak with English summary)
10. Sibul, I. Maarjakask ja tema kasvatamine. [Curly birch and its cultivation] Atlex, Tartu. 2000. 24 p. (In Estonian with English summary)
11. Sibul, I. Karjala ehk maarjakasest ning tema kasvatamise võimalustest endistel põllumajandusmaadel. [Curly birch and its growing possibilities on abandoned agricultural lands] / Eds. H. Tullus, A. Vares. № 14., Lehtpuistute kasvatamine Eestis. Akadeemilise metsaseltsi toimetised, Eesti Põllumajandusulikool. Metsanduslik Uurimisinstituut, Tartu, 2001. P. 103–114. (In Estonian with English summary).
12. Sibul, I. Puu, millel on Eestis oma ühing. [Tree, who has own society in Estonia] // Eesti Mets 2002. № 3. P. 31–33. (In Estonian)
13. Sibul, I. Maarjakaski ohustavad mitmed imetaja- ja putukaliigid. [Curly birches is threatened by number of mammals and insect species] // Eesti Mets 2005. № 3. P. 36–39. (In Estonian)
14. Vailionis, L. Lietuvos beržu, veta. Die Wisakrankheit in den Wäldern Litauens. // Ser. Hort. Bot. Univ. Kaunas. 1935. P. 5–36.
15. Сакс К.А., Бандерс А.И. Карельская береза в Латвийской ССР. Вопросы лесной селекции и семеноводства в Латвийской ССР. 1969.
16. Соколов И.О. Карельская береза. Петрозаводск. Изд-во Карело-Финской ССР. 1950. 114 с.

## ANATOMICAL AND HISTOLOGICAL PROPERTIES AND WOOD DENSITY OF *POPULUS CANESCENS* POLYPLOIDS IN VORONEZH REGION

*Sivolapov A.I.*

Voronezh State Forestry Academy, Russia. E-mail: leskul@vgtla.vrn.ru

**Abstract.** The results of 35-year old anatomical and histological investigations showed that the length of libriform in grey poplar poliploids is 20 % higher than in diploids and accounts for 1,5–1,7 mm. Fiber length of butt is 60–70 % higher than on stem top. Wood density in triploids is 530–645 kg/m<sup>3</sup>.

Fiber length steeply increases up to the age of 10–15 and after that it begins to decrease. Fiber length selection should be carried out at the age of 20–30.

## АНАТОМО-ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ПЛОТНОСТЬ ДРЕВЕСИНЫ У ПОЛИПЛОИДНЫХ ФОРМ ТОПОЛЯ СЕРЕЮЩЕГО

*Сиволанов А.И.*

Воронежская государственная лесотехническая академия,  
394087 Воронеж-87 ул. Тимирязева, 8, Тел: 8, (473)253-76-06, E-mail: leskul@vgtla.vrn.ru

Тополь сереющий (*Populus canescens* Sm.) имеет рассеяннососудистую древесину. Годичные слои выделяются слабо, сосуды мелкие, сердцевинные лучи узкие, незаметные. Древесина мягкая, легкая. Тополь сереющий относится к безъядровым породам с белой древесиной. По Ф.Л. Щепотьеву, Ф.А. Павленко [9], древесина тополя сереющего желтовато-серая, с немногочисленными темными линиями, плотная, вязкая, используется для высококачественной фанеры. А.В. Альбенский [1] отмечал, что древесина его лучше, чем у тополя белого.

Использование древесины тополя весьма разнообразно: начиная от мелких домашних поделок до применения в строительстве и целлюлозно-бумажной промышленности. «Совокупность свойств древесины, обуславливающих возможность ее использования в тех или иных производствах, обычно называют техническими свойствами древесины» – [11]. Одним из таких свойств является плотность древесины. Она относится к числу основных ее характеристик. По плотности можно судить о прочности, усушке и других свойствах древесины. О.И. Полубояринов [5] указывал, что плотность дает хорошие представления о механических свойствах древесины. Ее используют для прогнозирования свойств бумаги, древесно-стружечных плит. В целлюлозном производстве плотность древесного сырья определяет важнейший экономический показатель – выход целлюлозы. Поэтому показатели плотности древесины используют для нормирования расхода сырья в целлюлозно-бумажной промышленности. Плотность древесины может быть неодинакова у разных форм древесных пород. Большие работы по селекции на качество древесины проведены В.К. Ширниным [8].

Нами изучена плотность и анатомо-гистологические особенности древесины плюсовых и эталонных деревьев различных форм тополя сереющего в ЦЧР. Для изучения плотности древесины в летний период с южной стороны на высоте груди (1,3 м) аккуратно выпиливали у ствола слой древесины (сегмент) толщиной 1 см и глубиной 1 см; затем стамеской выкалывали сегмент древесины; заготавливали из него кубики древесины в количестве 3–5 штук размером 1×1 см. Рану замазывали краской. Эта методика позволяет изучить показатели древесины периферийных слоев растущего дерева (тополя) без особых повреждений дерева в целом: наблюдения показали, что к концу следующего вегетационного периода это ранение уже зарастает.

Плотность древесины определяли по методике Н.Л. Леонтьева, [4]. Для этого перед помещением кубиков древесины в «Файтрон», кубики немного подсушивали при комнатной температуре и готовили у них строго параллельные противоположные грани. Размеры кубиков древесины замеряли под микроскопом МБС-1; вес определяли на аналитических весах с точностью до 0,0001 г. Результаты изучения плотности древесины плюс-деревьев тополя сереющего приведены в таблице 1.

Результаты изучения плотности древесины показывают, что у тополя сереющего она колеблется в пределах от 465,7 кг/м<sup>3</sup> у узкокронной формы до 665,2 кг/м<sup>3</sup> у узкокронной осиноподобной

формы. Большой интерес представляет тополь сереющий, отобранный вблизи села Прияр Давыдовского лесничества. Плюсое дерево этого тополя имеет очень высокую плотность древесины – 655,7 кг/м<sup>3</sup>. Древесина имеет желтовато-серую окраску.

Таблица 1. Плотность древесины у плюсовых деревьев тополя сереющего и белого

Порода тополя	№ плюсового дерева	Форма тополя	Возраст дерева, лет	Плотность древесины кг/м <sup>3</sup>
Хоперский заповедник				
Сереющий	1	Крупнолистная (аллотриплоид)	61	539,6
Сереющий	6	осиноподобная	80	548,2
Богучарский лесхоз				
Сереющий	4	типичная	72	533,1
Сереющий	5	крупнолистная	73	533,2
Сереющий	6	узкокрупная осиноподобная	57	665,2
Сереющий	8	узкокрупная	65	465,7
Давыдовский лесхоз				
Сереющий	3	исполинская (миксоплоид)	42	655,7

Изучение плотности древесины сереющего у эталонных деревьев показало, что плотность древесины у них заметно выше, чем по данным для этих видов тополя, приводимых в литературе. Это говорит о качестве и ценности отобранных плюсовых деревьев.

Для селекции тополя большое значение имеет изучение анатомо-гистологических особенностей древесины, так как строение древесины зависит, в первую очередь, от биологии вида и его наследственных особенностей. На строение древесины влияют условия произрастания, возраст дерева и другие факторы [8, 11].

Известно, что более сильное развитие механической ткани в древесине тополей повышает их устойчивость к сердцевинной гнили [6, 8, 10]. Для изучения процентного содержания ткани на поперечном анатомическом срезе древесины периферийных слоев у плюсовых деревьев тополя сереющего использовали те же образцы, которые были заготовлены для изучения плотности древесины. Гистологический состав ткани определяли по Хестеру и Спринг [12]. Для этого на срезах, сделанных микротомом, определяли состав тканей (сосуды, либриформ, сердцевинные лучи) с помощью точечного интеграционного окуляра и специальных суммирующих машин. Этот метод отличается высокой эффективностью и точностью (около 1 %). Поперечные срезы изучали под биологическим микроскопом при увеличении окуляра × 12,5, объектива – ×10. Данные исследования приведены в таблице 2. Все изученные деревья произрастают в поймах Хопра и Дона на свежих и влажных почвах и являются эталонами определенных форм.

Таблица 2. Гистологический состав тканей древесины на поперечных срезах периферийных слоев плюсовых деревьев тополя белого и сереющего

Название тополя, № дерева	Форма тополя	Сосуды, %	Либриформ, %	Серцевинные лучи, %	Сумма, %
Хоперский заповедник					
Сереющий №1	Крупнолистная (аллотриплоид)	34	57	9	100
Сереющий №6	Осиноподобная	41	51	8	100
Богучарский лесхоз					
Сереющий №4	Типичная	46	44	10	100
Сереющий №5	Крупнолистная	32	57	11	100
Сереющий №6	Узкокрупная осиноподобная	28	63	9	100
Сереющий №8	Узкокрупная	32	55	13	100
Давыдовский лесхоз					
Сереющий №3	Исполинская (миксоплоид)	42	64	7	100

Деревья тополя сереющего в Хоперском заповеднике и Богучарском лесничестве имеют возраст 42–60 лет и только одно дерево № 3 в Давыдовском лесничестве имеет возраст 42 года.

Тополь сереющий узкокромной формы также отличается повышенным содержанием механической ткани. Тополь сереющий № 3 исполинской формы (тополь Приярский) и № 6 узкокромной формы имеют в составе древесины 63–64 % либриформа. В связи с этим они отличаются высокой плотностью древесины и устойчивостью к гнили.

Изучалась также толщина стенок и диаметр древесинного либриформа. Результаты изучения показывают, что наблюдается некоторая корреляция между плотностью древесины и толщиной стенок либриформа: чем толще стенки древесинного волокна, тем выше плотность древесины (табл. 3).

Таблица 3. Характеристика толщины стенок и диаметра либриформа в периферийных слоях древесины плюсовых деревьев тополя сереющего

Название тополя, № дерева	Форма тополя	Возраст, лет	Диаметр либриформа, мкм	Толщина стенки либриформа, мкм	Плотность древесины, кг/м <sup>3</sup>
Хоперский заповедник					
Сереющий №1	Крупнолистная (аллотриплоид)	61	32,2±0,7	6,2±0,10	539,6
Сереющий №6	Осиноподобная	80	31,3±0,6	5,8±0,20	548,2
Богучарское лесничество					
Сереющий №4	Типичная	72	35,5±0,5	4,6±0,10	533,1
Сереющий №5	Крупнолистная	73	28,6±0,4	3,7±0,10	533,2
Сереющий №6	Узкокромная осиноподобная	57	29,2±0,6	4,6±0,10	665,2
Сереющий №8	Узкокромная	65	27,0±0,4	3,9±0,10	465,7
Давыдовское лесничество					
Сереющий №3	Исполинская (миксоплоид)	42	31,5±0,4	5,7±0,10	655,7

Крупнолистная форма тополя сереющего также имеет большой диаметр и толстые стенки либриформа. Тополь сереющий № 1 (исполинской формы) в 42 года имеет высокие показатели древесинного волокна. Диаметр волокна колеблется у тополя сереющего от 27,0 мкм до 35,5 мкм. Существуют длиноволокнистые и коротковолокнистые формы тополей. С возрастом длина либриформа увеличивается [3, 6, 7, 8]. Наши исследования показывают, что длина либриформа резко увеличивается до 10–15 лет, а затем идет незначительное увеличение (рис. 1). Поэтому отбор тополя сереющего на длину волокна можно достоверно проводить с возраста 20–30 лет, когда оно достигает типичной для дерева длины.

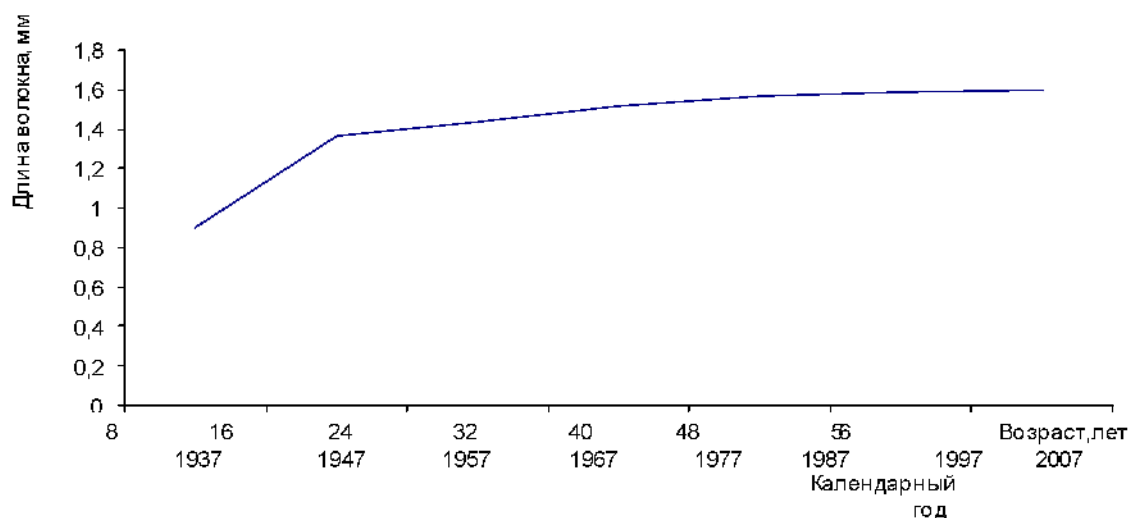


Рисунок 1. Изменчивость длины древесинного волокна у плюсового дерева № 1 тополя сереющего в зависимости от возраста (Хоперский заповедник)

Отобранные плюсовые деревья тополя сереющего в пойме Хопра и Дона имеют длинное волокно (табл. 4).

Таблица 4. Длина либриформа плюсовых деревьев тополя сереющего, отобранных в поймах Хопра и Дона

Название тополя, № дерева	Лесорастительные условия	Возраст дерева, лет	Форма	Длина либриформа, мм
Хоперский заповедник				
Сереющий №1	Е <sub>3</sub>	61	Крупнолистная (аплотришюид)	1,57±0,02
Сереющий №6	Д <sub>2</sub>	80	Осиноподобная	1,39±0,02
Сереющий №4	Д <sub>2</sub>	72	осиноподобная	1,53±0,02
Богучарский лесхоз				
Сереющий №4	Д <sub>2,3</sub>	72	Типичная	1,27±0,02
Сереющий №5	Д <sub>2,3</sub>	73	Крупнолистная	1,29±0,02
Сереющий №6	Д <sub>2,3</sub>	57	Узкокромная осиноподобная	1,27±0,02
Сереющий №8	Е <sub>3</sub>	65	Узкокромная	1,30±0,02
Давыдовский лесхоз				
Сереющий №3	Д <sub>3</sub>	42	Исполинская (миксоплоид)	1,70±0,02

Изменчивость длины древесинного волокна на разной высоте дерева проведена у модельного дерева исполинской формы тополя сереющего (сорт Приярский 1) в периферийных слоях древесины через каждые 2 м, начиная с 1 м до 19 м (рис. 2). Данные рисунка показывают, что длина либриформа на высоте 1 м составляет 1,7 мм, на высоте 19 м – 1,0 мм, т. е. с высотой ствола, волокно становится короче. Наблюдается обратная зависимость длины волокна и высоты ствола дерева, т. е. у основания ствола либриформ длиннее почти в 1,7 раза, чем у вершины дерева.

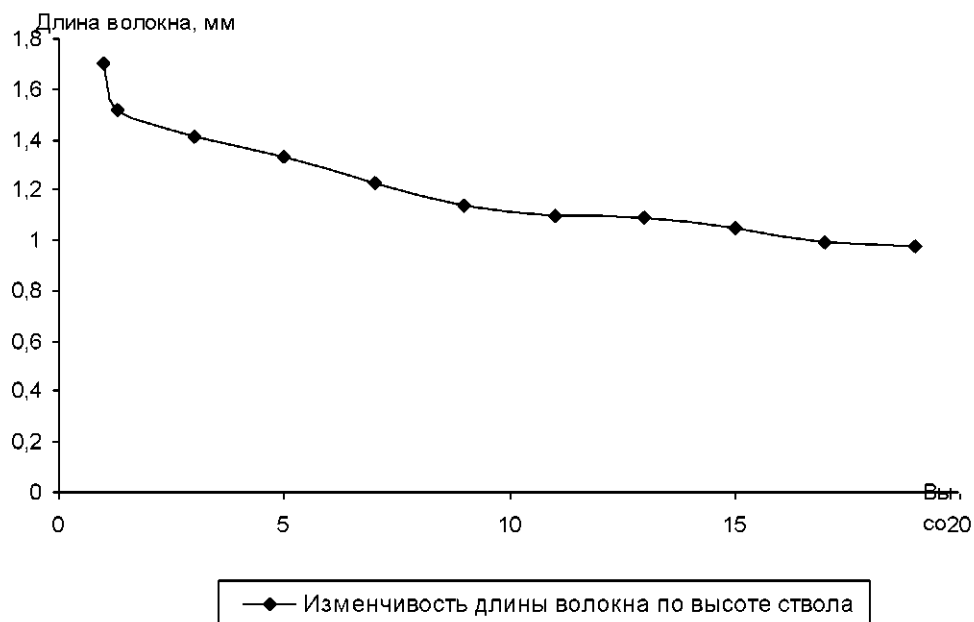


Рисунок 2. Изменчивость длины волокна в периферийных слоях модельного дерева тополя сереющего от комля до вершины.

Тополь сереющий крупнолистной формы имеет длину волокна 1,57 мм, исполинской формы – 1,70 мм, что превышает длину волокна других деревьев. Считают, что чем длиннее и тоньше древесинное волокно, тем выше качество древесины в смысле пригодности ее для целлюлозы [2, 5]. Исследования показали, что отношение длины либриформа к его диаметру колеблется в пределах 47 (у тополя сереющего крупнолистной формы, ХГПЗ). Эти формы тополя сереющего отличаются весьма высокими показателями древесинного волокна.

Отобранные длиноволокнистые формы тополя сереющего являются ценными для разведения их в целях получения сырья для целлюлозно-бумажного производства.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Альбенский А.В. Культура тополей. М. Гослестехиздат, 1946. 44 с.
2. Гаурилова И.А. Сравнительная оценка анатомических особенностей древесины некоторых видов и гибридов тополей // Автореф. дис... канд. биол. наук: Л., 1971. 20 с.
3. Пиванников С.И. Содержание целлюлозы и размеры древесного волокна у разных сортов тополей // Лесное х-во, 1965, № 5. С. 37–42.
4. Леонтьев И.И. Техника испытания древесины. М.: Лесная пром-сть, 1970. 160 с.
5. Подубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесная пром-сть, 1976. 160 с.
6. Сиволопов А.И. Тополь сереющий: генетика, селекция, размножение. Воронеж: ВГУ, 2005. 157 с.
7. Царев А.И. Отбор осины на длину древесного волокна // Некоторые вопросы генетики и селекции растений. Воронеж, 1975. С. 76–78.
8. Ширин В.К. Основные закономерности внутривидовой изменчивости признаков древесины у лесных пород // Матер. III Междунар. симп. «Строение, свойства и качество древесины – 2000». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 108–109.
9. Щепотьев Ф.И. Разведение быстрорастущих древесных пород. М.: «Лесная пром-сть», 1975. 232 с.
10. Яблоков А.С. Воспитание и разведение здоровой осины. М.: Гослесбумиздат, 1963. 441 с.
11. Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 338 с.
12. Höster H.-R. und Spring Ch. Zur bestimmung von Zellartenanteilen im Holzgewebe // Mikroskopie. 1971. S. 220–225.

### AGE VARIABILITY OF WOODY LIBRIFORM OF BLACK ALDER PLUS TREES IN KHOPYOR NATURE RESERVE

*Sivolapov V.A.<sup>1</sup>, Blagodarova T.A.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Voronezh State Forestry Academy, Russia. E-mail: Vladimir-Sivolapov@yandex.ru

<sup>2</sup> Research Institute of Forest Genetics and Breeding, Russia

Abstract. In the article there were shown the results of study of wood libriform dimensions in black alder plus trees with selection of long-fibered forms. The length of libriform of alder plus trees in Hopjor forest reserve is 1,00–1,50 mm at the age of 80–90.

### ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРЕВЕСИННОГО ЛИБРИФОРМА ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ ОЛЬХИ ЧЕРНОЙ В ХОПЕРСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

*Сиволопов В.А.<sup>1</sup>, Благодарова Т.А.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Воронежская государственная лесотехническая академия, г. Воронеж, Россия. E-mail: Vladimir-Sivolapov@yandex.ru

<sup>2</sup> Научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции, г. Воронеж, Россия

Ольха черная имеет рассеянососудистую древесину. В свежесрубленном состоянии древесина белого цвета, на воздухе быстро темнеет, принимая светло-коричневую, слегка розовую окраску. Ранняя древесина немного светлее поздней. Годичные слои различаются плохо. По внешней границе слоя проходит узкая, темная полоска плотной ткани, отделяющая один слой от другого. Граница годичных слоев извилистая. Сосуды очень мелкие и на срезах невидимые. Сердцевинные лучи узкие. В целом древесина ольхи имеет довольно однообразное строение без яркого выделения каких-либо особенностей структуры.

Селекция отдельных биотипов ольхи черной на длину волокна может иметь значение для создания плантационных культур специального назначения (для получения целлюлозного сырья). Наиболее ценными считают длиноволокнистые формы. Но в целом пригодна древесина, имеющая длину либриформа 0,8 мм и более [2, 4]. З.Н. Чхубианишвили [6] отмечает, что бумага из ольхи с пихтой удовлетворяет требованиям ГОСТа. Анатомические исследования показали, что ольховая древесина

имеет ряд положительных качеств, играющих важную роль в бумажном производстве. Размеры волокна и его извилистая форма вполне удовлетворяют требованиям, предъявляемым бумажным производством при использовании волокна ольхи в определенном соотношении с древесиной других пород. Длина волокон ольхи колеблется от 0,91 мм до 0,94 мм [6]. В.И. Рубцов [5] отмечает, что длина волокон либриформа ранней формы колеблется в пределах 1,0–2,5 мм, поздней 1,3–3,0 мм.

Нами также проведены работы по отбору плюсовых деревьев ольхи черной на длину волокна [1]. Ранее проведены исследования на тополях [3]. С этой целью на высоте 1,3 м с южной стороны стволов взяты керны древесины возрастным буровом. Древесную стружку, приготовленную с помощью лезвия из средней части определенного годовичного слоя, мацерировали в смеси 10 % азотной кислоты и хромового ангидрида, готовили временные препараты в глицерине. Просмотр их проводили под микроскопом МБИ-6 с увеличением ок.×7; об.×3,5; замеры – с помощью окуляр-микрометра. Данные замеров волокна плюсовых деревьев ольхи Хоперского заповедника показаны в таблице.

Таблица. Длина либриформа в периферийных слоях плюсовых деревьев ольхи черной

№ плюсового дерева	Возраст, лет	Календарный год	Лесорастительные условия	Длина либриформа		
				$M \pm m$ , мм	Коэффициент вариации (С), %	Точность опыта (Р), %
7	95	2007	D4	$1,25 \pm 0,04$	17,9	3,6
8	100	2007	D4	$1,47 \pm 0,09$	19,7	5,9
9	85	2007	D4	$1,21 \pm 0,04$	19,2	3,5
12	85	2007	D4	$0,98 \pm 0,03$	13,6	3,1
13	100	2007	D5	$1,08 \pm 0,02$	10,0	2,0

Как видно из таблицы длина волокна у изучаемых деревьев находилась в пределах от 0,98 до 1,47 мм. Отобранные деревья Хоперского заповедника имеют достаточно высокие показатели либриформа. В целом можно отметить, что длина либриформа у плюсовых деревьев вполне пригодна для получения целлюлозы. С возрастом дерева длина волокна увеличивается (рис. 1).

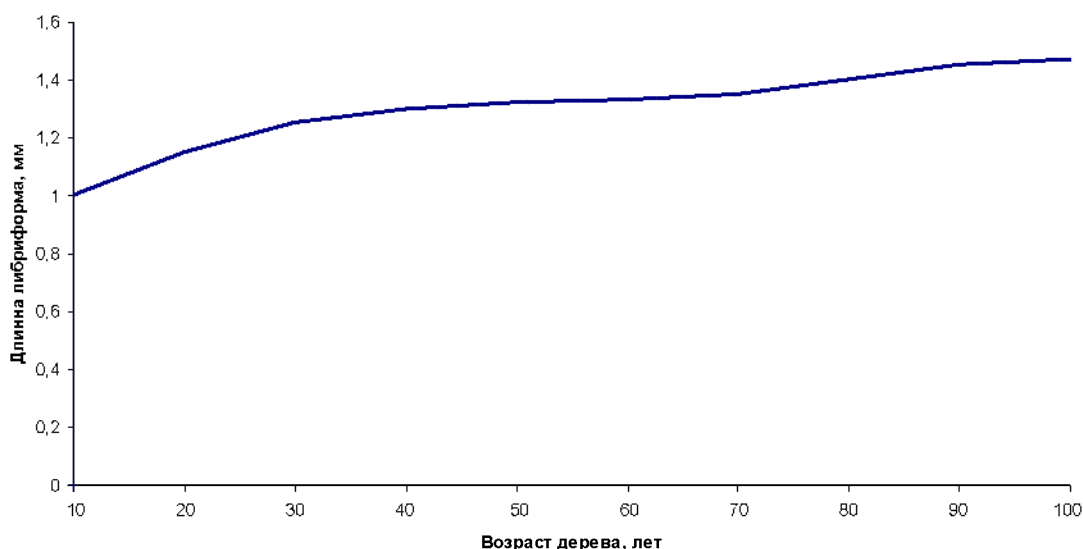


Рисунок 1. Возрастная изменчивость древесинного либриформа у плюсового дерева ольхи черной № 8

Данные рисунка показывают, что у дерева № 8 ольхи черной длина либриформа увеличивается в раннем возрасте до 10–30 лет, а затем идет незначительное увеличение длины волокна. В засушливые годы наблюдается уменьшение длины либриформа. Полагаем, что отбор деревьев ольхи черной на длину волокна можно достоверно проводить с возраста 20–30 лет, когда последнее достигает типичной для дерева длины.

На рисунке ниже показаны размацерированные волокна древесины ольхи черной.

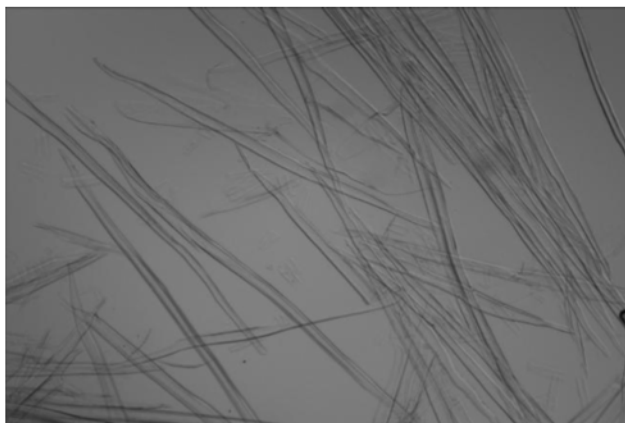


Рисунок 2. Волокна либриформа ольхи черной. (Микрофото В.А. Сиволапова)

Таким образом, изучение длины древесинного либриформа у отобранных деревьев ольхи черной в Хоперском заповеднике показало, что волокно имеет длину от 1 до 1,5 мм. В возрасте 20–30 лет у ольхи черной возможен отбор на длинноволокнистость.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Благодарова Т.А. Селекция ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) для разведения в Центрально-Черноземном районе // Автореф. дис... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1995. 19 с.
2. Гаврилова И.А. Сравнительная оценка анатомических особенностей древесины некоторых видов и гибридов тополей // Автореф. дис... канд. биол. наук: Л., 1971. 20 с.
3. Крючков В.В. Характеристика древесинного либриформа некоторых видов и гибридов тополя (*Populus L.*) // Матер. межрегион. конф., посвящ. 95-летию со дня рожд. проф. М.М. Вересина «Генетика, селекция, семеноводство и разведение древесных пород в лесостепи». Воронеж, 2005. С. 56–59.
4. Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесная пром-сть, 1976. 160 с.
5. Рубцов В.И. Формы ольхи черной в Брянском лесном массиве и пути их использования // Автореф. дис... канд. с.-х. наук. 1968. 16 с.
6. Чхубианишвили З.Н. Древесина ольхи и возможности её применения в целлюлозно-бумажной промышленности // Автореф. дис... канд. техн. наук. Тбилиси, 1961. 21 с.

## THE PERSPECTIVES OF THE USE OF SOME TREE SPECIES FOR THE PLANTING OF GREENERY IN THE CITIES OF CENTRAL RUSSIA

*Soboleva L.M., Mileshina A.V.*

<sup>1</sup> Bryansk State Academy of Engineering and Technology, 241037 Bryansk, Stanke-Dimitrova Av. 3, tel. (4832) 74-03-97.

<sup>2</sup> «In harmony with the nature», Llc., 241007 Bryansk, Bezhitskaya St. 54, office 211 tel. (4832) 58-92-83.

Abstract. The biological and ecological properties of such tree species as ash, elm and wych-elm are being considered in this article. The resistance of the given tree species to the unfavorable factors of the environment is considered on the example of plantations of Bryansk and its region; their sanitary and pathological condition, the specific structure of wreckers (pests) and diseases are also given in this article.

Special attention is paid to the most resistant and well-kept (preserved) trees in the age of 80 years and more. Photos of the most valuable specimens are at the disposal. The given tree species owing to their morphological and biological properties (spreading crown, wind resistance, frosts resistance) are capable to fulfill to the utmost the whole complex of protective functions such as sedimentation of dust, noise reduction, improvement of microclimate in the whole in the city conditions.

The main goal is to include these species in the variety of tree species being grown in the nursery gardens with the usage of selection methods and modern technologies.



## ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ДЛЯ ОЗЕЛЕНЕНИЯ ГОРОДОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

Соболева Л.М.<sup>1</sup>, Милешина А.В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ГОУ ВПО Брянская государственная инженерно-технологическая академия, г. Брянск,  
пр-т Ставке-Димитрова, 3, (4832)74-03-97.

<sup>2</sup> ООО «В гармонии с природой», г.Брянск, ул. Бежитская, д. 54, оф.211, (4832) 58-92-83.

Дендрофлора Брянской области характеризуется большим биоразнообразием. С открытия Опытного лесничества (1906 г.) началось изучение и обогащение ассортимента древесно-кустарниковой растительности. Всего в области насчитывает 1021 видовой и внутривидовой таксон, из них 515 видов, 197 форм и сортов – интродуценты, в т.ч. 182 таксона из Северной Америки. Местная дендрофлора насчитывает 113 видов и 196 форм [6, 7].

Несмотря на видовое многообразие древесной растительности, не утратили своего биологического и экологического значения такие древесные породы как ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), вяз гладкий, или обыкновенный (*Ulmus laevis* Pall.) и вяз голый, или шершавый (*U. glabra* Huds.). Общим для данных древесных пород является то, что они характеризуются высокими эстетическими свойствами по габитуальным параметрам кроны, ее окраске; в условиях города способны в более сильной степени, чем другие древесные породы выполнять санитарно-защитные функции, снижая уровень шума, загазованности и запыленности, при этом значительно улучшая микроклимат городских территорий. При этом сами они характеризуются довольно высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды [6].

Брянская область расположена почти в центре ареалов рассматриваемых древесных пород, поэтому климатические и почвенные условия вполне благоприятны для их произрастания.

Из всего многообразия древесных пород род ильм (*Ulmus*) для озеленения городов представляет особый интерес. Древний по происхождению, он был широко распространен в третичном периоде в Северном полушарии – Европе, Северной Америке, Азии [3]. Ареал ильмовых резко сократился в ледниковый период, а за последние сто лет доля ильмовых в Европе значительно уменьшилась в результате развития нескольких эпифитотий сосудистого микоза ильмовых (голландской болезни) – в естественных лесных сообществах до единичной примеси. В городских посадках по всей России наблюдалось массовое усыхание ильмовых пород [4].

Всего на территории России, по аналитическим данным Н.Г. Васильева [3], произрастает 8 видов рода ильм из 34, описываемых разными авторами. В европейской части России наиболее широкое распространение имеют: ильм (вяз) гладкий, или обыкновенный (*Ulmus laevis* Pall.), вяз голый, или шершавый (*U. glabra* Huds.) и вяз граболистный, или берест (*U. carpiniifolia* Rapp. Ex Suckow.), синоним листоватый (*U. foliaceae* Gilib.). Это крупные деревья высотой 30 и более метров, наибольшими параметрами характеризуется вяз обыкновенный. У вяза голого и береста выделяют до 9 форм, отличающихся по строению кроны и листьев, цвету листьев, элементам строения коры. Основные ареалы вязов обыкновенного и голого на большей части европейской территории России совпадают. Северная граница проходит по линии Петрозаводск–Вологда–Киров–Пермь–Свердловск до Предкавказья [2]. По сравнению с данными видами берест характеризуется большей засухоустойчивостью и солевыносливостью, поэтому его ареал простирается значительно дальше на восток, в Казахстане и Средней Азии он широко используется для озеленения городов и населенных мест.

Из других видов вязов в Европейской части России в культуре встречается и является перспективной древесной породой для озеленения вяз японский (*U. japonica* (Rehd.) Sarg.), или долинный – крупное дерево до 40 метров высоты с раскидистой кроной различных форм. Вяз низкий (*U. pumila* L.), или перисто-ветвистый (*U. pinnato-ramosa* Dieck.), дерево средней величины (до 15 м), широко применяемое в защитном лесоразведении, а также в садах и скверах, так как хорошо переносит стрижку, что позволяет создавать из него плотные живые изгороди различных очертаний и форм, засухоустойчив и зимостоек. Вяз американский, или белый (*U. americana* L.) – крупное дерево, высотой до 40 метров, интродуцированное в Европу и получившее широкое распространение в культуре южнее Москвы и Санкт-Петербурга. Другие интродуценты также заслуживают внимания: азиатский вид – вяз мелколистный (*U. parvifolia* Jacq.), американский вид – вяз ржавый (*U. fulva* Michx.).

Все виды вязов требовательны к плодородию почв, предпочитают хорошо дренированные почвы с достаточным увлажнением. В благоприятных условиях отличаются быстрым ростом, особенно в первые годы жизни, относительно устойчивы к неблагоприятным факторам городской среды [1]. Каждый из видов вязов характеризуется специфическими биологическими и фенотипическими особенностями, что позволяет использовать их для конкретных целей.

В Брянске насаждения из вяза гладкого до 50-х годов являлись украшением города. В результате эпифитотического распространения голландской болезни ильмовых произошло массовое усыхание вяза гладкого, полностью усохли старые вязы в старинном парке им. А.К. Толстого.

С 1960-х годов в Брянском парке-музее им. А.К. Толстого стали создавать деревянные скульптуры из стволов усохших деревьев вяза. Уникальную коллекцию деревянных скульптур парка-музея составляют такие замечательные произведения самобытного искусства, как: «Старик-сказочник с внуком Тимошей», «Брянская мадонна», «Мудрость», «Деснянка», «Князь Роман Брянский» и другие. Парк-музей им. А.К. Толстого включен в каталог «400 лучших парков мира». Размещение малых форм на парковой территории связано с функциональным назначением, но при формировании среды для отдыха эстетические достоинства этих сооружений выступают как одна из их важнейших функций. Эти формы, тактично вписанные в природное окружение, поддерживают художественное впечатление, создаваемое зелёным нарядом [5].

Изучением санитарного состояния насаждений и особенностей развития заболевания ильмовых пород в Брянской и прилегающих областях занимался доцент кафедры лесоустройства, лесозащиты и охотоведения Брянской государственной инженерно-технологической академии В.А. Зудилин [3]. Им были обнаружены и выделены наиболее устойчивые особи и формы вяза обыкновенного, установлено, что данный вид является наиболее устойчивым к голландской болезни по сравнению с другими видами вязов. Среди других видов также имеются особи невосприимчивые к заболеванию, которые могут быть использованы для дальнейшего размножения их в посадках.

В настоящее время в городе сохранились естественные насаждения вяза обыкновенного в составе древесной растительности овражно-балочных систем – памятников природы – Верхнего и Нижнего Судков, на части деревьев наблюдается хроническая форма заболевания. Имеются отдельные устойчивые экземпляры вяза гладкого (обыкновенного) в городских посадках (рис. 1).



Рисунок 1. Устойчивый экземпляр вяза гладкого на улице города.

К перспективным и в некоторой степени «забытым» древесным породам для озеленения городов относится ясень (род *Fraxinus* L.). Из всех видов ясеня широкое распространение получил ясень обыкновенный (*F. excelsior* L.). Из других видов ясеня на территории бывшего СССР произрастает 11 местных видов и 13 интродуцентов [10]. Для ясеня характерна высокая измен-

чивость с образованием различных форм по цвету коры, крылаток, листьев, формам листьев и пр. Поэтому из одиннадцати видов девять очень близки между собой по морфологическим признакам. Это ясень обыкновенный (*F. excelsior* L.), маньчжурский (*F. mandshurica* Rupr.), сумахолистный (*F. coriariaefolia* Scheele), остроплодный (*F. oxycarpa* Willd.) и др. [2, 10]. Широкое распространение в области получили ясень ланцетный, или зеленый (*F. lanceolata* Borkh.) и пенсильванский (*F. pennsylvanica* March.). В пойме рек Десны и её притока Снежень в 1957 г. на нескольких гектарах выполнены посадки этих видов крупномерным посадочным материалом. Сформировавшиеся фитоценозы выполняют водоохранную роль, наблюдается успешное семенное размножение этих видов [7].

Биологические характеристики ясеня хорошо известны. Это деревья первой величины – до 40 и более метров в высоту, часто с раскидистой хорошо облиственной кроной. Ценность ясеня для городского озеленения состоит в том, что, обладая мощными защитными свойствами, он достаточно устойчив к условиям городской среды [1]. Ясень хорошо переносит умеренную обрезку, при этом срезы быстро зарастают, что снижает заражаемость деревьев паразитическими грибами. В городских посадках наибольшее распространение получил ясень обыкновенный, меньшее – ланцетный и пенсильванский, хотя в общем ассортименте древесных пород их доля невелика (около 5 %).

При подборе ассортимента растений для озеленения территорий особое внимание уделяется декоративным особенностям видов: форма и строение кроны, листья, цветы. Определенный тип кроны, изменяющийся с возрастом, присущ каждому виду. Так, у одной особи одного вида могут встречаться причудливые кроны, не носящие наследственного характера. Имеется также много форм, передающих свои признаки потомству при семенном размножении. Некоторые интересные формы обнаружены в г. Брянске.

Уникальная особь ясеня обыкновенного (рис. 2) обнаружена в Советском районе г. Брянска на Петровской горе (северо-восточная экспозиция) над р. Десной, на древнем историческом месте – между Спасо-Гробовской церковью и церковью Воскресения. В.И. Рубцов – доцент кафедры садово-паркового и ландшафтного строительства Брянской государственной инженерно-технологической академии, произвел первое ботаническое описание дерева-долгожителя, назвав его ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), форма спрутовидная.



Рисунок 2. Ясень обыкновенный, форма спрутовидная.

Окружность ствола ясеня на высоте 1,3 м от поверхности земли – 403 см, диаметр – 130 см, высота – 26 м. У основания ствола имеются мощные утолщения, переходящие постепенно в корневые лапы. Кора ствола бороздчатая с косо-продольными трещинами в 2–3 см глубиной. Имеются менее глубокие и узкие поперечные трещины. Ветвление начинается, примерно, на высоте 5 м от поверхности земли. Толстые сучья отходят от ствола в разных направлениях поч-

ти под прямым углом. На высоте, примерно, 8 м основной ствол расчленяется на три довольно толстых ствола, от которых отходят толстые сучья и ветви разной длины. Дерево напоминает гигантского спрута, щупальца которого направлены вверх. В некоторых местах на стволе просматриваются морозобойные или от ударов молнии продольные трещины до 2 м длиной. В подкронной части с северной стороны имеется несколько капообразных выростов. Уникальную особь ясеня обыкновенного можно считать как «ясень-отец».

С юго-восточной стороны, на расстоянии 7 м от «ясеня-отца», ниже по склону растёт ещё одно дерево ясеня возрастом свыше 100 лет – «ясень-сын». На высоте 1,3 м от поверхности земли он имеет окружность 170 см, диаметр – 65 см, высоту – около 20 м. На высоте 1,5 м от поверхности земли начинается ветвление на толстые сучья. На высоте, примерно, 5 м основной ствол делится на три самостоятельных ствола, от которых в разные стороны отходят толстые, средние, тонкие сучья и ветви. Поперечник кроны у ясеня с северо-востока на юго-запад составляет 12 м, с юга на запад – 10 м. Эти деревья ясеня имеют одинаковый фенотип. [8].

Прилегающая территория представляет собой заброшенный плодовый сад. В его состав входят 12 видов деревьев (яблоня домашняя, клён остролистный, клён ясенелистный и др.) и 7 видов кустарников (сирень обыкновенная, спирея средняя, пузыреплодник калинолистный и др.). Посещаемость территории высокая, о чём свидетельствует хаотично проложенная дорожно-тропиночная сеть, места кострищ, места несанкционированных свалок мусора.

В дендрологической литературе отмечается, что ясень обыкновенный в природе живёт 250 и более лет [2]. Но в городских условиях этот срок сокращается в 3–4 раза. Необходимо отметить, что листва деревьев не повреждена шанской мухой, а ствол ядровой гнилью. Данные особи, по нашему мнению, способны противостоять действию газов, дыма.

Таким образом, территорию, примыкающую к данным уникальным дендрологическим объектам, необходимо очистить от мусора, благоустроить, а существующие декоративно-кустарниковые растения реконструировать. Зелёный оазис может стать основой для формирования сквера, композиционным центром которого будет биогруппа деревьев-долгожителей.

Данные уникальные особи благодаря своим морфологическим и биологическим свойствам (ширококронность, ветроустойчивость, устойчивость к заморозкам) способны наиболее полно выполнять целый ряд защитных функций в условиях города, а самое главное, ежегодный урожай семян можно использовать для получения ценного посадочного материала для озеленения территорий.

Главной задачей является включение этих видов в ассортимент древесных пород, выращиваемых в питомниках с использованием селекционных методов и современных технологий.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Антипов В.Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам. Минск: Наука и техника, 1979. 215 с.
2. Бульгин П.Е. Дендрология. Л.: Агропромиздат, 1991. 352 с.
3. Васильев П.Г. Ильм. М.: Агропромиздат, 1986. 88 с.
4. Зудилин В.А. Исследования устойчивости ильмовых к голландской болезни // Лесное хозяйство. 1969. № 3. С. 62–64.
5. Музальков А.С. Состояние и перспективы развития зеленых насаждений г. Брянска. // Мат. междунар. научн.-практ. конф. «Научные основы экологии, мелiorации и эстетики ландшафтов». Тула: «Гриф и К», 2010. С. 139–144.
6. Рубцов В.И. Дендрологическое разнообразие Брянской области и его значение для экологии и экономики // Сб.: Актуальные проблемы лесного комплекса. Брянск, 2006. Вып. 13. С. 228–230.
7. Рубцов В.И. Лиственные интродуценты-лесообразователи североамериканского происхождения в посадках Брянской области // Актуальные проблемы лесного комплекса. Брянск, 2008. Ч. 1. С. 213–215.
8. Рубцов В.И. Спрутовидная форма ясеня обыкновенного // Вопросы лесоведения и лесоводства. Брянск, 2001. Вып. 11. С. 4–6.
9. Чернышенко О.В. Поглощительная способность и газоустойчивость древесных растений в условиях города. М., 2002. 119 с.
10. Чумакова А.В. Ясень. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 101 с.

## ECOLOGICAL TENDENCIES IN WOOD ANATOMY OF CERRADO SPECIES

Sonsin, J. O.<sup>1</sup>, Barros, C. F.<sup>2</sup>, Marcati, C. R.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Unesp – Universidade Estadual Paulista FCA, Departamento de Recursos Naturais, Fazenda Lageado - Rua José Barbosa de Barros, nº 1780, CP 237, 18603-970, Botucatu, SP, Brazil, +55(14)38117162, jsonsin@yahoo.com.br;

<sup>2</sup> Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rua Jardim Botânico, 1008 – Jd. Botânico. CEP 22460-030, Rio de Janeiro, RJ, Brazil, +55(21)32042095.

Cerrado *sensu lato* (*s.l.*) is considered the richest savanna in biodiversity in the world (Oliveira & Marquis [14]), besides of been one of the 25 global hotspots (Mittermeier *et al.* [13]). It is mostly restricted to Brazil and merges into a great diversity of biomes, such as Amazon rain forest, Pantanal, Atlantic forest and Caatinga, which enriches its flora, about 7000 plant species, of this total 44 % are endemic (Coutinho, Castro [5, 4]). This Biome has different physiognomies varying of clean field, dirty field, cerrado *sensu stricto* (*s.s.*) and cerradão (Coutinho [6]). Along the rivers there are the riparian zones, forest galleries, among other formations, which are considered as part of cerrado *s.l.* (Eiten [7]).

This paper describes the differences in wood anatomy of 97 arboreal and shrubby species in three different physiognomies of cerrado *s.l.* relating the wood anatomy features to these environments, as well as to verify the strategies used by them to survive in the different physiognomies.

The study was carried out in a private cerrado *s.l.* reserve (cerrado *s.s.*, cerradão, and riparian zone) (Table) covering an area of about 180 ha, located in the Palmeira da Serra Ranch in the municipality of Pratânia, in the mid-western region of the state of São Paulo, Brazil (Scheme).

Table. Studied areas of cerrado *s.l.*

Area	Cerrado <i>s.s.</i>	Cerradão	Riparian zone (RZ)
Geographic Coordinates	22° 82' 01,8" S e 48° 74' 02,6" W	22° 82' 97,0" S e 48° 75' 05,5" W	22° 80' 99,0" S e 48° 74' 06,4" W
Altitude (m)	715	716	715
Vegetation Characterization	Shrubs and trees more scattered, low and of xeromorphic appearance, bark are usually thick, coriaceous leaves and with a low vegetation consisting of grasses that cover the ground	Smaller amount of shrubs, the trees are taller than in cerrado, 8 to 15 meters, also with xeromorphic aspect, and is seen as a transition area between forest and cerrado <i>s.s.</i>	Occur along small rivers in cerrado region, in this case with water depth that remains even in the dry season, is characterised by tall trees on average 20 to 30 m, with a small amount of shrubs

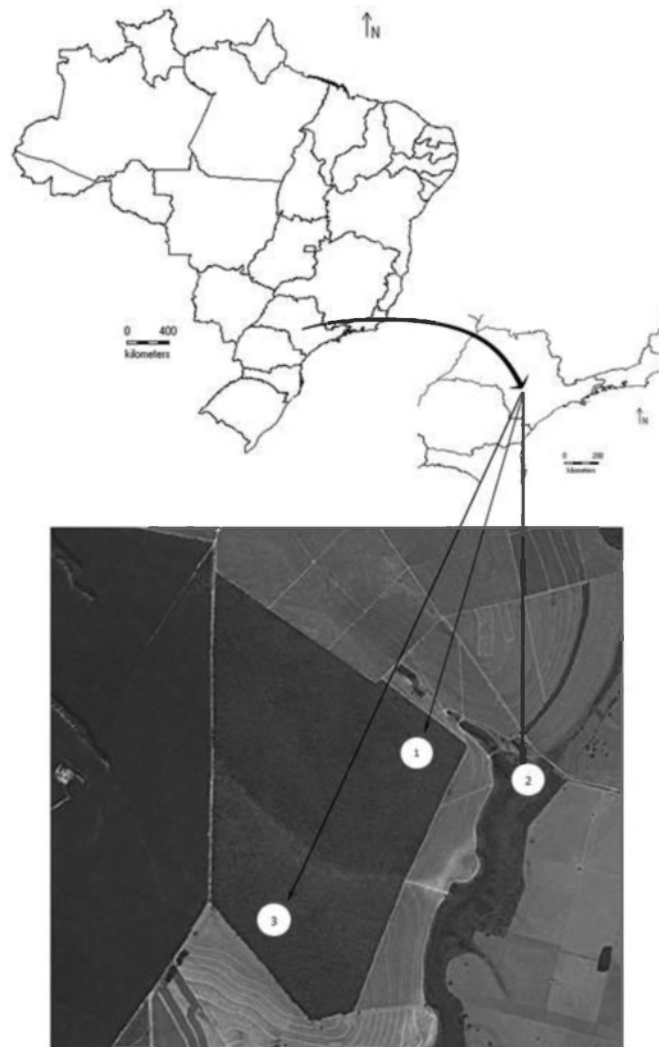
The studied area has a dry period of about four months with precipitation below 60 mm, average annual rainfall is approximately 1306 mm and the average temperature is 19,9°C (climate parameters were obtained by the same software as described in Hijmans *et al.* [9]). The different physiognomies do not show climatic changes probably due to the areas proximity.

Samples of 97 species (adult individuals) occurring in cerrado *s.s.* (Cc), cerradão (Cd) and in riparian zone (RZ) were collected. The analyses were conducted in the most developed branches of the plants due to restriction against the use of destructive methods environmental reserve areas. Discs of ca. 3 cm in thickness from the basal portion of were obtained from each specimen. Family classification followed APGIII 2009 [1].

Sections of transverse, longitudinal – radial and tangential of 15 to 20 µm thickness, were double stained with aqueous 1 % safranin and aqueous 1 % astra blue (Bukatsch [2]) (1:9). Histological slides were embedded permanently in synthetic resin (Entellan<sup>®</sup>). The cells were macerated according to Franklin's [8] method (1945, modified by Kraus & Arduim [11]) and stained with aqueous 1 % safranin dye (Sass [15]). Semi-permanent slides were mounted in glycerin diluted in water (1:1).

We followed IAWA list Committee [10] for the anatomical features. Vulnerability (V = vessel element diameter/vessel frequency) and mesomorphy (M = V x vessel element length) index were calculated following Carlquist [3].

The statistical analyses were performed with the Statistica software version 8.0. The tests ANOVA, Levene and Brown-Forsythe, and HSD of Tukey (Zar [16]) were used. The principal components analysis was used to order species, qualitative and quantitative wood anatomy features and climate features, showing the factors with more variance (Ludwig & Reynolds [12]).



Anatomical tendencies were observed to cerrado *s.l.* species, based on microscopic characteristics of the secondary xylem. For cerrado *s.l.* species we observed anatomic features that may contribute to both safety and efficiency in water flow, such as: high incidence of multiple vessels and high vessel frequency per  $\text{mm}^2$ , small intervessel pits alternate, vestured pits, simple perforation plates. The vulnerability and mesomorphy index were 1,6 and 600, respectively for Cerrado *s.l.* species. In statistical analyses only the parameters fibre wall thickness, intervessel pits and vessel ray pitting diameter were significant between physiognomies. In principal component analyses cerradão species remain separated, while the species of the other physiognomies were close each other probably due to the areas proximity. However, the species have anatomical features that show particular strategies for survival in each physiognomy, the cerrado *s.s.* ones had higher frequency of vessels with small diameter, with medium length, smaller diameter of intervessel and ray vessel pits; on the other hand riparian zone species were the opposite, had lower frequency of vessels with wider diameter and higher length, and multiple perforation plates had higher percentage when compared with other physiognomies; cerradão species, except for vessel length which was smaller comparing with other physiognomies, had intermediate values between cerrado *s.s.* and riparian zone, this reflects in cerrado *s.l.* formation, cerradão is seen as a transition area between cerrado and Forest.

#### LITERATURE

1. *THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP*. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Botanical Journal of the Linnean Society, London, 2009. Vol. 161. No. 2. P. 105–121.

2. *Bukatsch, F.* Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin // *Mikrokosmos*, Stuttgart, 1972. Vol. 61. № 8. P. 33–36.
3. *Carlquist, S.* Ecological factors in wood evolution: a floristic approach // *American Journal of Botany*, Saint Louis, 1977. Vol. 64. № 7. P. 887–896.
4. *Castro, A. A. J. P. et al.* How rich is the flora of Brazilian cerrados? *Annals Missouri Botanical Garden*, Saint Louis, 1999. Vol. 86. P. 192–224.
5. *Coutinho, L. M.* Fire in the ecology of the Brazilian Cerrado. In: GOLDAMMER, J.G. (Ed.). *Fire in the tropical biota. Ecosystem processes and global challenges*. Berlin: Springer Verlag, 1990. P. 81–105.
6. *Coutinho, L.M.* O bioma do cerrado. In: KLEIN, A.L. (Org.). *Eugen Warming e o cerrado brasileiro*. São Paulo: UNESP; Imprensa Oficial do Estado, 2002. P. 77–92.
7. *Eiten, G.* The cerrado vegetation of Brazil // *Botanical Reviews*, New York, 1972. Vol. 38. № 2. P. 201–341.
8. *Franklin, G. L.* Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. // *Nature*, London, 1945. Vol. 155. P. 51.
9. *Hijmans, R. J. et al.* Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*, Chichester, 2005. Vol. 25. № 15. P. 1965–1978.
10. *IAWA COMMITTEE.* List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin*, Utrecht, 1989. Vol. 10. № 2. P. 219–332.
11. *Kraus, J. E., Arduin, M.* Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Rio de Janeiro: Seropédica, EDUR, 1997. 198 p.
12. *Ludwig, J.A., Reynolds, J.F.* *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. New York: John Wiley & Sons, 1988. 368 p.
13. *Mittermeier, R. A. et al.* *Hotspots*. Mexico City: CEMEX, 1999. 430 p.
14. *Oliveira, P. S., Marquis, R. J.* (Eds.) *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York: Columbia University Press, 2002. 398 p.
15. *Sass, J. E.* *Elements of botanical microtechnique*. New York-London: McGraw-Hill Book, 1958. 222 p.
16. *Zar, J. H.* *Biostatistical analysis*. 3. ed. New Jersey: Prentice Hall, 1996. 662 p.

## THE FEATURES OF CONDUCTIVE TISSUE STRUCTURES IN PINE AND BIRCH STEMS AT ANTHROPOGENIC LANDSCAPES

*Stasova V.V.<sup>1</sup>, Skripalshikova L.N.<sup>1</sup>, Zubareva O.N.<sup>1</sup>, Tatarintsev A.I.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia. E-mail: institute\_forest@ksc.krasn.ru

<sup>2</sup> Siberian state technological university, Krasnoyarsk, Russia

**Abstract.** The structural changes of conductive and storage tissues of pine and birch stems under the influence of complex of anthropogenic loadings were studied. Both in pine and birch stems the decrease of xylem annual increments was found. In pine stems it is accompanied by decreasing of tracheid radial dimensions. In pine phloem the reducing of annual increments was less expressed, and so the ratio of xylem cells to phloem ones diminished. These changes increased with the intensification of anthropogenic impact. In birch stem xylem the number of vessels per unit of cross section area showed the tendency to increase under the influence of dust pollution. The frequency of xylem rays appeared to be not directly connected with level of technogenic loads. The influence of dust pollution on the tissues outside the cambium was not shown in this study. All these changes reflected nonspecific reactions of growth processes in unfavorable environmental conditions.

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ СТВОЛОВ СОСНЫ И БЕРЕЗЫ В АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ

*Стасова В.В.<sup>1</sup>, Скрипальщикова Л.Н.<sup>1</sup>, Зубарева О.Н.<sup>1</sup>, Татаринцев А.И.<sup>2</sup>*

<sup>1</sup> Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия, E-mail: institute\_forest@ksc.krasn.ru

<sup>2</sup> Сибирский государственный технологический университет, г. Красноярск, Россия

По степени техногенного загрязнения атмосферы Красноярск входит в число наиболее загрязненных городов Российской Федерации. Воздушная среда города загрязняется выбросами ТЭЦ, алюминиевого, цементного, целлюлозно-бумажного заводов и целого ряда других предприятий. К

основным загрязнителям относятся пыль, диоксид серы, фтористый водород, хлористый водород, сероводород, сероуглерод, окислы азота, бенз(а)пирен. Современный уровень загрязнения атмосферы г. Красноярска оценивается как высокий, а в предыдущее десятилетие как очень высокий [9].

Целью данной работы было изучение изменений проводящих и запасающих тканей в стволах деревьев сосны обыкновенной и березы повислой, длительно продуцирующих в условиях сопряженных техногенных и рекреационных нагрузок.

Исследования проводили в сосновых и березовых насаждениях пригородной зоны г. Красноярска, подвергающиеся воздействию промвыбросов разной интенсивности и химического состава, а также различным рекреационным нагрузкам. Древоστοи, продуцирующие вне основного переноса ветров, считали условным контролем. В условиях чистого фона изучали насаждения в 100 км от города вне основного переноса, без рекреационного воздействия. Сосновые насаждения по лесопатологическому обследованию характеризуются как ослабленные и сильно ослабленные, березовые – относительно здоровые. Сосновые насаждения разнотравного типа леса, чистые по составу, V класса возраста. Исследуемые березняки разнотравного типа, порослевого происхождения, с различной долей участия в составе древоостоя сосны и осины, V–VI классов возраста.

На пробных площадях в каждом насаждении были выбраны по пять модельных деревьев, средних по лесотаксационным характеристикам, из стволов которых на высоте 1,3 м возрастным буравом были отобраны керны. Для деревьев сосны на поперечном срезе каждого керна в восьми последовательных годовичных слоях ксилемы, считая от камбия, измеряли ширину годовичного слоя в мкм, подсчитывали количество клеток, вычисляли средние радиальные размеры трахид ранней и поздней древесины. Измеряли также общую толщину луба, подсчитывали количество клеток в годовичных приростах флоэмы, вычисляли средний радиальный размер клетки проводящей флоэмы. Было также подсчитано соотношение годовичных приростов ксилемы и флоэмы, являющихся относительным показателем условий жизни дерева. В лубе было определено процентное содержание паренхимы (танниноносной и кристаллоносной) в первых трех (считая от камбия) годовичных слоях линейным методом по Яценко-Хмелевскому [10]. Отдельно отмечали характерные особенности древесины и луба: состояние прикамбиальной зоны, встречаемость смоляных ходов, наличие трабскулов, наличие и обилие кристаллов оксалата кальция. Для деревьев березы на поперечных срезах кернов измеряли ширину годовичных приростов ксилемы, толщину камбиальной зоны, проводящей и непроводящей флоэмы и зоны дилатации (зоны, где ситовидные элементы полностью облитерированы и замещены массивами паренхимной ткани). В ксилеме подсчитывали количество сосудов на 1 мм<sup>2</sup> поперечного среза, частоту лучей во всех тканях среза. В лубе определяли содержание склеренхимы. Характеристики годовичных колец ксилемы были сгруппированы и усреднены по периодам работы карьеров: 1974–1983 гг. (первый карьер работает, начало работы второго карьера), 1984–1995 гг. (первый карьер не работает, второй работает), 1996–2008 гг. (первый карьер интенсивно заполняется отходами ТЭЦ, добычи известняка нет, второй карьер работает).

Лесоэкологические исследования в насаждениях проводили по общепринятым методикам [1, 2]. Влияние рекреационных нагрузок изучали с применением оценочных шкал дистрессии [8]. Аккумуляцию пыли в насаждениях определяли по Ж. Детри [4], содержание фтора и серы определяли химическими методами с использованием сертифицированных методик.

В стволах сосен изучаемых древоостоев средние величины ширины годовичных колец древесины, как в абсолютном выражении, так и в количестве клеток в радиальном ряду, имеют сходные тенденции изменений: чем сильнее техногенная и рекреационная нагрузки, тем более подавлена камбиальная деятельность по образованию ксилемных производных. При этом отмечена тенденция к сокращению периода камбиальной деятельности, а также уменьшению радиальных диаметров трахид и толщины клеточных стенок в поздней древесине. Прирост количества клеток в годовичных слоях флоэмы в целом сходен с динамикой ежегодных приростов в ксилеме, но снижение количества клеток в годовичном приросте менее выражено. Вследствие этого соотношение клеток ксилемы и флоэмы, образованных камбием за вегетационный период, уменьшается. Это соотношение считается одним из показателей состояния дерева [6], и чем ближе к единице это отношение, тем состояние хуже. В условиях чистого фона это отношение колеблется между 3 и 4, различия между годами обусловлены, очевидно, погодными условиями вегетационного периода. Максимальным техногенным нагрузкам соответствуют минимальные соотношения, падающие в отдельные годы ниже 2.



Содержание ранней и поздней древесины в исследованных годовых слоях стволов сосен из разных местообитаний изменялось значительно. В основном эти колебания были обусловлены особенностями погодных условий периодов роста. Колебания этого показателя между разными местообитаниями не показывают достоверных различий, тем не менее, можно выделить некоторые тенденции. В условиях интенсивных сопряженных техногенных и рекреационных нагрузок, при приближении к источнику загрязнения содержание поздней древесины уменьшается, в условно чистых местообитаниях этот показатель близок к фоновому. Содержание поздней древесины связано с плотностью древесины и является косвенным показателем её качества. Снижение количества поздних трахид в годовом слое уменьшает плотность древесины и ухудшает её прочность [10]. Также было показано, что по мере возрастания антропогенного воздействия на экосистемы размеры элементов древесины уменьшаются. Кроме того, в сильно нарушенных насаждениях отмечено усиленное образование смоляных ходов в древесине, а на наветренных опушках – присутствие трабскул. Это свидетельствует о крайне неблагоприятных условиях роста деревьев. В условиях фона такие явления не наблюдались.

Количество лучей в ксилеме сосен в загрязненных фитоценозах испытывает довольно сильные колебания, обусловленные индивидуальными повреждениями того или иного годового слоя в период его формирования. В некоторых случаях отмечено появление травматических смоляных ходов, сопровождающееся увеличением частоты лучей. Частота лучей у сосен в фоновых условиях – величина довольно стабильная и почти не изменяется от года к году.

Распределение частоты флоэмных лучей имеет общую закономерность для сосен на всех пробных площадях: в проводящей флоэме их количество максимально, затем быстро снижается в течение двух лет и далее изменяется незначительно. Это связано с отмиранием и облитерацией клеток Страсбургера при утрате ситовидными клетками функциональной активности. В целом для флоэмы отмечены те же тенденции, как и для ксилемы: более сильная изменчивость частоты лучей по годам при усилении антропогенных нагрузок.

Содержание тяжелой паренхимы определяли в трех годовых слоях, образовавшихся последними и примыкающих к камбиальной зоне. В чистом древостое объемный процент осевой паренхимы выше (12–14 %), в наиболее загрязненных снижается до 7–8 %. Клетки осевой паренхимы содержат вещества фенольной природы, участвующие в защите дерева от повреждения вредителями и болезнями. Таким образом, при техногенном воздействии в прикамбиальной зоне луба сосны образуется меньшее количество паренхимных клеток, содержащих вещества, обеспечивающие конститутивную защиту растения, и способных участвовать в индуцированной защите.

Исследованные березовые насаждения находятся под влиянием выбросов промышленных предприятий города, но главным образом – под воздействием пыли из прилегающих известняковых карьеров, рекреационная нагрузка незначительна. Установлено, что современные пылевые нагрузки, по сравнению с 1996 годом, возросли и составляют на листьях от 4 до 9,5 г/кг абс. сух. массы. На ветки в березняках приходится пыли от 1,7 до 4,5 г/кг абс. сух. массы. При этом в условно чистом местообитании на листьях и ветках аккумулируется около 3 и 0,5 г пыли на 1 кг абс. сух. массы, соответственно. В большинстве случаев цементная пыль не вызывает изменений во внешних характеристиках деревьев, особенно листопадных пород. Часто воздействие носит скрытый характер и проявляется позднее в метаболизме растений, и в дальнейшем сказывается на биопродуктивности. Скапливающаяся на листьях пыль частично смывается дождями, но может накапливаться, образуя плотные корочки, блокирующие устьица и препятствующие нормальному газообмену [5]. Выявлено, что жизненное состояние березняков, произрастающих в зоне антропогенного влияния, характеризуется как ослабленное. Состояние же березняков, произрастающих в 40 км от города, характеризуется как здоровое.

В стволах березы повислой при сравнении средних годовых приростов древесины по периодам действия или остановки работы карьеров выявлены следующие тенденции. В незагрязненном древостое ширина годовых приростов ксилемы в среднем по десятилетиям постепенно увеличивается с возрастом деревьев. В березняке, расположенном вблизи работающего карьера, величина годовых приростов снижается по мере накопления пылевой нагрузки, особенно в последнее десятилетие. В древостоях, расположенных вблизи неработающего карьера, постепенно заполняемого золой и шлаком с ТЭЦ и отходами производства цементного завода, динамика приростов древесины имеет свои особенности. Прекращение работы карьера и снижение пылевой нагрузки стабилизировало средние приросты ксилемы в период с

1984 по 1995 гг. Интенсивное использование карьера для складирования отходов в последующий период оказало негативное воздействие на рост – средняя ширина годовых слоев ксилемы снизилась.

Нами были измерены некоторые показатели, характеризующие структуру древесины, в частности, количество сосудов на 1 мм<sup>2</sup> годового слоя и частота расположения ксилемных лучей (количество на 1 мм поперечного среза годового слоя по окружности ствола).

Изменения количества сосудов на 1 мм<sup>2</sup> поперечного среза по годам, как и ширина годовых приростов, значительно варьируют от года к году. В некоторые годы изменения происходят синхронно у деревьев из всех изученных местообитаний, что также можно связать с действием погодных условий на формирование годовых слоев ксилемы. В условно чистом местообитании среднее количество сосудов на единицу поперечного сечения годового прироста за исследованные периоды практически постоянно. Интенсивные пылевые нагрузки в зоне влияния карьеров, подавляющие рост ксилемы ствола, модифицируют и структуру образующейся древесины – количество сосудов на единицу площади поперечного среза увеличивается. Следует обратить внимание на противоположную направленность изменений ширины годовых слоев ксилемы и количества сосудов в них. Аналогичное явление было отмечено при изучении строения древесины ряда лиственных пород [3].

Частота лучей в годовых приростах ксилемы также довольно сильно варьирует по годам у деревьев на всех пробных площадях, причем также отмечается синхронность изменений в отдельные годы, связанная, вероятно, с погодными условиями периода роста. Средние же показатели варьируют довольно слабо – не обнаружено достоверных различий между исследованными периодами ни в одном древостое.

Уменьшение ширины годовых приростов древесины и изменение её структуры отмечалось многими исследователями [5].

В нашей работе не найдено различий в толщине камбиальной зоны и количестве клеток в ней в период покоя между деревьями, подвергающимися пылевым нагрузкам разной интенсивности, а также произрастающими в условиях фона. Количество клеток в покоящемся камбии составляло от 4 до 6 при среднем значении около 5.

Влияние интенсивности пылевой нагрузки на толщину живой части коры (от камбия до перидермы), частоту расположения флоэмных лучей и степень склерификации непроводящей части флоэмы нами не было выявлено.

Таким образом, под воздействием длительных техногенных и рекреационных нагрузок в стволах сосны обыкновенной происходит снижение активности деления камбиальных клеток, особенно в сторону ксилемы, а также его продолжительности, что приводит к существенному уменьшению ширины годовых приростов. Это сопровождается уменьшением радиальных размеров трахеид. Во флоэме также наблюдается тенденция к уменьшению ширины годовых приростов, но в меньшей степени по сравнению с ксилемой, в результате чего изменяется соотношение ксилемных и флоэмных клеток, образованных камбием за сезон, в сторону уменьшения. Указанные изменения усиливаются при усилении антропогенного воздействия на фитоценозы. Влияние загрязнения техногенной пылью в исследуемых березняках разнотравных проявляется в основном на уровне снижения годовых приростов ксилемы. Количество сосудов на единицу площади поперечного сечения при этом имеет тенденцию к увеличению. Частота расположения ксилемных лучей, по-видимому, не связана прямо с увеличением техногенной нагрузки. Влияние пылевого загрязнения на ткани, лежащие снаружи от камбия, в данной работе не было выявлено. Выявленные изменения отражают неспецифические реакции ростовых процессов на неблагоприятные условия произрастания.

*Исследования выполнялись при финансовой поддержке ККФН-РФФИ, грант № 05-04-97710 р-енисей-а.*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
2. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С.51–57.
3. Вариводина И.Н. Ширина годового слоя, пористость и водопоглощение древесины // Матер.научных чтений памяти профессора А.А.Яценко-Хмелевского. «Структурно-функциональные исследования растений в приложении к актуальным проблемам экологии и эволюции биосферы». СПб, 2009. С. 11–12.
4. Детри Ж. Атмосфера должна быть чистой. М.: Прогресс. 1973. 380 с.

5. Зубарева О.И., Скрипальщикова Л.И., Перевозникова В.Д. Аккумуляция пыли компонентами березовых фитоценозов в зоне воздействия известняковых карьеров // Экология. 1999. № 5. С. 339–343.
6. Гремли В.М. Анатомия коры видов рода *Pinus* Советского Союза // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 5. С. 649–663.
7. Чавчавадзе Е.С., Умаров М.У., Волкова С.Б. Влияние техногенного загрязнения атмосферы на структуру древесины *Salix caprea* L. и *Betula tortuosa* Ledeb. // Раст. ресурсы, 2002. Вып. 4. С. 104–111.
8. Таран И.В. Рекреационные леса Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 1985. 228 с.
9. Экологическое состояние пригородных лесов Красноярска. Новосибирск, Академическое изд-во Гео. 2009. 179 с.
10. Яценко-Хмельевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.-Л., Изд-во АН СССР. 1954. 337 с.

## THE CHANGES IN THE MINERAL COMPOSITION OF PLANT BY DECREASING EMISSION LOAD ON FOREST ECOSYSTEMS

*Sukhareva T.A.*

Institute of the North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre of the RAS, Apatity, Russia  
E-mail: sukhareva@inep.ksc.ru

**Abstract.** The results of long-term investigations (1991–2007) of foliar mineral composition of dominant plant boreal pine forests under conditions of air borne industrial pollution from the copper-nickel smelter «Severonickel» are discussed. Near the source of pollution the leaf has increased copper, nickel, ferrum concentrations and decreased concentrations of biophil-elements (Ca, K, Mg, Mn). Owing to the reduction in total emissions to the atmosphere (by 3–5 times for 20 years) the concentrations of main pollutants (S, Cu, Ni, Fe) in the assimilating organs became lower, but contents some nutrients reach the deficiency level (K, P, Mg, Mn, Zn).

## ИЗМЕНЕНИЯ В МИНЕРАЛЬНОМ СОСТАВЕ РАСТЕНИЙ ПРИ УМЕНЬШЕНИИ ЭМИССИОННОЙ НАГРУЗКИ НА ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

*Сухарева Т.А.*

Учреждение Российской академии наук Институт проблем промышленной экологии Севера КИЦ РАН, 184209, Апатиты, Мурманская обл., ул. Академгородок, 14а, E-mail: sukhareva@inep.ksc.ru

Важным фактором, определяющим нормальный рост и развитие растений, является сбалансированность их минерального состава. В условиях атмосферного загрязнения в результате фоллиарного и корневого поглощения в ткани растений поступает избыточное количество поллютантов, что вызывает перераспределение многих биогенных элементов. В результате снижается обеспеченность элементами питания не только ассимилирующих органов, отдельных растений, но и лесных биоценозов в целом. В Мурманской области крупнейшим источником выбросов в атмосферу подкисляющих веществ и соединений тяжелых металлов является комбинат «Североникель», функционирующий с 1938 г. Долговременное техногенное воздействие привело к значительным нарушениям функционирования лесных экосистем, в т. ч. минерального питания растений.

Целью исследования явилось изучение многолетней динамики минерального состава листьев доминирующих растений древесного, кустарничкового и лишайникового ярусов в процессе техногенной дигрессии северотаежных лесов.

Исследования проведены в период с 1991 по 2007 гг. минерального состава листьев (хвои) растений в сосняках кустарничково-лишайниковых, формирующихся в сходных природных условиях, но испытывающих разную эмиссионную нагрузку в районе воздействия комбината «Североникель». По данным ОАО «Кольская ГМК» [2], за исследуемый период атмосферные выбросы SO<sub>2</sub> и тяжелых металлов (Ni, Cu, Cd и др.) комбинатом сократились в 3–5 раз. В условиях атмосферного загрязнения выделены следующие основные стадии дигрессии лесных экосистем: фоновые леса (Ф), дефолирующие леса (Д) и техногенные редколесья (Р) [3]. Изучение проводили на 4 постоянных пробных площадках, по градиенту промышленного загрязнения, в сосновых лесах (8 (Р), 31 (Д), 48 (Д) и 270 (Ф) км от комбината). Образцы хвои отбирали на каждой площадке в 5-кратной повторности из верхней

трети кроны, черники, брусники, вороники и лишайника *Cladina stellaris* в 3-кратной повторности в межкрупных пространствах. В лабораторных условиях хвою разбирали по возрастным классам. У брусники и вороники анализировали листья текущего года. Металлы (Ca, Mg, K, Fe, Mn, Cu, Ni, Zn) определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии, S, P – колориметрически.

**Сосна обыкновенная.** Сосна является одной из основных лесообразующих пород на территории Мурманской области и благодаря чувствительности к изменению условий произрастания широко используется в экологических исследованиях. Минеральный состав фотосинтезирующих органов сосны в условиях атмосферного загрязнения претерпевает значительные изменения (табл.1). При приближении к источнику техногенного загрязнения в сосновой хвое многократно увеличивается содержание меди, никеля, железа. Максимальные концентрации перечисленных элементов отмечены в хвое техногенных редколесий. Аккумуляция тяжелых металлов в ассимилирующих органах обусловлена как корневым и фоллиарным поглощением, так и простым осаждением на поверхность растений из атмосферы. При техногенном воздействии концентрация серы в хвое сосны превышает фоновые значения примерно в 2 раза, максимум отмечен в техногенных редколесьях. Концентрации Mn и Zn в хвое постепенно снижаются в процессе дигрессионной сукцессии.

Таблица 1. Содержание минеральных элементов в хвое сосны текущего года по градиенту загрязнения от комбината «Североникель» в разные периоды исследования, мг/кг

Элемент	1991–1993				2005–2007		
	Ф	Ц		Р	Ц		Р
	260 км	48 км	31 км	8 км	48 км	31 км	8 км
Ca	1512	1901	3293	2910	948	1227	2095
K	5725	4743	7208	7067	5707	6367	7038
P	1382	1651	1691	1791	1869	1574	1576
Mg	977	1052	1148	983	878	870	880
Mn	365	393	474	306	266	402	214
S	603	н.о.	1103	1268	583	708	785
Al	148	288	281	221	238	130	188
Fe	22	43	51	81	24	23	35
Zn	30	35	37	20	28	25	19
Ni	1	12.7	24	101	6	22	59
Cu	2	10.0	16	69	7	10	28

Примечание: здесь и в табл.5 н.о. – не определяли

В связи с сокращением выбросов загрязняющих веществ в районе исследования в последние 15–20 лет особый интерес представляет не только пространственная, но и временная (многолетняя) динамика минерального состава растений. За исследуемый период произошли некоторые изменения в элементном составе хвои. Снизились концентрации основных поллютантов (S, Cu, Ni, Fe). В 2005–2007 гг. содержание серы в ассимилирующих органах не превышало критических значений, установленных для районов с низкой обеспеченностью азотом (<900 мг/кг) [7] на всех изучаемых объектах. В дефолирующих лесах концентрация меди в хвое снизилась ( $p < 0,05$ ), а никеля изменилась незначительно и в некоторых случаях осталась сопоставимой с уровнем 1991–1993 гг. В техногенных редколесьях выявлено достоверное снижение содержания меди и никеля. Содержание железа снижается примерно в 2 раза, но превышение фоновых значений сохраняется. Изменение уровня эмиссионной нагрузки на лесные фитоценозы за период исследования привело к уменьшению в хвое элементов-загрязнителей за счёт уменьшения вклада фоллиарного поглощения, но в отношении важнейших биогенных элементов позитивной динамики не обнаружено. В дефолирующих лесах хвоя сосны обедняется Ca, K, Mg, Al и Zn, хотя в техногенном редколесье концентрации остаются на прежнем уровне.

При этом следует заметить, что наиболее выраженное снижение подвижных элементов Mg, K и P наблюдалось в многолетней хвое, что объясняется их активной ретранслокацией в растущие ткани не только в фенологические сроки [3]. В хвое текущего года не всегда можно диагностировать низкую обеспеченность элементами питания, способными к ретранслокации из многолетних органов. Это подтверждают наши исследования мобильных элементов в хвое старших возрастных классов. В многолетней хвое содержание калия, фосфора, магния, цинка за период исследования

уменьшилось. На стадии техногенных редколесий перечисленные элементы становятся дефицитными. В дефолирующих лесах снизилась концентрация калия в хвое сосны ( $p < 0,0001$ ) и не превышает в среднем 4000 мг/кг, что соответствует уровню дефицита [6]. В техногенных редколесьях многолетняя хвоя сосны обедняется калием и фосфором ( $p < 0,01$ ). За исследуемый период (1991–2007) на всех стадиях техногенной дигрессии в многолетних фотосинтезирующих органах значительно ( $p < 0,01$ ) снизилась концентрация магния: в хвое ели дефолирующих лесов с 767 до 348 мг/кг, техногенных редколесий – с 772 до 385 мг/кг, т. е. более чем в 2 раза.

**Черника.** В условиях сильного атмосферного загрязнения листья черники накапливают в 2–3 раза больше никеля и меди, чем брусника и вороника. Способность листьев поглощать тяжёлые металлы зависит от их анатомо-морфологических особенностей: сложные листья с большой поверхностью, опушённые или шероховатые накапливают больше металлов, чем простые, мелкие, гладкие, с восковым слоем [4, 5]. В листьях черники не обнаружено достоверных различий по содержанию никеля и меди по двум периодам наблюдений (табл. 2). Содержание серы в листьях черники также сопоставимо с уровнем 1991–1993 гг., остаётся весьма высоким и почти в 2 раза превышает региональный фон. Содержание железа за исследуемый период снизилось у черники только техногенных редколесий. Кроме того, в питательном режиме проявляются негативные изменения, выражающиеся в обеднении листьев многими необходимыми для нормального функционирования растительного организма элементами питания. В 2005–2007 гг. по сравнению с предыдущим периодом в листьях черники снизилось ( $p < 0,05$ ) содержание кальция и марганца на всех стадиях техногенной дигрессии сосновых лесов.

Таблица 2. Минеральный состав листьев черники, мг/кг

Элемент	1991–1993			2005–2007	
	Ф	Д	Р	Д	Р
	260 км	31 км	8 км	31 км	8 км
Ca	8601	10161	8248	9152	7332
K	6534	8937	13012	5377	7734
P	1526	1369	1376	1572	1351
Mg	2489	2038	917	1992	897
Mn	1301	2607	2457	2338	1380
S	1151	1608	1531	1746	1477
Al	177	121	136	160	176
Fe	71	41	120	45	92
Zn	15	7	7	12	11
Ni	2	23	144	28	177
Cu	4	13	65	9	49

**Брусника.** В листьях брусники за исследуемый период снизилось содержание Ni, Cu, Fe (табл. 3). В накоплении серы не обнаружено достоверных изменений по двум периодам исследования. На стадии дефолирующих лесов (31 км) и редколесья значительно снижались содержание алюминия в отличие от черники, в листьях которой обнаружены более высокие концентрации Al в 2005–2007 гг. По сравнению с началом 90-х гг. брусника обедняется такими макроэлементами, как кальций и магний. В листьях кустарничков рода *Vaccinium* происходит достоверное снижение содержания калия ( $p < 0,01$ ). Черника и брусника являются концентраторами марганца, поэтому снижение содержания данного элемента в их листьях менее существенно. Содержание фосфора, напротив, возрастает.

**Вороника.** В 2005–2007 гг. в листьях вороники снижается содержание основных поллютантов (Ni, Cu, Fe) (табл. 4). Достоверных изменений в содержании серы не обнаружено. На всех стадиях техногенной дигрессии отмечается уменьшение концентрации кальция от уровня 1991–1993 гг., но его содержание находится в пределах природного варьирования. Кроме того, происходит также существенное снижение Mn: в дефолирующих лесах – в 2–3 раза, в техногенных редколесьях – в 3–4 раза. Аккумуляция магния уменьшилась в дефолирующих лесах, а редколесье осталась сопоставимой за исследуемый период. В отношении фосфора и алюминия обнаружены сходные тенденции с брусникой: значительно увеличивается содержание фосфора и снижается алюминия как в дефолирующих лесах, так и в техногенном редколесье. В листьях вороники наряду с калием, возрастает содержание ещё одного мобильного элемента – фосфора.

Таблица 3. Минеральный состав листьев брусники, мг/кг

Элемент	Ф	1991–1993			2005–2007		
		Д		Р	Д		Р
		260 км	48 км	31 км	8 км	48 км	31 км
Ca	4654	8040	7759	6283	5942	5296	5046
K	4169	3922	6793	7338	3864	3461	4149
P	1101	638	727	798	1153	1004	984
Mg	1349	1937	1614	1364	1159	1410	1028
Mn	864	1417	1094	740	1112	984	743
S	949	860	1286	1324	1383	1787	1079
Al	56	105	152	116	96	33	62
Fe	25	13	25	43	23	17	38
Zn	23	26	15	13	23	13	21
Ni	1	2	19	79	7	13	42
Cu	5	5	10	33	5	5	10

Таблица 4. Минеральный состав листьев вороники, мг/кг

Элемент	Ф	1991–1993			2005–2007		
		Д		Р	Д		Р
		260 км	48 км	31 км	8 км	48 км	31 км
Ca	5856	9933	6721	5889	6174	4934	5129
K	5985	4663	5009	5192	5811	6020	6566
P	1448	920	698	468	1399	1423	1392
Mg	1733	2331	1126	1066	1341	1355	1086
Mn	351	1029	404	191	253	183	60
S	1033	819	964	881	971	1138	1004
Al	36	83	136	434	44	20	13
Fe	41	105	178	778	36	31	41
Zn	18	13	8	13	12	12	10
Ni	2	9	107	97	13	15	53
Cu	7	27	67	62	3	7	13

**Лишайники.** Лишайникам в отличие от выше рассмотренных видов сосудистых растений присуща атмосферная стратегия питания, что позволяет их использовать как информативных биоиндикаторов для оценки региональных атмосферных нагрузок и миграции атмосферных загрязнителей [8]. При аэротехногенном воздействии лишайники заметно обогащаются элементами загрязнителями по сравнению с другими видами растений. Это обусловлено тем, что обмен элементов у лишайников осуществляется через всю поверхность их талломов [1]. Степень аккумуляции тяжёлых металлов лишайниками гораздо выше, чем у сосны и кустарничков. Превышение по сравнению с другими видами составляет 3–8 раз. Анализ лишайников, отобранных в 1993 и 2007 гг. в дефолирующих лесах, расположенных в 48 км от источника загрязнения, показал снижение содержания меди в 8 раз, железа в 5 раз, никеля почти в 2 раза (табл. 5). Лишайники меньше стали накапливать калия, магния, алюминия и цинка и, напротив, больше кальция и марганца.

Таблица 5. Минеральный состав лишайников, мг/кг

Расстояние от источника	Год	Ca	K	P	Mg	Mn	S	Al	Fe	Zn	Cu	Ni
Ф, 260 км	2007	393	1223	379	183	76	224	111	125	11	2	1
Д, 48 км	1993	122	1141	н.о.	224	20	н.о.	453	1229	23	81	45
	2007	255	735	261	127	32	213	286	258	11	10	24
Д, 31 км	2007	433	1294	559	169	89	221	192	155	20	33	93

Таким образом, воздействие на лесные экосистемы газовоздушных выбросов промышленных предприятий вызывает ряд сходных изменений в элементном составе различных видов растений. Наблюдается многократное возрастание поллютантов в листьях растений и обеднение их многими важнейшими для функционирования растений элементами. Наибольшую чувствительность к атмосферному воздействию демонстрируют лишайники, в талломах которых обнаруживаются более высокие концентрации Ni, Cu,

Fe, а на стадии техногенного редколесья исследуемый вид *Cladina stellaris* отсутствует. Черника также является весьма чувствительной к атмосферному воздействию и накапливает больше поллютантов, чем другие виды кустарничков. Сравнительная оценка минерального состава листьев (хвой), выполненная в период с 1991 по 2007 гг., выявила снижение концентраций никеля, меди, железа, в отдельных случаях серы в доминирующих растениях сосновых лесов Мурманской области. Наиболее очевидные изменения химического состава наблюдаются в сосновых редколесьях, где отмечаются наиболее высокие уровни эмиссионной нагрузки на лесные экосистемы. Вместе с тем снижение концентрации основных поллютантов не оказало положительного влияния на другие параметры минерального питания: сохраняется недостаточная обеспеченность элементами питания, некоторые элементы становятся дефицитными. Значительные нарушения минерального питания растений в районе воздействия горно-металлургического производства, несмотря на снижение уровня атмосферных выбросов, обусловлено значительным нарушением питательного режима почв, в которых сохраняются экстремально высокие концентрации загрязняющих веществ.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бязров Л.И. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
2. Ежегодник Кольской ГМК. 2007. № 5. 87 с.
3. Лукина И.В., Никонов В.В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1998. 316 с.
4. Парибок Т.А. Загрязнение растений металлами и его эколого-физиологические последствия // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С.82–99.
5. Титов А.Ф., Таланова В.В., Казина И.М., Лайдунен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжёлым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.
6. Huettl R.F. Mg deficiency – a «new» phenomenon in declining forests – symptoms and effects, causes, recuperation // Forest Decline in the Atlantic and Pacific Region / Huettl and Mueller. Dombois (Eds.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 1993. P. 97–114.
7. Manninen S., Huttunen S., Rautio P., Perämäki P. Assessing the critical level of SO<sub>2</sub> for Scots pine in situ // Environ. Pollut. 1996. Vol. 93. № 1. P. 27–38.
8. Puckett K.J. Bryophytes and lichens as monitor of metal deposition // Lichens, bryophytes and air quality / Ed. T.H.Nash. V.Wirth. B.; Stuttgart, 1988. P. 231–267.

#### EFFECTS OF SHORT-TERM AND LONG-TERM LOW TEMPERATURE TREATMENTS ON THE NET-PHOTOSYNTHESIS OF CUCUMBER

*Sysoeva M.I., Ikkonen E.N., Sherudilo E.G.*

Institute of Biology KRC RAS, Pushkinskaya St. 11, Petrozavodsk, 185910, Russia, Phone +7 (8142) 76-27-12,  
E-mail: likkonen@gmail.com

Abstract. The effects of long-term and short-term low temperature treatments on the photosynthesis of young cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) have been studied. The long-term low temperature decreased the intensity of cucumber leaves net-photosynthesis. Short-term temperature drop increased net-photosynthesis of cucumber leaves in the range of high temperatures under the low light intensities and in the range of high temperatures under the low light intensities in compare with control plant leaves. It is concluded that temperature drop enhanced cucumber plant photosynthetic ability to adapt.

#### ВЛИЯНИЕ КРАКОВРЕМЕННЫХ И ДЛИТЕЛЬНЫХ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗ ЛИСТЬЕВ ОГУРЦА

*Сысоева М.И., Икконен Е.Н., Шерудило Е.Г.*

Институт биологии КарНЦ РАН, 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, Тел.: (8142) 76-27-12  
E-mail: likkonen@gmail.com

Влияние постоянных низких температур на фотосинтез растений достаточно хорошо изучено. В частности, показано, что фотосинтез огурца – типичного представителя теплолюбивых растений,

существенно подавлялся при выращивании в низкотемпературных условиях в течение нескольких дней [2, 3]. Значительно меньше внимание уделено исследованию краткосрочных низкотемпературных воздействий [1]. Однако с учетом широкой распространенности в природе в разных климатических зонах кратковременных снижений температуры, особенно в утренние и ночные часы ранневесеннего и осеннего периодов, исследование адаптационной способности фотосинтетического аппарата растений к действию кратковременных снижений суточных температур представляет большую актуальность и является одной из целей настоящего исследования.

Растения огурца (*Cucumis sativus* L., сорт Зозуля) выращивали в течение двух недель в камере искусственного климата методом песчаной проливной культуры при поливе модифицированным раствором Кнопа (рН 6,2–6,4), температуре 23°C, фотопериоде 12 ч, освещенности 120 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>, влажности воздуха 60–70 %. Затем по достижении растениями ювенильной фазы часть из них оставляли в этих условиях (вариант контроль), а остальные в течение 6 сут либо экспонировали при постоянной низкой температуре 12°C (вариант ПНТ), либо помещали в условия низкой температуры ежедневно на 2 ч в конце ночного периода (вариант ДРОП). Интенсивность нетто-фотосинтеза измеряли с помощью портативной системы для исследования СО<sub>2</sub>-газообмена растений (Walz, Германия), соединенной с листовой камерой с контролируемыми условиями освещенности, температуры и влажности воздуха. Измерения скорости фотосинтеза проводили на первом настоящем листе в вегетационных камерах при температуре воздуха от 8 до 33°C и освещенности от 20 до 1800 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>. Перед началом измерений растение адаптировали в течение 1 ч. Для сравнительной оценки свето-температурной реакции растений разных вариантов опыта использовали модельные данные, рассчитанные по регрессионным уравнениям второй степени.

Анализ модельных данных показал, что растения огурца, подвергнутые постоянному действию низкой закалывающей температуры, имели наименьшую скорость нетто-фотосинтеза во всем исследованном диапазоне температур и освещенностях 200–500 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> (рис. 1а, б). А при более высоких освещенностях (1200–1800 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>) фотосинтетические процессы у растений этого варианта ингибировались полностью (рис. 1в, г). В то же время максимальные значения нетто-фотосинтеза растений, обработанных кратковременными ежесуточными снижениями температуры, не отличались от контроля. Однако, если у контрольных растений при низкой освещенности (200 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>) и температуре листа выше 30°C скорость нетто-фотосинтеза снижалась, то у растений варианта ДРОП в этих свето-температурных условиях она продолжала оставаться на высоком уровне (рис. 1а). При высоких освещенностях различия в скорости нетто-фотосинтеза между контрольными и ДРОП-обработанными растениями отмечены в условиях более низких температур: 10–20°C при освещенности 1200 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> (рис. 1в) и 20–25°C при 1800 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> (рис. 1г).

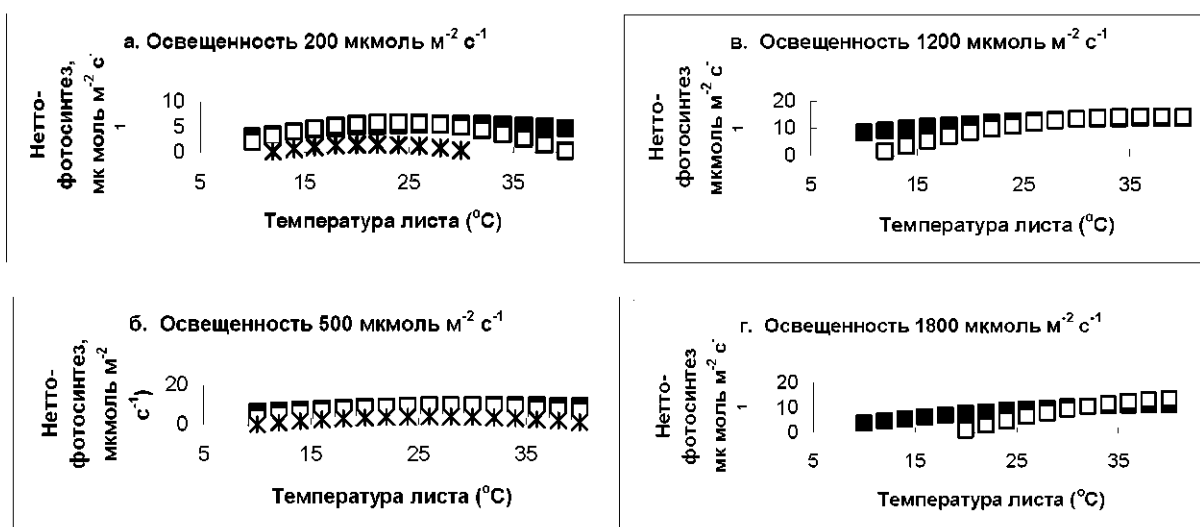


Рисунок 1. Температурная зависимость нетто-фотосинтеза листьев огурца при постоянном (ПНТ) и кратковременном (ДРОП) низкотемпературном воздействии и различных уровнях освещенности.

Звездочка – вариант ПНТ, черный квадрат – вариант ДРОП, белый квадрат – контроль.



Отметим, что величина нетто-фотосинтеза растений варианта ДРОП оставалась неизменной в широком диапазоне температур от 25 до 40°C при всех уровнях освещенности (рис. 1а–г), что может свидетельствовать о независимости процесса фотосинтеза растений данного варианта от температуры листа при ее увеличении выше 25°C.

Таким образом, выявлены существенные различия по интенсивности фотосинтеза растений огурца при постоянном и кратковременном низкотемпературном воздействиях. Если постоянное действие низкой температуры значительно ингибирует фотосинтетические процессы, то нестабильность суточного температурного режима способствует усилению адаптационной способности растений огурца по сравнению с постоянными оптимальными температурными условиями.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 10-04-00097 а).*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Курец В.К., Попов Д.И. Статистическое моделирование системы связей растение-среда. Л.: Наука. 1991. 152 с.
2. Borowski E. Response to chilling in Cucumber (*Cucumis sativus* L) plants treated with triantanol and Asahi SL // Acta Agrobotanica. 2009. № 62(2). P. 165–172.
3. Zhou Y.N., Mao W.H., Zhang Y.Y., Huang L.F., Hu W.H., Yu J.Q. Role of thermal dissipation in the photoprotection in cucumber plants after exposure to a chill stress // Photosynthetica. 2006. № 44(2). P. 262–267.

### POPULATION VARIETIES OF GENUS BETULA L. AND THEIR ESTIMATION FOR USING IN UKRAINIAN POLISSYA

*Tarasevych A.V.*

State enterprise «Ukrlesconsulting» Ukraine, Zhitomir, Chapayeva St. 8, +380412480328, E-mail: icc-zhyt@i.ua

Abstract. The article presents information, that reflect anatomic, morphological, gabitual and ontogenetic peculiarities of birch with figured wood, that was discovered at Ukrainian Polissya. Population characteristics was given and silvicultural conditions of Ukrainian Polissya and plantations, where shaped birch was found were described. There was made a substantiation for assignmting of this birch in independent taxon *Betula pendula (verrukosa) var. ukrainica* Litvak.

### ПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗНОВИДНОСТИ РОДА BETULA L. И ИХ ОЦЕНКА ДЛЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В ПОЛЕСЬЕ УКРАИНЫ

*Тарасевич А.В.*

Государственное предприятие «Укрлесконсалтинг», Украина, г. Житомир, ул. Чапаева, 8  
телефон: +380412480328, E-mail: icc-zhyt@i.ua

*Выделение березы, обнаруженной на Словечанско-Овручском кряже в самостоятельный таксон – *Betula pendula (verrukosa) var. ukrainica* Litvak.* В 1988 году в Шацком национальном природном парке (Волынская область) было выявлено пять экземпляров деревьев березы с образованиями на стволах, которые являются характерными для узорчатой древесины. Обнаружили их профессор Львовского лесотехнического института (сейчас Национальный лесотехнический университет Украины) С.Шевченко и доцент О. Бутенко.

Обнаруженные деревья были квалифицированы, как береза карельская [31].

Несколько позже, в ноябре 1995 года, в лесных экосистемах Словечанского гослесхоза (Житомирская область) нами было выявлено 50 особей березы с узорчатой древесиной, которую профессор П.В. Литвак считал коренной местной популяцией Словечанско-Овручского кряжа. Дальнейшие исследования позволили найти еще 667 деревьев с признаками узорчатой древесины в Нагорянском лесничестве и 285 экземпляров в Можаровском лесничестве Словечанского гослесхоза – всего 952 дерева. Годом позже автором была обнаружена береза с характерными признаками (утолщениями и наплывами на стволе и ветвях) в квартале 82 Кишинского лесничества Олевского лесхоза АПК.

В различных регионах, в т.ч. и на Украине, произрастают такие разновидности (формы) березы повислой (бородавчатой): «*Dalecarlica*», которая имеет глубоко прорезанные листья с неравнозубчатыми острыми лопастями; «*Carelica*» с характерными шаровидными утолщениями (перевязями) на стволах и ветвях, своеобразной текстурой древесины; «*Purpurea*» у которой характерным диагностическим признаком являются темно-зеленые листья, а главные ветки имеют горизонтальное расположение [6, 9, 13, 25]. Кроме того, в лесных экосистемах Украины произрастают следующие виды естественного происхождения: береза повислая или бородавчатая (*B. verrucosa*), береза пушистая (*B. pubescens*), береза украинская, береза днепровская (*B. borysthena*), береза темная (*B. obscura*), береза карпатская (*B. carpatica*), последняя распространена на горных склонах, низкорослая.

Профессор П.В. Литвак считал, что такие разновидности характерны для представителей секции Береза, где встречаются полиморфные, часто еще недостаточно четко установленные, сильногибридизирующие формы. Сам объем секции очень размыт. Недаром академик В.П. Комаров утверждал, что обычная белая береза наших лесов для систематиков является одним из самых сложных растений [11].

Большинство исследователей считают березу карельскую разновидностью березы повислой (бородавчатой) *Betula pendula (verrucosa) var. carelica (Mercl.)* – Вереха, Керн, Хейкинхеймо, Соколов, Колпиков, Вацлав, Литвак, Багаев. А.В. Альбенский [1] и А.Я. Любавская [19] считают, что береза карельская является четко выраженной формой, которая заслуживает выделения в самостоятельный вид. К подобной мысли склонялся и А.С. Яблоков.

Целый ряд исследователей считают, что узорчатую древесину нужно рассматривать, как специфический процесс, который возникает при наличии заболеваний или неблагоприятных условий внешней среды. Главными аргументами здесь являются: низкая жизнеспособность карельской березы, неполное наследование семенным потомством узорчатой древесины, неравномерность распространения аномальных тканей в стволе и скелетных ветвях, которые образуют узорчатую древесину.

Сторонники гипотезы генетического характера узорчатости древесины приводят экспериментальные данные о том, что семенное потомство карельской березы, выращенное в условиях, которые резко отличаются от условий ареала распространения данной разновидности, все-таки устойчиво наследуют узорчатость древесины. Опыты Н.О. Соколова с географическими культурами березы карельской позволили определить, что узорчатость древесины наследуется в культурах на Кольском полуострове, Полесье Украины, в Узбекистане, Омской и Костромской областях, Латвии [26]. Кроме того, обнаруженные нами очаги березы узорчатой в Украинском Полесье являются убедительным доводом в пользу того, что признаки узорчатости древесины могут иметь разные локальные популяции.

Изучение изменчивости – это новое и перспективное направление, подготовленное предыдущими работами по изучению формового разнообразия древесных пород, должно привести к познанию закономерностей процесса эволюции. Поэтому и популяция березы с признаками узорчатой древесины, открытая нами в Украинском Полесье, была названа – *березой украинской (Betula pendula Roth. var. ucrainica Litvak)*, а не березой карельской.

Изучение жизненных форм березы, новых очагов березы с узорчатой текстурой древесины, рост и развитие березы карельской и украинской в условиях Полесья Украины способствуют решению вопроса об их систематическом положении. Многолетние исследования профессора П.В. Литвака (1961–2004 гг.) березы карельской и наши совместные исследования березы карельской и березы украинской дают нам основание считать их разновидностями березы повислой. Предоставление им видového статуса нецелесообразно из-за полиморфизма и сильной гибридизации форм.

**Популяционная характеристика деревьев березы украинской в условиях Словечанско-Овручского кряжа.** Следующим этапом после обнаружения мест произрастания березы украинской в лесных экосистемах Словечанско-Овручского кряжа были исследования по учету и определению жизненных форм данной разновидности березы. Изучение разновидностей березы повислой на Словечанско-Овручском кряже показало, что в популяции березы украинской прослеживается четкий полиморфизм, иными словами – такая изменчивость особой популяции, при которой хорошо выражено расщепление на высокоствольные, среднествольные, низкоствольные, кустообразные формы деревьев. Нами были проведены таксационные работы на участках произрастания березы украинской с одновременным определением диагностических признаков данных деревьев.

В результате проведенной работы было установлено, что в квартале 78 Можаровского лесничества произрастает 285 деревьев березы украинской. Состав древостоя от чистых березовых (10Б) до насаждений с небольшой примесью сосны обыкновенной и единично растущими низкоствольными деревьями дуба черешчатого (9Б1С ед. Дч), возраст 53 года, средняя высота 18 м, средний диаметр – 24 см, запас древесины от 90 до 130 м<sup>3</sup> и полнота от 0,4 до 0,6 в зависимости от выдела. Из общего количества деревьев было определено высокоствольных – 85, среднествольных – 82, низкоствольных – 84, кустообразных – 34 экземпляра. Установлен запас древесины соответственно вышеприведенным формам: 15,04; 11,25; 5,61 и 0,97 м<sup>3</sup>. Тип лесорастительных условий – ВА<sup>2</sup><sub>3</sub> свежая суборь. В биологической структуре популяции преобладают среднествольные (28,8 %), высокоствольные (29,8 %) и низкоствольные (29,5 %) жизненные формы, всего – 71,51 %. Меньшим числом представлены кустообразные жизненные формы. На всех выделах, где была обнаружена береза украинская, близко к поверхности земли располагается розовый кварцит, который предопределяет мозаичное расположение деревьев и живого напочвенного покрова. Напочвенный покров представлен следующими видами растительности: *Luzula pilosa*, *Trientalis europaea*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium*, *Festuca ovina*, *Poa pratensis*, *Polygonatum officinale*, *Convallaria majalis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Anemone nemorosa*.

Также было установлено, что в Нагорянском лесничестве (квартал 61) произрастает 667 деревьев березы украинской. Состав древостоя, в зависимости от выдела – от практически чистых березовых (10Б+С, Дч) до насаждений с небольшой примесью сосны обыкновенной и дуба (7Б2С1Дч), возраст 55 лет, средняя высота 18–19 м, средний диаметр 20–24 см, полнота на всех выделах одинаковая – 0,6. Из общего количества деревьев березы украинской было определено: высокоствольных – 205 (30,73 %), среднествольных – 272 (40,78 %), низкоствольных – 133 (19,94 %), кустообразных – 57 экземпляров или 8,55 % от общего количества. Были произведены таксационные измерения каждого дерева и установлен общий запас древесины березы украинской, который составил по лесничеству – 92,96 м<sup>3</sup>. Тип лесорастительных условий на всех выделах практически одинаковый – ВА<sup>2</sup> – свежая суборь. В биологической структуре популяции преобладают среднествольные и высокоствольные жизненные формы (71,51 %). Меньшим числом представлены кустообразные.

Напочвенный покров представлен аналогичными видами растительности.

**Лесорастительные условия Украинского Полесья и перспективы их использования для распространения разновидностей рода *Betula*, в том числе березы украинской.** Особенное географическое положение Украины определило характер ее растительности, почвенных и климатических отличий. В соответствии с климатическими, геоморфологическими и почвенными условиями территорию Украины разделяют на следующие природные зоны: Украинское Полесье, Лесостепь, Степь. Особенное место занимают горные части страны – Карпаты и Крым.

Украинское Полесье относится к зоне смешанных лесов Восточно-Европейской равнины и представляет собой часть единой физико-географической провинции с характерным для нее подтипом полесских ландшафтов. Территория его составляет 113,5 тыс. км<sup>2</sup> или 19 % от общей площади страны. Для полесских ландшафтов характерны большая влажность и развитие процессов заболачивания. До 70 % заболоченных земель Украины сосредоточены на Полесье. Большое увлажнение обусловило развитие подзолистого и болотного процессов почвообразования и формирования луговой, болотной и лесной растительности. Дерново-подзолистые грунты занимают 69 % общей площади зоны, болотные и торфяно-болотные – 13 %, дерново-луговые – около 10 %, перегнойно-карбонатные и серые оподзоленные грунты – 7–8 % [5, 8, 21].

В западной части Полесья Украины, в которую входят Волынская, Ровенская, Житомирская области, площадь лесных земель Гослесфонда составляет более 1864 тыс. га, из них лесопокрытая 1618 тыс. га или 86,6 %. Данные земли по лесорастительным условиям (по состоянию на 01.01.2002 г.) распределялись следующим образом: боры почти 261,9 тыс. га или 14 %, субори – 751,7 тыс. га или 40,3 %, сугрудки – 517,4 тыс. га или 27,8 % и груды – 86,1 тыс. га или 4,6 %. Для боровых условий характерно следующее распределение древостоев: свежие боровые условия занимают немногим более 60 %, сухие и влажные около 13 %. Суборевые условия распределены таким образом: влажные субори – около 46 %, свежие – около 35 %. В сугрудах наиболее представлены влажные сугруды – около 45 %, свежие – около 25 % и сырые до 20 %. В грудях свежие груды занимают почти 60 %, влажные – более 25 %.

В названных областях береза повислая наибольшее распространение имеет в борах и суборах, меньше в сугрудах. Наши исследования показали, что береза украинская была найдена в свежих суборах, меньшим числом она представлена во влажных суборах.

Письменные источники сообщают, что береза карельская произрастает главным образом на песчаных и супесчаных почвах. По данным Н.О. Соколова, карельская береза в условиях Карелии произрастает на каменистых почвах, которые образованы из гранитных валунов разной величины, а также разной степени подзолистых грунтов. Для условий юга Карелии наиболее характерными условиями произрастания березы карельской есть грубогумусовые скрыто и слабоподзолистые супесчаные грунты на гранитных валунах.

Исследования в Словечанском гослесхозе свидетельствуют, что береза украинская произрастает в местах выхода кварцитов на поверхность. Также было установлено, что она не встречается на торфянистых грунтах.

В целом, анализ научных источников и наши исследования позволяют сделать следующие выводы:

- береза украинская и береза карельская по своим фитобиологическим свойствам могут успешно выращиваться в зоне Полесья Украины;
- наиболее подходящими для выращивания берез, продуцирующих узорчатую древесину, есть суборевые условия, которые занимают наибольшие площади в условиях Полесья Украины;
- наиболее целесообразно выращивать их в свежих и влажных суборах, также можно использовать для этих целей деградированные сельскохозяйственные угодья и рекультивированные земли;
- специфические особенности биологии берез, продуцирующих узорчатую древесину, обуславливают необходимость при создании лесных культур или плантационном выращивании учитывать лесорастительные условия лесокультурных площадей и взаимовлияние полиморфизма особей растений в чистых и смешанных насаждениях.

Исходя из этого, для получения узорчатой древесины сеянцы с признаками высоко и низкоствольных форм целесообразно высаживать по схеме: 1,5х3 и 2х3 м на плантациях;

- для посадки целесообразно использовать 2–3–летние растения;
- при проведении рубок ухода деревья без явных признаков узорчатости целесообразно удалять.

*Лесорастительные условия насаждений, где была найдена береза украинская и влияние факторов среды на состояние данной популяции.* Украинский ботаник и зоолог Й.К. Пачоский [24], основатель теории о биоэкологическом потенциале вида, способности вида к расселению и эволюции, считал, что в ледниковый период почти вся флора на территории современной Беларуси и Полесья Украины была уничтожена. В связи с этим, он допускал, что заселение Полесья после его освобождения ото льдов и воды осуществилось за счет флоры, которая сохранилась на территории Подольской возвышенности.

Наши исследования позволяют определить, что значительным резерватом в этом отношении был Словечанско–Овручский кряж, с наибольшей высотой 316 м над уровнем моря. На кряже сохранилось значительное количество третичных реликтов, в т. ч. и популяция березы украинской. Точечный (разорванный) ареал популяции берез с узорчатой текстурой древесины, а также расположение ее в местах с повышенным рельефом, позволяют говорить об их реликтовом происхождении. Из них здесь сохранились и произрастают: береза темная (*Betula obscura*), дуб скальный (*Quercus petraea*), плющ вечнозеленый (*Hedera helix*).

Сам кряж расположен на краю украинского кристаллического щита, состоящего из различных горных пород: гранитов, гнейсов и др. Благодаря высокому расположению кристаллических пород, кряж оставался островком суши в течение миллионов лет геологической истории, когда большая часть нынешней территории Украины была занята теплыми морскими водами. На берегах «острова», возле современных сел Веледники, Збраньки, Норинск, Папирня, в лессовых отложениях были найдены остатки тропических лесов, которые сейчас сохранились только в Африке и Южной Америке. На самом Словечанско–Овручском кряже отсутствует лессовое покрытие, зато в широтном направлении наблюдается массив осадочно–метаморфических пород овручских кварцитов [12].

Климат на данной территории характеризуется длительным, с достаточным количеством осадков, умеренно теплым летом и мягкой, снежной зимой. Среднегодовая температура составляет

+ 5,9°C, абсолютная максимальная +38°C, абсолютная минимальная –36°C. Глубина промерзания почвы – 67 см. Количество осадков за год – 580 мм, снежный покров средней мощности – 25 см, относительная влажность воздуха – 80 %. Продолжительность вегетационного периода – 195 дней. Из климатических факторов, которые негативно влияют на рост и развитие лесных насаждений, необходимо отметить то, что в отдельные годы бывают поздние весенние и ранние осенние заморозки.

Особенностью почвенных условий местопроизрастания березы украинской являются близко лежащие к верхним слоям почвы кварциты, в отдельных местах выходящие на поверхность. Характерной особенностью гранулометрического состава почвы является то, что поверхностные генетические слои отнесены к легкосуглинистым в то время как материнская порода имеет супесчаный состав. Своеобразный механический состав почвы обуславливает и специфические ее качества. Легкий механический состав, не насыщенность поглощающего комплекса, низкое содержание гумуса (1–1,45 %), повышенная кислотность (рН 4,2–4,5), низкие запасы фосфора (до 3,04 мг на 100 г) и калия (до 3,4 мг на 100 г почвы), а также низкое содержание запасов микроэлементов свидетельствуют о низком плодородии почвы [2, 7, 10]. Данные почвенные условия способствовали сохранению и формированию естественных низкоплотных насаждений. Следовательно, мы видим, что химические свойства почв, на которых произрастает береза украинская, достаточно бедны по составу макро- и микроэлементов. Это обстоятельство, в определенной степени, способствует и усиливает позицию данной разновидности березы в конкурентной борьбе с сосной, дубом и березой повислой.

Участки, где произрастает береза украинская, находились в непосредственной близости от строго охраняемых военных объектов бывшего СССР. Работы, связанные с ведением лесного хозяйства, практически не проводились, по крайней мере, до начала 90-х годов прошлого столетия. Данное обстоятельство минимизировало влияние антропогенных факторов на рост и формирование насаждений.

Необходимо отметить, что наибольшее количество низкоствольных и кустообразных форм березы украинской было выявлено вдоль дорог и просек. Причиной тому, скорее всего, было то, что в период с 60-х до начала 90-х годов через эти участки насаждений осуществлялся интенсивный прогон скота к местам пастбищ. Данное обстоятельство увеличило шансы на выживание березы украинской в конкурентной борьбе с другими лесообразующими породами.

Местное население называет березу украинскую – «кручанка» (от слова скрюченная, кривая) из-за «покрученной» и «кривой» формы ствола и извилистой текстуры древесины. Древесина, имеющая большую твердость и узорчатость, использовалась на различные поделки: ручки для молотков, ножей и прочее. Из-за сложности обработки древесины при пилении и раскалывании, местное население избегает употреблять березу украинскую на топливо, несмотря на то, что березовые дрова в данном регионе достаточно популярны. К сожалению, на момент наших исследований было отмечено два спиленных дерева с явными признаками узорчатой древесины. На участках, где проводились рубки ухода, эти спиленные деревья не были вывезены и остались в лесу.

**Особенности онтогенеза березы карельской и березы с узорчатой древесиной обнаруженной на Словечанско-Овручском кряже.** Во время наших исследований, как в природных насаждениях березы украинской, так и в культурах березы карельской, проводилось детальное описание насаждений и сплошной переčet деревьев с признаками узорчатой древесины, измерялись высоты и диаметры, также измерялось распространение узорчатой древесины на стволах и ветвях деревьев. Необходимо отметить, что в условиях Украинского Полесья морфологически муфтовидные утолщения и перевязи более четко проявляются у березы украинской по сравнению с березой карельской. У последней муфтовидные утолщения на стволах морфологически менее очерчены, зато встречаются шаровидные образования. Данные разновидности березы характерны тем, что из-за аномальной деятельности агрегатов камбия образуются муфтовидные утолщения только на стволах и скелетных ветвях, на корнях подобное явление не наблюдается.

При изучении онтогенеза берез карельской и украинской исследовались культуры березы карельской в Малинском гослесхозе (урочище «Карачун»), насаждения в ботаническом саду Государственного агроэкологического университета, а также учитывались материалы посевов семян березы украинской в Словечанском гослесхозе 1995 г.

Наши исследования показывают, что семенное потомство березы карельской по интенсивности роста разделяется на высокоствольные безузорчатые особи (ББ), высокоствольные с признака-

ми узорчатости (БВ), среднествольные (БС), низкоствольные (БН) и кустообразные и кустарниковые (БК). Каждая популяционная форма имеет свои особенности в ювенильном и дальнейших фазах роста и развития. Экологические преимущества такого явления очевидны. Благодаря этому особи относительно быстро достигают высоты, которая может им обеспечить преимущество в борьбе за выживание в растительном сообществе. Эту функцию в популяции березы карельской первыми выполняют высокорослые и среднерослые формы, а низкорослые, кустообразные и кустарниковые формируют нижние ярусы. В таблице 1 приведены данные П.В. Литвака о росте культур березы карельской в 2-, 3-, и 4-летнем возрасте [14, 15, 16].

Таблица 1. Характеристика роста культур березы карельской в начале формирования насаждения

Жизненная форма	Распределение форм по росту, %	Возраст культур, лет	Средняя высота растений, см	Средний диаметр возле корневой шейки, см
Древовидная	79,9	2-летние	31,36	0,8±0,1
Кустообразная	20,1		28,44	0,7±0,2
Высокоствольные	36,18	3-летние	61,35	1,1±0,1
Ствольные	42,86		48,36	0,9±0,1
Кустообразные	20,96		37,47	1,0±0,2
Высокоствольные	43,06	4-летние	147,31	1,9±0,2
Ствольные	36,97		100,24	1,8±0,1
Кустообразные	20,95		73,86	1,84±0,3

Процесс дифференциации в культурах продолжался, и благодаря этому стало возможным в 3- и 4-летних культурах выделить три жизненные формы: высокоствольные, ствольные и кустарниковые. В 4-летнем возрасте культур березы карельской появилась возможность учитывать при разделении на жизненные формы не только показатели высот растений и интенсивность их прироста за последний год, но и другие диагностические признаки полиморфизма. Прежде всего, это габитус особей, формирование скелетных ветвей и способ их ветвления в кроне, а также характерные утолщения стволиков и проявление узорчатой текстуры.

В пятилетнем возрасте из-за дальнейшей дифференциации деревьев были выделены высокорослые формы с наиболее интенсивным ростом более 200 см, среднерослые – от 150 до 199 см, низкорослые – от 100 до 149 см и кустообразные, высотой от 30 до 99 см.

Таблица 2. Дифференциация саженцев пятилетних культур березы карельской на пробных площадях в урочище «Карачун»

Форма роста	Распределение форм по росту деревьев, %	Наличие типичных растений по признакам узорчатости	Средняя высота, м	Средний прирост по высоте, см	Средний диаметр возле корневой шейки, см
Высокорослые	4,01	не выявлено	2,14	42,0	4,3
Среднерослые	29,07	не выявлено	1,72	34,46	3,8
Низкорослые	41,86	печеткое проявление	1,22	24,30	3,5
Кустообразные и кустарниковые	25,06	установлены	0,74	14,90	3,2

Как видно из таблицы, высокорослые формы составили только 4,01 %, среднерослые – 29,07 %, низкорослые – 41,86 %, кустообразные и кустарниковые – 25,06 %. Специфические морфологические особенности, позволяющие определить признаки березы карельской, впервые проявились на кустообразных и кустарниковых формах. Определенные признаки были установлены на отдельных стволиках у низкорослых форм. Наибольшей высоты достигали высокорослые формы: в среднем – 214 см, средний прирост их за пятилетие – 42,9 см, средний диаметр возле корневой шейки – 4,3 см. У этих форм и в дальнейшем не было выявлено признаков узорчатой текстуры древесины. Среднерослые формы представлены большим количеством экземпляров в сравнении с высокорослыми. Они достигали высоты 172 см, средний прирост их составил 34,4 см, средний диаметр возле корневой шейки – 3,8 см. Наиболее широко представлены низкорослые формы, у которых были выявлены первые характерные муфтовидные утолщения на стволиках отдельных деревьев. Средняя их высота достигала 122 см, среднегодовой прирост

– 24,3 см, средний диаметр возле корневой шейки 3,5 см. Меньше проявилось кустообразных и кустарниковых форм. Средняя их высота составила – 74 см, среднегодовой прирост – 14,9 см, средний диаметр возле корневой шейки – 3,2 см.

Начало плодоношения у кустообразных форм было зафиксировано в 6–8–летнем возрасте, низкоствольных в 10–12–летнем, среднествольных и высокоствольных – 12–летнем возрасте. Такое варьирование начала плодоношения следует считать проявлением пластичности генетического механизма форм к условиям среды. Известно, что переход к репродуктивному развитию определяется условиями местопрорастания. [4, 20, 22].

К 20–летнему возрасту кустообразные и кустарниковые формы березы карельской отпали. Остались высокоствольные безузорчатые (ББ), высокоствольные с признаками узорчатости (БВ), среднествольные (БС) и низкоствольные (БН). Прирост по высоте составил у ББ – 44 см, у БВ – 40 см, у БС – 34 см и БН – 25 сантиметров. В 30–летнем возрасте прирост по высоте составил у ББ – 46 см, у БВ – 42 см, у БС – 34 см, БН – 25 см, соответственно. В 40–летнем возрасте прирост по высоте составил у ББ – 51 см, БВ – 43 см, БС – 35 см, БН – 24 см, соответственно. Приведенные данные показывают, что в раннем возрасте у всех форм березы карельской несколько заторможенный рост, но в дальнейшем он увеличивается, особенно у жизненных форм ББ и БВ. Низкоствольные формы к 30–летнему возрасту замедляют свой рост. У кустообразных и кустарниковых форм этот процесс наступает значительно раньше.

Необходимо отметить, что у низкоствольных форм наблюдается усиленный рост боковых ветвей первого порядка, а у отдельных особей начинает формироваться узорчатая древесина, о чем свидетельствуют характерные утолщения на стволиках. У кустообразных форм, кроме этого, наблюдается интенсивное образование корневой поросли. У среднествольных этот процесс наблюдается значительно позже, и усиливается рост боковых ветвей 2–3 порядка. Начиная с 8–10–летнего возраста формируются маркерные признаки карельской березы за счет образования перевязей на стволах.

Таблица 3. Популяционная характеристика деревьев березы украинской в насаждениях Нагорянского лесничества Словечанского гослесхоза

Популяционное разнообразие деревьев	Количество учтенных форм деревьев		Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Запас узорчатой древесины, м <sup>3</sup>
	шт.	%			
Высокоствольные	205	30,73	17,4	12,6	32,08
Среднествольные	272	40,78	17,3	11,6	41,97
Низкоствольные	133	19,94	17,2	9,9	17,40
Кустообразные и кустарниковые	57	8,55	10,2	7,6	1,50
Всего	667	100	–	–	92,95

В условиях Полесья Украины различные формы березы карельской могут в своем росте достигать I–IV бонитетов. Береза высокоствольная безузорчатая (ББ) в 35–40–летнем возрасте растет по Ia и Ib бонитетам. Береза карельская высокоствольная с признаками узорчатой текстуры древесины (БВ) – по I и II бонитетам. Береза среднествольная (БС) по II–III бонитетам, а береза низкоствольная (БН) по IV бонитету.

Таблица 4. Популяционная характеристика деревьев березы украинской в насаждениях Можаровского лесничества Словечанского гослесхоза

Популяционное разнообразие деревьев	Количество учтенных форм деревьев		Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Запас узорчатой древесины, м <sup>3</sup>
	шт.	%			
Высокоствольные	85	29,83	16,2	14,2	15,04
Среднествольные	82	28,77	17,1	11,8	11,25
Низкоствольные	84	29,47	12,6	8,8	5,61
Кустообразные и кустарниковые	34	11,93	9,4	6,4	0,97
Всего	285	100	–	–	32,87



Изучение популяционного разнообразия деревьев, как формовых особенностей березы украинской показало, что в Мажаровском лесничестве средняя высота высокоствольных форм составляет 14,2 м, средний диаметр – 16,2 см, запас узорчатой древесины – 15,04 м<sup>3</sup>. Среднествольные формы имели среднюю высоту – 11,8 м, средний диаметр – 17,1 см, запас узорчатой древесины составил 11,25 м<sup>3</sup>.

Низкоствольные формы имели: среднюю высоту – 8,8 м, средний диаметр – 12,6 см, запас узорчатой древесины – 5,61 м<sup>3</sup>. Кустообразные и кустарниковые имели: среднюю высоту 6,4 м, средний диаметр – 9,4 см, запас узорчатой древесины – 0,97 м<sup>3</sup>.

Также необходимо отметить, что семенное потомство березы украинской (семена были взяты от кустарниковой формы) в возрасте 3–4 лет проявляло определенные признаки наследования узорчатости. Стволики деревьев имели различную форму от высокоствольной до кустообразной. Кроме того, низкоствольные и кустообразные формы имели утолщения возле корневой шейки и искривления стволиков в нижней их части.

Следовательно, обнаруженные и изученные нами полиморфные формы березы украинской и интродуцированной березы карельской, а также выясненные особенности условия их произрастания и развития в условиях Полесья Украины, дают основания оценить позитивно данные разновидности для лесного хозяйства и зеленого строительства. Все это позволяет рекомендовать для использования березу карельскую и украинскую в регионе Украинского Полесья [28, 30].

*Экологическая оценка некоторых популяционных разновидностей рода Betula.* Некоторым древесным породам свойственны отклонения в деятельности клеток камбия, и они могут создавать разнообразные формы декоративной древесины (береза, ольха, клен, орех, тополь, дуб и другие). Узорчатую декоративную древесину имеют разновидности березы повислой – береза карельская *Betula pendula (verrucosa) var. carelica* (Mercl.) и береза украинская (*Betula pendula* Rath. var. *ucrainica* Litvak).

Продуцирование аномальной древесины камбием на протяжении онтогенеза различными жизненными формами березы карельской и березы украинской происходит в разное время. У кустообразных она формируется значительно раньше других форм, а именно в 3–5-летнем возрасте, в то время как у высокоствольных только в 10–12 лет. У среднествольных форм она формируется в 6–8-, а у низкоствольных – в 4–6-летнем возрасте. Морфологически это проявляется на стволах и скелетных ветвях образованием муфтовидных утолщений с чередованием меньших по диаметру перемычек. Анатомически этот процесс также четко определяется формированием, обычно во второй половине вегетационного периода, значительного количества сердцевинных лучей и их расширением. Если сравнить процентное соотношение сердцевидных лучей древесины у березы повислой и у различных форм березы карельской с узорчатой текстурой древесины, то мы увидим, что количество сердцевинных лучей у березы карельской в несколько раз превышает количество лучей у березы повислой. Аналогичную картину мы наблюдаем, сравнивая древесину березы повислой с узорчатой текстурой древесины березы украинской. Нами было отмечено, что у березы повислой волокнистые трахеиды составляли 61,8 %, сосуды – 22,8 %, сердцевинные лучи – 12,2 %, древесная паренхима – 3,2 %, в то же время у березы украинской (высокоствольная форма) количество данных анатомических элементов, соответственно, составляло – 39,7; 16,8; 37,6; 5,9 %, низкоствольная – 22,1; 14,6; 45,5 и 17,8 %, кустообразная – 23,4; 12,0; 48,5; и 16,1 %. Анатомическое изучение стросния нормальной и декоративной древесины у берез карельской и украинской показывает, что в муфтовидной зоне они имеют значительно больший процент сердцевинных лучей и, в некоторой степени, древесной паренхимы по сравнению с березой повислой. Узорчатая древесина не только имеет большее количество сердцевинных лучей и паренхимных клеток, но в то же время она сформирована с меньшим количеством сосудов и волокнистых трахеид [3, 17, 19, 23, 32]. Необходимо отметить, что нормальная древесина берез карельской и украинской имеет относительно стабильное число волокнистых трахеид, сопоставимое с их количеством у березы повислой. Кроме этого, можно проследить, что у форм от высокоствольных до кустообразных в древесине отмечается значительное увеличение процента сердцевинных лучей и древесной паренхимы, а также уменьшается количество сосудов в узорчатой и нормальной зонах стволов деревьев. В аномальной древесине кустообразных форм берез карельской и украинской отмечается самый низкий процент сосудов (12,1 и 12,0 %), что почти в два раза меньше, чем у березы повислой (22,8 %).



Таким образом, количество и строение сердцевинных лучей и древесной паренхимы составляет основное отличие узорчатой древесины от древесины березы повислой. Только в узорчатой древесине берез карельской и украинской формируются высокие многослойные сердцевинные лучи, которые практически отсутствуют в ксилеме березы повислой. Наибольшее количество сердцевинных лучей отмечено у кустообразных форм берез карельской и украинской (49,0 и 48,5 %) по сравнению с другими формами. Древесная паренхима в узорчатой древесине данных разновидностей берез также преобладает по количеству клеток над древесиной березы повислой.

Береза карельская продуцирует узорчатую древесину с более насыщенным «мрамороподобным» рисунком, чем береза украинская, зато у березы украинской отмечается большее количество коричневых включений в виде пятен.

В своих исследованиях мы затрагивали вопрос распространения толстокорых форм березы, которые имеют декоративную извилистую («завилькувату») текстуру древесины. Отмечено, что в лесных экосистемах Словечанского гослесхоза особой березы с грубой корой достаточно ограниченное количество, которое не превышает 5–12 %. Изучение таких критериев, как текстура древесины, толщина коры и форма ствола, дали возможность выделить маркерные признаки особой с наиболее выраженной извилистой древесиной.

Наши исследования касались вопроса влияния экологических факторов на форму, размер и анатомическое строение листьев некоторых представителей рода *Betula*. Изучалось влияние полноты насаждений на формирование генеративных органов березы повислой и ее разновидностей. Отмечено, что наибольшую генеративную способность имеют одиноко стоящие деревья с хорошей освещенностью. Было установлено, что береза карельская в условиях Полесья Украины начинает процесс роста на 5 – 10 дней раньше, чем береза повислая и береза украинская [27].

Также в наших исследованиях был затронут вопрос «плача» растений, а именно, выделение пасоки отдельных представителей рода *Betula*. Наибольшая сокопродуктивность отмечалась в дневное время у березы повислой по сравнению с различными формами березы карельской. Нами было установлено, что раскрытие почек у подсоченных деревьев наступает на 2–3 суток позже, чем у не подсоченных [18].

Также изучался вопрос возможности использования березовой фитомассы из территорий подвергшихся радиоактивному загрязнению [29].

*Необходимо отметить, что одним из результатов наших исследований было создание заказника местного значения «Березовый» на территории Нагорянского и Можаровского лесничеств, общей площадью 36 гектаров. Он был создан решением Житомирского областного совета от 04.07.2000 г.*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Альбенский А.В. Селекция древесных пород и семеноводство. М.–Л.: Гослесбуиздат, 1959. 305 с.
2. Ариушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Московский университет, 1961. 492 с.
3. Багаев С.П., Ермаков В.П., Любавская А.Я. и др. Технические указания по селекции и разведению березы карельской в лесах Нечерноземной зоны РСФСР. М. 1985. 45 с.
4. Багаев С.С. Оценка качества культур березы карельской // Лесное хозяйство. 1987. № 1. С. 41–43.
5. Верландер Р.Б., Годлин И.М., Самбур Г.М., Скорина С.А. Почвы УССР. К.: Сельхозгиз УССР, 1951. 320 с.
6. Ветчишинова Л.В., Харит В.П., Спектор Е.П., Бумагина З.Д. Многомерный анализ изменчивости признаков узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве карельской березы. // Лесоведение. 2003. № 4. С. 70–74.
7. Воробьев Д.В. Методика лесотипологических исследований. К. «Урожай», 1967. 388 с.
8. Гук М.Л., Полошко І.К., Приходько І.Ф. Клімат Української РСР. К.: «Радянська школа», 1958. С. 6–14.
9. Денчик В. Ф. Березовые. Деревья и кустарники. Справочник. К. «Наукова думка», 1974. С. 74–92.
10. Качинский П.А. Механический и агрегатный состав почвы. методы его изучения. М.: Изд. АН СССР, 1958. С. 48–147.
11. Комаров В.Л. Избранные сочинения. М. –Л.: Изд. АН СССР. 1945. Т. 1. С.138–345.
12. Корбут Г.А., Кострица М.Ю., Пискоростенский Л.И. Геологические экскурсии по Житомирской области // Урал в миниатюре. Природные богатства Житомирщины, их изучение и перспективы использования. Житомир, 1996. С. 129–194.
13. Корчагина П.А. Семейство березовых: Жизнь растений. 5. М. 1980. С. 311- 324.

14. *Литвак П.В.* Карельська береза в Українському Поліссі // Український ботанічний журнал. К. 1968. С. 103–111.
15. *Литвак П.В.* Досвід вирощування сіянців берези карельської в умовах Українського Полісся // Вісник сільськогосподарської науки. 1963. № 8. С. 71–73.
16. *Литвак П.В., Тарасевич О.В.* До анатомічної характеристики деревини деяких представників роду *Betula L* // Вісник ДАУ. 2003. № 1. С. 151–156.
17. *Литвак П.В., Тарасевич О.В.* Внутривидові мінливості берези повислої в умовах Центрального Полісся України // Вісник ДАУ. № 2(13) 2004. – С. 187–197.
18. *Литвак П.В., Тарасевич О.В.* Пасокопродуктивність та виділення пасоки деякими представниками роду *Betula L* // Вісник ДАУ. 2004. № 1. С. 69–78.
19. *Любавская А.Я.* Карельская береза. М.: Лесная промышленность. 1978. 158 с.
20. *Любавская А.Я.* Селекция и разведение карельской березы. М.: «Лесная промышленность», 1966. 224 с.
21. *Маринич О.М.* Геоморфология южного Полесья. К.: Изд - во КГУ. 1963. 250 с
22. *Мионов А.Д.* Всемерно умножать запасы березы карельской // Лесное хозяйство. 1970. № 8. С. 66–69.
23. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: «Verso». 2008. 143 с.
24. *Пачоский П.К.* Херсонская флора. Херсон, 1914. 548 с.
25. *Попов М.Г.* Основы флорогенетики. Филогенез. флористика. флорография, систематика. Избр. труды. Ч. 1. К.: Наукова думка, 1983. С. 132–196.
26. *Соколов Н.О.* Карельская береза. Петрозаводск: Госиздат, 1950. 32 с.
27. *Тарасевич О.В., Мислива Т.М., Белявський Ю.А.* Особливості репродуктивного розвитку поліморфних форм берези карельської та української в екологічних умовах Словчансько-Овруцького кряжа // Вісник ДАУ. 2006. № 1. С. 48–55.
28. *Тарасевич О.В.* Лісові ресурси Житомирщини і перспективи їх розвитку. Лісове та мисливське господарство: сучасний стан та перспективи розвитку. Збірник статей учасників Міжнародної науково – практичної конференції. Житомир. «Рута». 2007. Т. II. С. 116–120.
29. *Тарасевич О.В.* Оцінка та можливості використання березової фітомаси з радіоактивно забруднених територій // Проблеми сільськогосподарської радіації: 17 років після аварії на Чорнобильській АЕС (доповіді учасників четвертої міжнародної науково – практичної конференції) 2003. С. 143–146.
30. *Ткачук В.І.* Лісівничі особливості та перспективи вирощування берези карельської і української в Поліссі України // Автореф. дис... канд. с/г наук. К. 1999. 16 с.
31. *Шевченко С., Бутенко О.* Карельська береза // Рідна природа. 1988. № 3. С. 18
32. *Яценко Хмелевский А.А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.: Изд – во АН СССР. 1954. С. 3–27.

## THE INFLUENCE OF WEATHER AND SOIL CONDITIONS ON STEM RESPIRATION IN SPRUCE FOREST AT SOUTH-WEST OF VALDAI HILL

*Tatarinov F.A.<sup>1</sup>, Molchanov A.G.<sup>2</sup>, Kurbatova J.A.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution

<sup>2</sup> Forest Science Institute RAS, Uspenskoe, Moscow obl. E-mail: root@ilan.ras.ru; a.georgievich@gmail.com

**Abstract.** The study summarizes field data about tree stem respiration in two spruce stands differing by water supply conditions in Central-Russian southern taiga. Mean daily respiration in mid summer was for dominant and subdominant trees was 3 to 7 and about 1–2  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , respectively. No expressed difference was observed between the respiration per unit stem surface of trees of similar position in the canopy in different experimental stands. However, the stem respiration per unit stem volume was generally lower in the stand with more favorable conditions (the dryer one). Under drought of 2010 year in the dry stand respiration considerably decreased compared to favorable weather conditions. This decrease was higher for smaller trees. In the boggy stand no decrease of respiration in 2010 observed. Q10 values in both stands reached about 2,1–2,5 under favorable weather and 1,3–1,6 under drought.

## РОЛЬ ПОГОДНЫХ И ЭДАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В ФОРМИРОВАНИИ ДЫХАНИЯ СТВОЛОВ ДЕРЕВЬЕВ В ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ НА ЮГО-ЗАПАДЕ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Татаринцов Ф.А.<sup>1</sup>, Молчанов А.Г.<sup>2</sup>, Курбатова Ю.А.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия.

E-mail: pedro2005@tambler.ru, kurbatova.j@gmail.com

<sup>2</sup> Институт Лесоведения РАН, Успенское, МО, Россия. E-mail: a.georgievich@gmail.com

**Введение.** Роль факторов внешней среды в формировании газообмена  $\text{CO}_2$  между растительным покровом и атмосферой в настоящее время является по-прежнему актуальным вопросом современных экологических исследований. Изменения климата и газового состава атмосферы сопровождаются не только ростом средней глобальной температуры воздуха и концентрации  $\text{CO}_2$ , но также увеличением повторяемости экстремальных погодных явлений и климатических аномалий, в том числе длительных засух, возвратных заморозков и пр. Вопросы чувствительности базовых функций, газообмена  $\text{H}_2\text{O}$  и  $\text{CO}_2$  к факторам внешней среды в настоящее время рассматриваются в рамках фундаментального вопроса устойчивости экосистем. В наземных экосистемах основным источником естественного поступления углерода в атмосферу принято считать общее дыхание почвы, определяемое активностью микроорганизмов и дыханием корней. Однако дыхание надземной нефотосинтезирующей части биомассы играет также существенную роль в углеродном балансе природных экосистем. По разным оценкам вклад эмиссии  $\text{CO}_2$  с поверхности стволов (дыхание стволов) в общую эмиссию надземной фитомассы лесов составляет от 5 до 22 % [1]. Цель настоящего исследования состояла в оценке зависимости дыхания стволов ели (*Picea abies* (L.) Karst), березы (*Betula pubescens*) и клена (*Acer platanoides*) от факторов внешней среды и эдафических условий.

**Объекты и методы.** Измерения дыхания стволов деревьев проводили на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ, <http://www.clgz.ru/gco.htm>, Тверская обл., 56°30'N, 33°00'E) в течение вегетационных сезонов 2002–2003 гг. и 2007–2010 гг. сериями по 3–7 дней. В качестве объектов исследования были выбраны два типа ельников, различающихся видовым составом и условиями увлажнения [3, 2]. Древоостой первого участка состоит на 86 % из ели, на 14 % – из березы, с небольшой примесью сосны и характеризуется очень высоким уровнем грунтовых вод. Почвы на участке торфянисто-подзолистые глееватые с большим запасом органического вещества в разных стадиях разложения. В данной работе этот экспериментальный участок мы классифицировали как сфагново-черничный ельник (ЕСЧ). Второй участок расположен на хорошо дренированном пологом склоне с относительно глубоким уровнем залегания грунтовых вод и относится к еловым лесам неморальной структуры. Древоостой состоит на 53 % из ели, на 18 % из клена, с примесью березы, осины, вяза и липы. Почвы на участке слабодерново-палево-подзолистые, гумусовый горизонт не превышает 5–10 см. Мы классифицировали этот ельник как сложный или разнотравный (СЕ).

Измерение дыхания проводили по открытой схеме. На коре выбранных модельных деревьев, на высоте 1,3 м, закрепляли камеры из полиэтилена. В каждую камеру через входное отверстие поступал воздух, который далее откачивали из камеры насосом. Воздух из камеры попеременно с контрольным воздухом вблизи камеры пропускаться через расходомер и газоанализатор и выбрасывался в атмосферу. Газообмен  $\text{CO}_2$  рассчитывали по формуле:

$$R_w = \frac{(C_b - C_{control})F}{S\alpha},$$

где  $R_w$  – газообмен  $\text{CO}_2$  (в  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),  $C_b$  и  $C_{control}$  – концентрации  $\text{CO}_2$  в камере и окружающем воздухе вблизи камеры, соответственно (в ppm),  $F$  – поток воздуха через камеру (в  $\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ ),  $S$  – площадь поверхности ствола в камере (в  $\text{m}^2$ ) и  $\alpha = 1,98/44 \cdot 1000$  – пересчетный коэффициент. В 2002–2008 гг. использовали газоанализатор «Кедр» (Москва), с 2009 г. – газоанализатор Li-820 (Li-Cor, Inc., США). Измерения проводили в общей сложности на 6 модельных деревьях в сложном ельнике (4 ели, 1 береза и 1 клен, последний только в 2002 г.) и на 7 деревьях в чернично-сфагновом ельнике (6 елей и 1 береза). Наряду с дыханием, измеряли также температуру и влажность воздуха. Кроме того, измеряли радиальный рост некоторых модельных деревьев при помощи ленточных дендрометров.

**Результаты и обсуждение.** Климатические условия в период измерений отличались большой изменчивостью. Вегетационные сезоны 2002 и 2010 гг. были экстремально жаркие и сухие. Напротив, лето 2003 г. было очень влажным. Погодные условия сезонов 2007 и 2008 гг. были близки среднемуголетним. Сезонный ход дыхания стволов ( $R$ ) характеризовался интенсивным ростом в середине мая в связи с повышением температуры. Высокие значения  $R$  сохранялись с июня по сентябрь и резко падали в октябре. В худших условиях и у субдоминантных деревьев период интенсивного дыхания может быть короче. Средние за серию измерений значения  $R$  в середине лета составляли от 3 до 7  $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  для доминантных и около 1–2  $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$  для субдоминантных деревьев. В августе 2002 г. в условиях засухи  $R$  в сложном ельнике у доминантной ели было вдвое меньше, чем во влажном августе 2003 г.

Различия между сухим летом 2010 г. и средним по увлажнению летом 2008 г. были не столь значительными у доминантных деревьев, но существенно возрастали у субдоминантных: отношение  $R$  в августе 2010 г. к  $R$  в конце июля 2008 г. составило 0,89; 0,57 и 0,26 у деревьев I, III и V класса роста, соответственно. В ЕСЧ дыхание деревьев I и II класса роста в августе 2008 и 2010 гг. практически не различалось, а дерево IV класса роста, напротив, в 2010 г. дышало в 1,6 раза интенсивнее, чем в 2008 г. В целом в середине лета влажного 2003 г. дыхание у доминантных деревьев было в обоих насаждениях больше, чем в умеренном 2008 г. У субдоминантных деревьев в СЕ  $R$  было в 2003 г. несколько меньше, чем в 2008 г., в ЕСЧ же закономерности не наблюдалось: у одних деревьев дыхание было выше в 2003 г., у других – в 2008 г. В целом межгодовые колебания дыхания в ЕСЧ были существенно выше, чем в СЕ.

В обоих насаждениях наблюдалась слабая немонотонная зависимость  $R$  от уровня грунтовых вод (УГВ). Максимум дыхания наблюдался при УГВ 40–50 и 15–20 см, соответственно, в сложном и чернично-сфагновом ельниках, при большем УГВ  $R$  снова снижалось.

Дыхание на единицу поверхности ствола ( $R$ ) у деревьев одного класса роста в обоих насаждениях существенно не отличалось. Однако дыхание, рассчитанное на единицу объема ствола ( $R_V$ ), в сложном ельнике было обычно ниже, чем в сфагновом, поскольку деревья одного класса в высокобонитетном СЕ были большего диаметра, чем в низкобонитетном ЕСЧ.

В сложном ельнике во всех сериях измерений наблюдалась четкая линейная зависимость  $R$  (на единицу поверхности) от диаметра дерева (DBH) (рис. 1). Причем в начале и в конце сезона (май и октябрь) зависимость была более пологой (дыхание деревьев разного размера меньше различалось), чем летом. В засушливый период (август 2010 г.) наклон регрессионной прямой  $R$  (DBH) был тем же, что и летом 2003 и 2008 гг., но лежала прямая ниже. В сфагновом ельнике эта зависимость носила нелинейный характер: дыхание наименьшего дерева было выше, чем дыхание деревьев среднего размера, кроме того, в 2003 г. дыхание дерева I класса роста было в несколько раз выше дыхания остальных деревьев. Вид зависимости в 2010 и 2008 гг. существенно не различался. Дыхание, рассчитанное на единицу объема ( $R_V$ ), в обоих ельниках от DBH не зависело или в некоторых сериях зависело отрицательно (т. е.,  $R_V$  было выше у меньших деревьев).

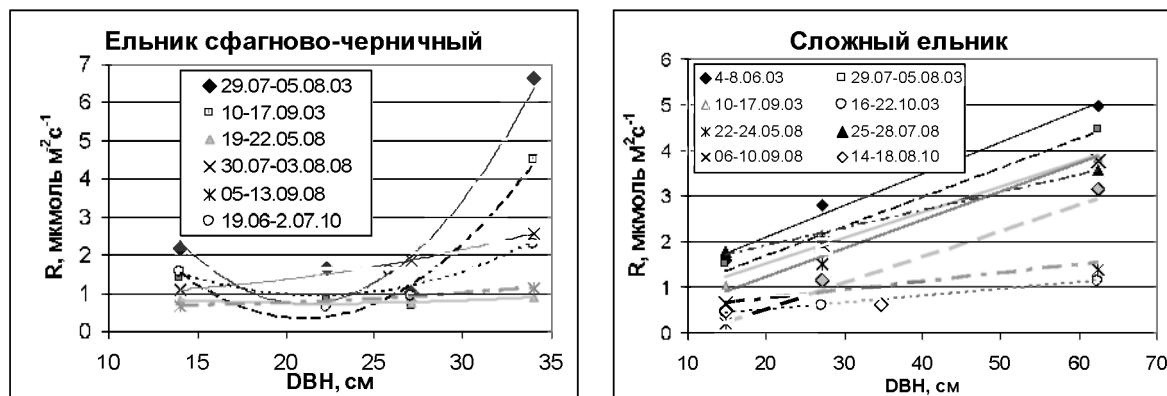


Рисунок 1. Зависимость среднего за серию дыхания ствола от DBH.

В обоих насаждениях наблюдалась возрастающая зависимость, близкая к линейной, дыхания ствола на единицу поверхности от скорости роста поперечного сечения ствола ( $ds/dt$ ) (рис. 2). При

этом при благоприятных погодных условиях (2003–2008 гг.) в чернично-сфагновом ельнике дыхание на единицу прироста было существенно выше, чем в сложном. В засушливом 2010 г. в ЕСЧ эта зависимость вообще была отрицательной. Это объясняется тем, что в период засухи прирост деревьев отсутствовал или был очень малым, при этом измеряемый диаметр ствола уменьшался за счет ссыхания. Дыхание же оставалось относительно высоким из-за высокой температуры. Когда же засуха закончилась, и наблюдаемый прирост стал высоким – и из-за биологического прироста, и из-за набухания ствола – дыхание снизилось из-за снижения температуры.

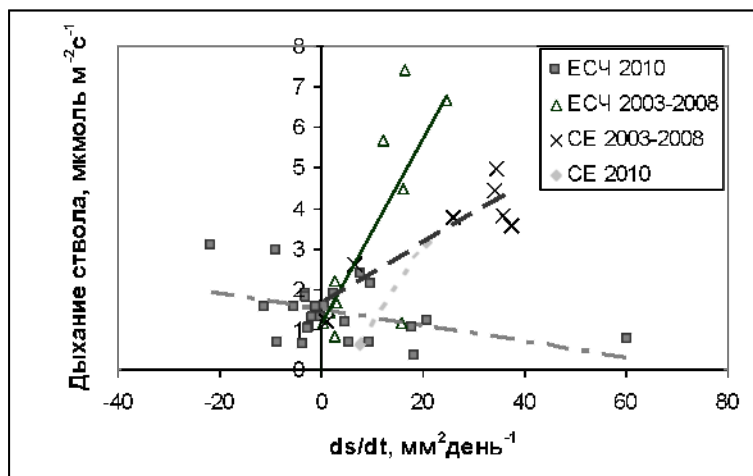


Рисунок 2. Зависимость дыхания ствола на единицу поверхности от скорости роста поперечного сечения ствола ( $ds/dt$ ).

Таблица. Средние (за серию и модельное дерево) значения дыхания стволов деревьев.

Сложный ельник

Порода		Модельные деревья					
ДВН*, см	Средняя темп. возд. °С**	Ель	Ель	Ель	Ель	Береза	Клен
Класс роста		I	II	III	V	II	IV
Период	Среднее дыхание ствола, мкмоль·м <sup>-2</sup> ·с <sup>-1</sup> (±стандартная ошибка)						
06–09.08.02	15,0	1,57 (±0,02)				0,98 (±0,01)	0,79 (±0,02)
04–08.06.03	14,0	4,97 (±0,5)		2,79 (±0,14)	1,59 (±0,14)		
29.07–05.08.03	20,6	4,44 (±0,41)		1,92 (±0,16)	1,49 (±0,17)	0,81 (±0,15)	
10–17.09.03	13,7	3,83 (±0,21)		2,14 (±0,0)	1,04 (±0,07)	3,10 (±0,31)	
16–22.10.03	3,2	1,13 (±0,19)		0,58 (±0,11)	0,43 (±0,11)		
27–28.06.07	13,3		7,00 (±0,50)				
27–29.09.07	12,1	1,18 (±0,19)	2,60 (±0,24)				
22–24.05.08	7,7	1,38 (±0,02)		1,50 (±0,03)	0,20 (±0,01)		
25–28.07.08	16,7	3,56 (±0,18)		2,03 (±0,08)	1,75 (±0,29)		
06–10.09.08	18,1	3,77 (±0,09)		1,95 (±0,05)	0,66 (±0,04)		
12–16.05.09	10,6			0,51 (±0,02)	0,07 (±0,01)		
14–18.08.10	23,7	3,16 (±0,04)	0,62 (±0,02)	1,16 (±0,02)	0,46 (±0,03)		
19–21.08.10	14,7			0,67 (±0,03)	0,58 (±0,06)		

## Сфагново-черничный ельник

Порода		Модельные деревья						Береза
ДВП*, см	Средняя темп. возд. °С**	Ель	Ель	Ель	Ель	Ель	Ель	Береза
Класс роста		I	II	III	IV	V	I	
Период	Среднее дыхание ствола, мкмоль·м <sup>-2</sup> ·с <sup>-1</sup> (±стандартная ошибка)							
03–09.08.02	17,9				0,15 (±0,01)			
4–8.06.03	16,5	7,41 (±0,68)			1,54 (±0,24)			4,65 (±0,35)
29.07–05.08.03	20,5	6,66 (±0,44)	1,03 (±0,07)		1,67 (±0,58)		2,19 (±0,24)	
10–17.09.03	13,5	4,49 (±0,57)	0,67 (±0,05)		0,83 (±0,16)		1,41 (±0,17)	
16–22.10.03	–1,3	0,86 (±0,23)	0,17 (±0,04)					
29.06–02.07.07	13,0	5,66 (±0,60)	1,56 (±0,13)					
23–29.09.07	7,1		0,86 (±0,09)				1,15 (±0,13)	
19–22.05.08	10,5	0,88 (±0,02)	0,74 (±0,1)				0,80 (±0,03)	
30.07–03.08.08	13,3	2,58 (±0,05)	1,87 (±0,02)				1,09 (±0,04)	
05–13.09.08	11,0	1,14 (±0,10)	0,91 (±0,08)				0,67 (±0,04)	
16–19.05.09	7,1	0,17 (±0,01)					0,54 (±0,02)	
14.06.10	18,5	1,78 (±0,04)	0,70 (±0,05)	1,04 (±0,13)	0,68 (±0,10)		1,17 (±0,05)	
19–26.06.10	22,2	2,47 (±0,03)	1,41 (±0,09)	2,07 (±0,05)	0,73 (±0,01)		1,68 (±0,02)	
27.06–2.07.10	19,8	2,07 (±0,02)	0,52 (±0,03)	1,11 (±0,02)	0,51 (±0,01)		1,40 (±0,02)	
05–10.08.10	34,0	2,57 (±0,22)	1,71 (±0,12)	1,38 (±0,15)	1,00 (±0,08)		1,71 (±0,15)	
22–23.08.10	16,5	1,03 (±0,09)	0,61 (±0,02)	1,22 (±0,07)		0,32 (±0,06)	0,66 (±0,04)	
03.09.10	10,8	0,26 (±0,01)		0,56 (±0,04)		0,99 (±0,06)	0,40 (±0,04)	

\*Значения ДВП соответствуют году начала измерений

\*\*Температура воздуха усреднена в пределах времени проведения измерений дыхания

Для всех серий измерений и для большинства модельных деревьев если наблюдалась четкая возрастающая зависимость  $R$  от температуры воздуха, коэффициент детерминации обычно не превышал 0,5. У некоторых субдоминантных деревьев выраженная зависимость отсутствовала. В отличие от ели, у модельных берез в обоих насаждениях температурная зависимость эмиссии  $\text{CO}_2$  стволами была немонотонной с максимумом примерно при 12–14°C. При этом величина  $Q_{10}$  существенно различалась между деревьями и в благоприятные, и в засушливые периоды, будучи обычно выше у больших деревьев и в более влажные сезоны. Так, в течение 2003 г. (более влажного)  $Q_{10}$  изменялось от 2,0 до 2,5, в близких к климатическим средним условиям (2008 г.) – от 1,4 до 4,1 (в среднем 2,4), а в условиях засухи  $Q_{10}$  достигало 1,9 в 2002 г. и варьировало от 1,3 до 1,6 в 2010 г.

Суточный ход  $R$  в мае практически не был выражен. С июня по август минимум дыхания наблюдался около 5–8 ч, а максимум – около 18 ч. В сентябре минимум  $R$  сместился к полудню.

**Выводы.** Проведенные исследования подтвердили зависимость дыхания стволов живых деревьев от температуры воздуха. В условиях, приближенных к климатической норме, зависимость между температурой воздуха и дыханием ствола была сильнее (т. е. выше  $Q_{10}$ ), чем в засуху. Несмотря на то, что изучаемые типы леса различаются по условиям увлажнения, продолжительная за-

суха, наблюдаемая в 2010 г., привела к подавлению дыхания стволов живых деревьев как в сложном ельнике, так и в определенной мере и сфагново-черничном.

*Исследования проведены при поддержке программы РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Goulden M.L., Munger J.W., Fan S.-M., Daube B.C., Wofsy S.C. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy // *Global Change Biol.* 1996. Vol. 2. P. 169–182.
2. Kurbatova J., C. Li, A. Varlagin, X. Xiao and N. Vygodskaya. Modeling Carbon Dynamics in Two Adjacent Spruce Forests with Different Soil Conditions in Russia. // *Biogosciences.* 2008. № 5. P. 969–980.
3. Vygodskaya, N. N., Schultze, E.-D., Tchepakova, N. M., Karpachevskii L.O., Kozlov, D. N., Sidorov, K. N., Parfenov, M. I., Abrazko, M. I., Shaposhnikov E.S., Solnzeva, O. N., Minaeva, T. Y., Jeltuchin, A. S., Wirth, C., Pugachevskii, A. V. Climatic control of stand thinning in unmanaged forests of the southern taiga in European Russia // *Tellus - Series B*, 2002. Vol. 54. № 5. P. 443–461.

### SCOTS PINE'S DEVELOPMENTAL STABILITY ESTIMATION: CORRELATION OF MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL INDICATORS UNDER SULFUR AND HEAVY METALS POLLUTION

*Terebova E.N., Evdokimova E.V.*

Petrozavodsk State University, Chair of botany and physiology of plants, Petrozavodsk, Russia. E-mail: eterebova@snw.ru

**Abstract.** We approved a technique of plant developmental stability estimation through the analysis of fluctuating asymmetry levels of Scots pine needles, which are growing in contaminated areas of the sulfur and heavy metals plant. There is observed the variability of FA levels of morphological trait that can be influenced by various reasons among which the most probable represents the influence of pollution on tree's photosynthetic functions.

### СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ: СВЯЗЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

*Теребова Е.Н., Евдокимова Е.В.*

Петрозаводский Государственный университет, кафедра ботаники и физиологии растений, г. Петрозаводск, Россия, E-mail: eterebova@snw.ru

На Европейском Севере России лесные экосистемы – важнейшие ресурсные сообщества, которые интенсивно подвергаются воздействию промышленного загрязнения. Основным источником загрязнения на северо-западе Карелии с 1982 г. является Костомукшский горно-обогатительный комбинат (ГОК), уровень загрязнения (полиметаллическая пыль, сернистый ангидрид) которого оценивается как слабый [1]. Техногенное влияние на популяции лесообразующих видов может быть оценено на уровне онтогенеза – по состоянию особей, характеризующему стабильностью развития. Под стабильностью или гомеостазом развития понимают способность генотипа создавать определенный фенотип в широком диапазоне условий. Высокий гомеостаз наблюдается при оптимальных условиях среды. Снижение гомеостаза происходит при отклонении от этих условий [5]. Оценка стабильности развития организмов возможна с различных позиций. В последнее время, наряду с физиолого-биохимическим подходом, активно применяется морфологический подход. При этом величина **флуктуирующей асимметрии (ФА)** различных признаков дает характеристику стабильности развития. ФА отражает результат неспособности организма развиваться в направлении его генетической траектории. Под ФА также понимают мелкие ненаправленные отклонения от симметричного состояния. Флуктуирующая асимметрия признаков позволяет выявить изменения состояния организма до появления явных признаков угнетения растения [3]. Это особенно актуально в условиях слабого промышленного загрязне-

ния, когда вариации метаболизма деревьев еще не приводят к интегральным изменениям морфологических параметров (снижение приростов, биомассы, продуктивности).

**Цель работы:** оценить стабильность развития сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по морфологическим и физиологическим показателям в условиях слабого промышленного загрязнения. Для этого отбирали хвою второго года жизни сосны обыкновенной, произрастающей в зоне влияния комбината (0,5 км на СВ) и контрольных условиях (13 км на СВ) в начале октября 2009 г. в фенофазу перехода в состояние покоя. Характеристика пробных площадей представлена в таблице 1. Определяли индекс ФА, согласно методике [3], содержание фотосинтетических пигментов – [2], азотных – [4] и фосфорных соединений – [1].

Таблица 1. Характеристика пробных площадей

Пробная площадь	Тип леса	Породный состав	Плотность древостоя м <sup>2</sup> *га <sup>-1</sup>	Высота дерева, м	Диаметр дерева, см	Возраст, лет
Зона загрязнения 0,5 км	Сосняк чернично-бруснично-зеленомошный	24С+10,5Б+13,5Е	12–16	11,2±1,7	34,1±10,3	35,9±4,5
Контроль, 13 км	Сосняк бруснично-зеленомошный	44,5С+10,5Б+6,5Е+2С	18–24,5	10,7±1,5	34,4±5,2	32,6±2,2

**Индекс флуктуирующей асимметрии.** Была выявлена достоверная зависимость между индексом флуктуирующей асимметрии, вычисленным по длине хвои второго года и расстояния до источника загрязнения. В зоне загрязнения индекс ФА равен  $0,018+0,001$ , а в контроле –  $0,010+0,001$ . Полученные данные свидетельствуют о снижении стабильности развития сосны обыкновенной в зоне влияния комбината. Нарушение стабильности развития имеет место при ухудшении состояния организма, но не является причиной его гибели. Более того, говоря об асимметрии как отклонении от строгой симметрии, предполагают, что величина этого отклонения отражает баланс между двумя противоположными процессами. Первый процесс – это случайные факторы, «шумы развития» или так называемый «онтогенетический шум». Второй процесс – реализация механизмов стабильности развития, которые ослабляют указанные шумы и снижают асимметрию. Причин наблюдаемой нестабильности несколько: фенотипическая изменчивость, генотипические различия и влияние средового, например антропогенного фактора [6, 10, 11]. Известно, что значительная доля общей фенотипической изменчивости (до 50 % и более) в природных популяциях может происходить именно от онтогенетического шума [5]. Таким образом, флуктуирующая асимметрия определяется как следствие несовершенства онтогенетических процессов и служит выражением особой формы изменчивости – внутрииндивидуального разнообразия (индивидуальная изменчивость) как проявления случайной изменчивости развития.

Для понимания механизмов нарушения стабильности развития, мы оценили количественные метаболические признаки ассимиляционного аппарата сосны по средним значениям, дисперсии и коэффициенту вариации в зависимости от фактора загрязнения.

**Содержание метаболитов.** Количество пигментов – хлорофилла «а», суммы хлорофилла «а» и «б», общего и лабильного фосфора, общего и белкового азота достоверно зависит от расстояния до источника загрязнения. При приближении к комбинату содержание этих метаболитов падает (табл. 2.). Зависимости между содержанием остальных метаболитов – неорганического, стабильного, кислотонерастворимого фосфора, небелкового азота, хлорофилла «а», каротиноидов и расстоянием до источника загрязнения выявлено не было.

Полученная метаболическая картина свидетельствует о начальных нарушениях физиологических процессов у сосны обыкновенной в зоне загрязнения. А именно, снижении почти в два раза дополнительного пигмента фотосинтеза – хлорофилла «б», на фоне постоянства хлорофилла «а» и каротиноидов, и, как следствие, снижение суммы хлорофиллов и увеличения отношения а/б. Последнее заключение указывает на преимущественное выцветание светособирающего комплекса по сравнению с хлорофилл-белковым комплексом фотосистем. Результатом нарушения фотоассимилирующей функции сосны явилось снижение процессов фотофосфорилирования (снижение количества лабильного фосфора). Как следствие, вариации фотосинтетических пигментов приводят к изменению активности фотосинтетического аппарата, скорости накопления ассимилятов и продуктов пластического обмена. Так, количе-



ство основных макроэлементов – азота и фосфора в хвое сосен со сниженной ассимиляционной функцией снижается на 10 %. (табл. 2). О начальных нарушениях метаболизма деревьев свидетельствует и то, что остальные фракции азотных и фосфорных соединений (стабильный фосфор – фосфорилированные сахара, кислотонерастворимый фосфор – фосфолипиды, нуклеиновые кислоты), по уменьшению которых можно говорить о необратимых деструктивных процессах, не изменялись в хвое сосен в условиях загрязнения. Коэффициент вариации и дисперсия таких метаболических признаков загрязненной хвои как содержание хлорофилла «а» и «b», «a+b» и каротиноидов имеют более высокие значения, чем в контроле (табл. 3). Обычно в условиях отсутствия загрязнения коэффициент вариации количественных признаков хвойных растений относительно невысокий и составляет 10–15 % [8]. Представленные факты свидетельствуют о высокой индивидуальной изменчивости содержания фотосинтетических пигментов хвои сосны в условиях загрязнения. Следовательно, учитывая, что выявленное нами увеличение ФА выражает внутрииндивидуальное разнообразие и тот факт, что индивидуальная изменчивость пигментов высокая, можно сделать вывод, что нарушение стабильности развития, в первую очередь, связано с нарушениями фотосинтетической функции сосен. В результате вероятно ухудшение такого процесса развития деревьев сосны обыкновенной, как рост.

Таблица 2. Содержание метаболитов в хвое сосны обыкновенной

Метаболиты		Расстояние до ГОКа	
		0,5 км (зона загрязнения)	13 км (контроль)
пигменты, мг/г	хлорофилл «b»	0,57±0,09	1,10±0,21
	хлорофилл «a+b»	1,43±0,17	2,09±0,27
фосфор, мг %	общий	131,95±2,91	142,42±5,76
	лабильный	2,22±0,43	6,14±1,45
азот, %	общий	1,18±0,03	1,27±0,02
	белковый	1,01±0,03	1,13±0,05

Таблица 3. Дисперсия и коэффициент вариации метаболических признаков хвои сосны обыкновенной

Показатель	Дисперсия		Показатель	Коэффициент вариации, %	
	0,5 км	13 км		0,5 км	13 км
хлорофилл «a»	0,066	0,021	хлорофилл «a»	29,60	14,09
хлорофилл «b»	0,035	0,030	хлорофилл «b»	54,25	23,45
хлорофилл «a+b»	0,108	0,045	хлорофилл «a+b»	30,73	15,32
каротиноиды	0,0005	0,0003	каротиноиды	31,46	24,85
общий азот	0,010	0,003	общий азот	8,70	4,60
белковый азот	0,011	0,012	белковый азот	10,35	9,90
общий фосфор	84,47	166,12	общий фосфор	6,95	9,05
лабильный фосфор	1,90	10,48	лабильный фосфор	62,04	52,73

Таблица 4. Биометрических показателей хвои сосны обыкновенной

Биометрические показатели		Расстояние до ГОКа	
		0,5 км (зона загрязнения)	13 км (контроль)
длина хвои, мм	2 год	37,08±1,92	40,01±2,29
	3 год	37,45±1,88	40,53±3,56
ширина хвои, мм	2 год	1,48±0,04	1,69±0,02
	3 год	1,47±0,04	1,66±0,06
высота хвои, мм	2 год	0,71±0,02	0,78±0,02
	3 год	0,71±0,01	0,78±0,02
масса 100 хвоинок, г	2 год	1,78±0,21	2,51±0,27
	3 год	1,75±0,217	2,47±0,271

**Биометрические показатели.** Выявлена достоверная зависимость между биометрическими показателями (ширина, высота хвои, масса хвои) деревьев сосны и расстоянием до ГОКа. (табл. 4). Все изученные биометрические показатели хвои были значительно ниже у сосен, произрастающих в условиях загрязнения (табл. 4). Так, ширина хвои второго года жизни уменьшается на 13 %, третьего года – на 27 %, длина хвои и масса 100 хвоинок второго и третьего годов жизни уменьша-

ется на 9 и 29 %, соответственно. Следовательно, нарушение стабильности развития проявляется в снижении ростовых процессов хвои. В то же время достоверной зависимости между высотой и диаметром деревьев и расстоянием до комбината выявлено не было.

**Индекс ФА и содержание метаболитов.** Итак, нами было показано, что в условиях загрязнения происходит увеличение флуктуирующей асимметрии. Этот факт свидетельствует о нарушении стабильности развития сосны обыкновенной. Известно, что показатель ФА является комплексной величиной, которая отражает влияние совокупного влияния факторов (генотипических, средовых). Поэтому логично наличие связи метаболических признаков от величины ФА хвои сосен. Установлено, что существует отрицательная связь между содержанием пигментов и индексом ФА; положительная связь между содержанием общего азота, общего фосфора и основными фракциями фосфорных соединений (неорганический, стабильный, лабильный) и индексом ФА. Коэффициенты корреляции высокие: 0,6–0,7 (табл. 5). Таким образом, нарушение стабильности развития сосны может быть связано со снижением фотосинтетических пигментов и увеличением основных метаболитов в хвое. Напротив, ранее в наших исследованиях (после 15 лет работы комбината), обсуждался стимулирующий эффект выбросов ГОКа на физиологические процессы сосны и как следствие – увеличение содержания основных метаболитов [9], фотосинтетических пигментов [7] и продуктивности деревьев сосны обыкновенной на участках, ближайших к комбинату.

Таблица 5. Корреляционный анализ зависимости между содержанием метаболитов и величиной флуктуирующей асимметрии хвои сосны обыкновенной

Метаболиты		Коэффициент корреляции (r)	p-Value
пигменты, мг/г	хлорофилл «а»	-0,63	0,1186
	хлорофилл «а+в»	-0,62	0,1265
	каротиноиды	-0,64	0,0475
фосфор, мг %	общий	0,75	0,0133
	неорганический	0,56	0,0913
	органический	0,73	0,0172
	лабильный	0,73	0,0174
	стабильный	0,63	0,0513
азот, %	общий	0,55	0,0984

**Заключение.** Нами была сделана попытка оценить стабильность развития сосны обыкновенной в зоне слабого промышленного загрязнения по величине случайной изменчивости развития – флуктуирующей асимметрии хвои. Полученные данные свидетельствуют о снижении стабильности развития сосны обыкновенной в зоне влияния комбината. При этом оказалось, что ФА является чувствительным показателем изменения функционального состояния растений, так как выявлены корреляции индекса ФА от содержания фотосинтетических пигментов и метаболитов в хвое загрязненных сосен (от расстояния до комбината аналогичные зависимости не выявлены). Оценка уровня внутрииндивидуальной изменчивости дала основание предположить, что нарушение стабильности развития первоначально связано с реакцией фотосинтетических пигментов на загрязнение. Вариации пигментного аппарата приводят к нарушению процессов фотофосфорилирования (снижение лабильного фосфора) в хвое и, возможно, к снижению синтеза фотоассимилятов. Дальнейшие процессы нарушения развития загрязненных сосен связаны с накоплением основных метаболитов в хвое (общий азот, фосфор, неорганический, лабильный, стабильный фосфор). Эта функциональная реакция метаболизма может иметь несколько причин: из-за нарушения функции фотосинтеза затрудняется отток ассимилятов в зоны потребления, поддержание гомеостаза основных химических элементов на фоне снижения пигментов за счёт увеличения основных метаболитов, накопление высокоэнергетических соединений для репарации повреждений, и, наконец, накопление высокомолекулярных соединений при подготовке сосен к периоду покоя. Однозначно можно сказать, что высокий метаболический статус хвои при изменении развития не связан с отмеченной нами ранее активацией анаболических процессов хвои серой и тяжелыми металлами, так как не происходит увеличение продуктивности растений. Напротив, нами было доказано снижение длины и массы хвои загрязненных сосен. Таким образом, оценка флуктуирующей асимметрии позволила выявить связи между морфологическими и физиологическими показателями хвои сосны обыкновенной и оценить возможные изменения стабильности развития сосны обыкновенной в условиях слабого промышленного загрязнения серой и тяжелыми металлами.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Габукова В.В. Фосфорный обмен у сосны на Севере. Петрозаводск. 1989. 195 с.
2. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу / Под ред. Проф. И.П.Ермакова. М.: Издательский центр «Академия». 2003. 256 с.
3. Гавриков Д.Е., Баранов С.Г. Методика развития стабильности развития на примере берёзы (*Betula pendula*) // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН, 2006. № 2 948. С.13–17.
4. Гирс Г.И. К методике определения общего и белкового азота в растительных тканях // Исследование обмена веществ в древесных растениях. Новосибирск: Наука, 1985. С.40–45.
5. Захаров В.М., Жданова И.И., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.И. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.
6. Крайнева И.И., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.
7. Сазонова Т.А., Теребова Е.И., Галибина И.А., Таланова Т.Ю. Оценка функционального состояния *Pinus sylvestris* L. в условиях слабого загрязнения // Биологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск, 2001. С.157–175.
8. Теребова Е.И., Галибина И.А., Сазонова Т.А., Таланова Т.Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. № 1. С.73–77.
9. Теребова Е.И., Сазонова Т.А., Галибина И.А. Состояние хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях промышленного загрязнения (Костомукшского ГОК, респ. Карелия) // Растительные ресурсы. 2008. Т. 44. № 2. С. 56–68.
10. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses revisited / A.R. Palmer, C. Strobeck // In Developmental Instability (DI): Causes and Consequences / Ed. M. Polak. – Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 279–319.
11. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns / A.R. Palmer, C. Strobeck // Ann. rev. ecol. syst. 1986. Vol. 17. P. 391–421.

## EFFECT OF LOW TEMPERATURE ON GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WINTER AND SPRING WHEAT PLANTS

Titov A. F., Venzhik Yu. V., Talanova V.V., Nazarkina E.A.

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, E-mail: titov@krc.karelia.ru

Abstract. The dynamics of some parameters of leaf growth and photosynthetic apparatus activity of winter and spring wheat plants at temperature of 4°C were studied. At first day of cooling we demonstrated the leaf growth retardation and decrease of chlorophyll content and electron transport as well as increase in nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in winter wheat plants. Then cold resistance of leaf cells of winter wheat increased, the rate of electron transport stabilized, chlorophyll content and nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence increased, and plant growth was resumed. The spring wheat characterized the lower tolerance level, changes in photosynthetic apparatus and leaf growth at temperature of 4°C.

## ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ И ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Титов А.Ф., Венжик Ю.В., Таланова В.В., Назаркина Е.А.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии Карельского научного центра РАН, 185910, Петрозаводск, Пуупкинская ул., 11, E-mail: titov@krc.karelia.ru

В условиях Севера дефицит тепла, обусловленный низкими температурами воздуха и почвы, во многих случаях выступает главным фактором, лимитирующим продуктивность культурных растений [8]. Поэтому способность поддерживать активный рост, фотосинтез и другие процессы, участвующие в формировании продуктивности, является важной характеристикой культивируемых видов и сортов. Учитывая это, нами проведено изучение влияния пониженной температуры на рост листьев и ряд показателей активности фотосинтетического аппарата проростков озимой и яровой пшеницы, различающихся по холодоустойчивости.

Опыты проводили на проростках озимой и яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), соответственно, сортов Московская 39 и Ленинградская 97, которые выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе Кнопа в камере искусственного климата при температуре воздуха 22°C, его относительной влажности 60–70 %, освещенности 10 клк, фотопериоде 14 ч. Затем недельные проростки в течение 7 сут. подвергали воздействию температуры 4°C, сохраняя прочие условия неизменными.

В качестве показателя, характеризующего скорость роста ассимилирующей поверхности, использовали площадь листовой пластинки, которую определяли по [1]. Холодоустойчивость проростков оценивали по температуре ( $LT_{50}$ ), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высевок после их 5-минутного промораживания в микрохолодильнике [2]. Жизнеспособность клеток определяли с помощью светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Россия). Измерение флуоресценции хлорофилла проводили с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). Листья предварительно адаптировали в течение 15 мин. к темноте. Определяли следующие параметры индуцированной флуоресценции хлорофилла:  $F_v/F_m$  – максимальный квантовый выход фотохимической активности фотосистемы II (ФСII);  $qN$  – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции;  $E/TR$  – скорость транспорта электронов в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) [11]. Содержание хлорофиллов определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия) в спиртовой вытяжке [3]. Повторность при оценке устойчивости и других физиологических показателей составила в пределах одного варианта 3–6, а при анализе ростовых показателей – 30–60. В статье приводятся данные, являющиеся средними по двум независимым опытам.

Проведенные исследования показали, что в начальный период действия (1 сут.) температуры 4°C происходит полное прекращение роста листьев и у озимой, и у яровой пшеницы (табл. 1). Однако через 2 сут. у озимой пшеницы наблюдалось восстановление роста, и к концу эксперимента (на 7-е сут.) площадь листа у нее превышала исходный уровень на 34 %. У яровой пшеницы ингибирование роста было более сильным, в результате чего он частично возобновлялся только через 4 сут. действия холода, и к концу опыта площадь листа увеличивалась лишь на 13 %.

Таблица 1. Влияние температуры 4°C на рост и устойчивость к промораживанию листьев проростков озимой и яровой пшеницы

Показатель	Пшеница	Исходный уровень показателя (при 22°C)	Значение показателя по отношению к исходному уровню, %				
			экспозиция при 4°C, сут				
			1	2	3	4	7
Площадь листа, мм <sup>2</sup>	озимая	220±8	100	108*	114*	111*	134*
	яровая	256±10	100	104	104	108*	113*
Устойчивость клеток к промораживанию ( $LT_{50}$ ), °C	озимая	-5,6±0,1	141*	152*	150*	161*	155*
	яровая	-5,5±0,1	112*	118*	121*	125*	125*

\* отличия от исходного уровня (22°C) достоверны при  $P < 0,05$

Одновременно с этим у озимой пшеницы уже через 1 сут. от начала действия холода значительно возрастала устойчивость клеток листьев к промораживанию, на 2–3 сут. она достигала своего максимального значения и в дальнейшем сохранялась на достигнутом уровне (табл. 1). У яровой пшеницы холодоустойчивость повышалась заметно медленнее, достигала максимума только через 4–7 сут. закалывания, а ее прирост по сравнению с исходным уровнем был существенно меньшим, чем у озимой пшеницы.

Наряду с ростом устойчивости в листьях пшеницы под влиянием холода происходил целый комплекс изменений в фотосинтетическом аппарате (табл. 2). В частности, у озимой пшеницы через 3–7 сут. воздействия температуры 4°C повышалось содержание хлорофиллов в листьях. В отличие от этого, у яровой пшеницы содержание хлорофиллов в листьях в течение всего периода действия низкой температуры было снижено.

Одновременно с этим уже через 1–2 сут. воздействия холода у озимой пшеницы отмечено увеличение коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, а через 4–7 сут. он повышался более, чем на 30 %. У яровой пшеницы достоверных изменений этого показателя

в течение первых 4-х сут. действия температуры 4°C не выявлено и только через 7 сут. зафиксировано его повышение, хотя и меньшее, чем у озимой пшеницы.

Таблица 2. Влияние температуры 4°C на фотосинтетический аппарат проростков озимой и яровой пшеницы

Показатель	Пшеница	Исходный уровень показателя (при 22°C)	Значение показателя по отношению к исходному уровню, %				
			экспозиция при 4°C, сут				
			1	2	3	4	7
Содержание хлорофиллов (a+b), мг/г сырой массы	озимая	1,22±0,02	98	103	106*	114*	112*
	яровая	1,38±0,04	93*	89*	91*	95	78*
Коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, qN	озимая	0,56±0,01	111*	118*	125*	125*	134*
	яровая	0,52±0,01	102	100	102	100	123*
Скорость транспорта электронов в ЭТЦ, ETR	озимая	103,8±2,0	96	85*	84*	83*	83*
	яровая	94,1±1,9	111*	109*	98	94	88*
Максимальный квантовый выход фотохимической активности фотосистемы II, Fv/Fm	озимая	0,75±0,01	92*	93*	84*	83*	87*
	яровая	0,71±0,01	93	96	101	101	104

\* отличия от исходного уровня (22°C) достоверны при P<0,05

Под влиянием холода у озимой и яровой пшеницы происходило небольшое снижение скорости транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов, наиболее заметное через 4–7 сут. Пониженная температура также вызывала у озимой пшеницы некоторое уменьшение максимального квантового выхода фотохимической активности фотосистемы II, в то время как у яровой пшеницы этот показатель достоверно не изменялся.

Таким образом, полное прекращение роста листа наблюдалось у проростков озимой пшеницы только в течение первых суток закалывания. В дальнейшем зафиксирован медленный рост листа, и в результате к концу опыта (через 7 сут.) проростки превышали по площади листа исходный уровень примерно на треть. Эти данные подтверждают точку зрения, согласно которой поддержание активной работы фотосинтетического аппарата у озимых злаков в период действия пониженных температур осуществляется на фоне торможения ростовых процессов [5, 11]. Подобное торможение роста является защитно-приспособительной реакцией, поскольку способствует преобладанию донорной функции (фотосинтез) над акцепторной (рост) [6]. Это, в свою очередь, приводит к сдвигу метаболизма в сторону усиления синтеза высокомолекулярных соединений (углеводов, липидов) и благоприятствует повышению холодоустойчивости [4, 9]. Очевидно, изменения в активности фотосинтетического аппарата, произошедшие под влиянием пониженной температуры, способствовали возобновлению роста при более продолжительном ее действии.

Результаты исследований также показали, что под влиянием пониженной температуры у проростков пшеницы происходят значительные изменения в фотосинтетическом аппарате, по крайней мере, часть из которых носит адаптивный характер. Так, стабилизация пигментных комплексов и увеличение содержания хлорофиллов поддерживают работу фотосистемы II в условиях действия низкой температуры [13]. Повышение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, связанное с рассеиванием избыточной энергии света в виде теплового излучения [10], выступит своеобразным механизмом защиты фотосистемы II [7]. Отмеченное снижение других показателей деятельности фотосинтетического аппарата (скорость электронного транспорта и максимальная эффективность фотосистемы II) в целом не было значительным, и даже спустя 7 сут. от начала действия холода они сохранялись на уровне, превышающем 80 % от исходных значений. Эти данные подтверждают, что для растений, выращиваемых в условиях пониженных температур, способность поддерживать относительно высокую интенсивность фотосинтеза очень важна [11], так как позволяет им накапливать пластические вещества, необходимые как для холодовой адаптации, так и для поддержания ростовых процессов [4, 9].

В целом можно заключить, что под влиянием пониженной температуры у проростков озимой пшеницы происходит не только ингибирование роста и увеличение устойчивости, но и целый комплекс изменений в фотосинтетическом аппарате. В частности, наблюдается увеличение нефотохи-

мического тушения флуоресценции хлорофилла, происходит стабилизация скорости электронного транспорта, увеличение содержания хлорофилла и возобновление роста листовой пластинки. Очевидно, эти изменения и новая функциональная организация фотосинтетического аппарата позволяют растениям озимой пшеницы успешно переносить неблагоприятный период времени и даже возобновлять и поддерживать рост. В отличие от этого, адаптивные возможности у яровой пшеницы оказались более ограниченными, что, в частности, выразалось в более медленном и меньшем по величине приросте холодоустойчивости, а также в отсутствии значительных изменений в активности фотосинтетического аппарата, что приводило к заметному торможению роста в условиях действия пониженной температуры.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00650а).*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Аликеев В.В., Кутузов Ф.Ф. Новый способ определения площади листовой пластинки у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 44. Вып. 8. С. 375–377.
2. Балагурова И.И., Дроздов С.И., Хилков И.И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Изд-во КФАН СССР. 1982. 6 с.
3. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 241 с.
4. Климов С.В. Холодовое закаливание растений – результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Известия РАН. Серия биологическая. 2003. № 1. С. 57–62.
5. Климов С.В., Астахова В.Н., Давыденко С.В., Трунова Т.И. Влияние холода на функцию и структуру фотосинтетического аппарата озимой пшеницы и ржи // Физиология растений. 1992. Т. 324. № 6. С. 1339–1344.
6. Климов С.В., Астахова В.Н., Трунова Т.И. Связь холодоустойчивости растений с фотосинтезом // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 879–886.
7. Мокронос А. Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия. 2006. 446 с.
8. Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата. СПб.: Наука, 2010. 231 с.
9. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 2007. 54 с.
10. Demmig-Adams B., Adams W. W. Photoprotection in an ecological context: the re-markable complexity of thermal energy dissipation // New Phytol. 2006. Vol. 172. P. 11–21.
11. Hurry V. M., Strand A., Tobiasson M., Gardeström P., Öquist G. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism and carbohydrate content // Plant Physiol. 1995. Vol. 109. P. 697–706.
12. Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 659–668.
13. Oliveria J. G., Alves P. L., Magalhães A. C. The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments // Brazil. J. Plant Physiol. 2002. Vol. 14. P. 95–104.
14. Yamasaki T., Yamakawa T., Yamane Yo., Koike H., Satoh K., Katoh S. Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat // Plant Physiol. 2002. Vol. 128. P. 1087–1097.

## EPIGENETIC ADAPTATION: ONTOGENETIC AND TRANSGENERATIONAL ASPECTS

*Vaiserman A.M.*

Institute of Gerontology, Academy of Medical Sciences of Ukraine, 04114 Kiev, Vyshgorodskaya St., 67;

E-mail: vaiserman@geront.kiev.ua

**Abstract.** In a large number of studies, it has been demonstrated that organism is most sensitive to various environmental influences during early development. These influences lead to permanent changes in the structure and function of certain organs and systems. It is assumed that the basic molecular mechanism of such «ontogenetic programming» are epigenetic modifications (changes in genetic expression that are not accompanied by changes in DNA structure). The environmental stress can induce specific and predictable epigenetic changes that eventually result in an adaptive response to the stimulus. Early-life

epigenetic adaptations usually are predictive and allow the organism to better suit the future environmental conditions. Where there is a match between the predicted and actual adult life conditions, these predictive adaptive responses are appropriate and assist survival. Where the prediction is incorrect, however, the organism is left with a postnatal physiology that is mismatched and inappropriate, putting it at increased risk of diseases. This review discusses the mechanisms of epigenetic regulation of gene expression, as well as their possible role in the ontogenetic programming and predictive adaptive response.

## ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ: ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ТРАНСГЕНЕРАЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

*Вайсерман А.М.*

ГУ «Институт геронтологии» АМН Украины 04114 Киев, ул. Вышгородская, д. 67  
E-mail: vaiserman@geront.kiev.ua

До недавнего времени предполагалось, что риск возникновения тех или иных патологических отклонений зависит от генетической предрасположенности, реализующейся при воздействии определенных средовых факторов, являющихся триггерами патологических процессов (включая доступность пищевых ресурсов, инфекции, физическую активность, социальное поведение и др.). Доминировало мнение, что на генетическом уровне предрасположенность к заболеваниям зависит от изменений линейной структуры ДНК в результате мутаций (делаций, тамблемных дупликаций, амплификаций генов и т. д.) генов [26, 46]. Однако в последние годы накоплено большое количество данных, свидетельствующих о том, что риск возникновения заболеваний не может быть сведен только к определенным генетическим детерминантам. Средовые факторы могут оказывать влияние на генетическую экспрессию, индуцируя определенные эпигенетические изменения. К эпигенетическим модификациям относят митотически (иногда – и мейотически) наследуемые изменения экспрессии генов, не сопровождающиеся изменением последовательности нуклеотидов в составе ДНК. В отличие от первичной структуры ДНК организма, которая окончательно фиксируется в процессе оплодотворения и в дальнейшем может изменяться только за счет мутаций, эпигенетические метки достаточно динамичны, крайне чувствительны к различным средовым влияниям и могут изменяться на протяжении всей жизни [15, 24, 25]. Индуцированные средовыми воздействиями эпигенетические изменения ДНК могут быть адаптивными, обуславливающими лучшее функционирование организма в изменяющемся окружении [30], но могут также являться причиной возникновения различных заболеваний [23, 45].

Существенный вклад в рассматриваемую проблему внес английский исследователь Конрад Уоддингтон, автор ряда концепций зародышевого развития [8, 9]. Ему же принадлежит термин «эпигенетика», введенный в 40-х годах XX столетия для описания изменений экспрессии генов в ходе развития. Уоддингтон подвергал куколок дрозофил тепловому шоку и наблюдал изменение паттернов жилкования крыльев у взрослых мух [49]. Измененные фенотипы воспроизводились в популяции на протяжении долгого времени после устранения индуцировавшего их стимула, что дало возможность предположить, что воздействие определенного средового фактора на протяжении критических периодов развития может продуцировать фенотипические изменения, которые сохраняются на протяжении всей жизни и даже могут переходить в последующие поколения. Уоддингтон назвал этот феномен «генетической ассимиляцией». В современной литературе чаще используют термин «эпигенетика». Эпигенетику можно определить как процесс взаимодействия генотипа организма со средой при формировании фенотипа. Нужно отметить, что многие исследователи до сих пор относятся к эпигенетике скептически, поскольку в ее рамках допускается вероятность нongenомного наследования в качестве адаптивного ответа на средовые изменения, что противоречит доминирующей в настоящее время геноцентрической парадигме [28, 35].

*Механизмы эпигенетического регулирования.* Изучение эпигенетических механизмов – активно развивающаяся в последние годы область научных исследований. Основными механизмами эпигенетического контроля считаются метилирование ДНК, ремоделирование хроматина, регуляция на уровне РНК (в частности, РНК-интерференция), прионизация белков и инактивация X-хромосом [18, 22, 41]. Наиболее хорошо изученным к настоящему времени эпигенетическим механизмом является метилирование цитозиновых оснований ДНК [2, 32]. Начало интенсивным исследованиям роли метилирования в

роли регуляции генетической экспрессии было положено еще в 70-е годы прошлого века пионерскими работами Ванюшина Б.Ф. и Бердышева Г.Д. с соавт. [1, 3–6]. Процесс метилирования ДНК заключается в присоединении метильной группы к цитозину в составе CpG-динуклеотида в позиции С5 цитозинового кольца [14, 16]. Метилирование ДНК в основном присуще эукариотам. У человека метилировано около 1 % геномной ДНК. За процесс метилирования ДНК отвечают три фермента, называемые ДНК-метилтрансферазами 1, 3a и 3b [(DNMT1, DNMT3a и DNMT3b, соответственно). Предполагается, что DNMT3a и DNMT3b – это *de novo* метилтрансферазы, которые осуществляют формирование паттерна метилирования ДНК на ранних стадиях развития, а DNMT1 осуществляет метилирование ДНК на более поздних этапах жизни организма. Функция метилирования заключается в активации/инактивации гена. Метилирование приводит к подавлению активности гена, а деметилирование – к его активации. Показано, что даже незначительные изменения в уровне метилирования ДНК могут существенно изменять уровень генетической экспрессии [33]. Как отмечал в 1989 году Р. Холлидей, метильная группа выполняет роль «предохранителя». Чем меньше метильных групп – тем более клетка дифференцирована. Чем выше степень метилирования ДНК, тем ниже степень дифференцировки, тем клетка моложе [31]. Классическим примером деметилирования, широко упоминаемым в литературе, является онтогенез некоторых видов лососевых рыб. Практически мгновенное старение рыб этого вида непосредственно после нереста сопровождается массивным деметилированием ДНК. Другим, достаточно хорошо изученным эпигенетическим механизмом, является модификация гистонов. Одними из наиболее изученных являются пост-трансляционные модификации N-концевых хвостиков гистонов путем их ацетилирования. Сниженная аффинитивность (средство) ацетилированных гистонов с ДНК приводит к разрыхлению структуры хроматина и, соответственно, к увеличению транскрипционной активности генов. Напротив, деацетилирование гистонов ассоциировано со снижением транскрипционной активности и гетерохроматизацией. Модификация гистонов и метилирование ДНК совместно определяют особенности упаковки хроматина, от которой, в свою очередь, зависит то, какие гены или наборы генов транскрибируются. Однако до сих пор не выяснено, влияют ли средовые факторы на «гистоновый код» и на метилирование ДНК сходным образом. В последнее время большое внимание привлечено к изучению роли в процессах регуляции генетической активности малых интерферирующих РНК (si-RNA) [39]. Интерферирующие РНК могут изменять стабильность и трансляцию м-РНК путем моделирования функций полисом и структуры хроматина.

*Эпигенетика и развитие.* Метилирование является очень динамичным процессом, особенно на протяжении раннего эмбриогенеза. Процессы, связанные с ним, определяют инактивацию X-хромосом, геномный импринтинг и клеточную дифференцировку. Механизмы глобального эпигенетического перепрограммирования генома клетки в процессе клеточного цикла хорошо изучены в экспериментальных исследованиях, осуществленных на клеточных культурах [37, 40]. В ходе индивидуального развития млекопитающих первоначально метилированные геномы сперматозоидов и яйцеклеток уже к началу восьмиклеточной стадии бластоцитов подвергаются глобальному деметилированию. На стадии имплантации эмбриона паттерны метилирования восстанавливаются *de novo*. На протяжении жизни взрослого организма паттерны метилирования специфичны для каждого типа клеток и тканей. Показано, однако, что изменения метилирования ДНК могут происходить даже в полностью дифференцированных постмитотических клетках. Например, в нейронах были выявлены модификации метилирования ДНК, связанные с напряженной мозговой деятельностью (обучением, запоминанием и т. д.) [38]. Искажение этих паттернов во взрослой жизни связано со старением и развитием заболеваний [34].

В большом количестве работ получены подтверждения того, что индуцированные воздействием определенных средовых стимулов эпигенетические изменения являются наследуемыми. Эпигенетические метки могут переноситься не только в дочерние клетки в ходе соматических делений, но в некоторых случаях они сохраняются в ходе эпигенетического ремоделирования в процессе гаметогенеза и раннего эмбриогенеза и могут быть перенесены от предков к потомкам [36, 43]. Этот процесс был неоднократно продемонстрирован в экспериментальных исследованиях, но существуют также доказательства перенесения эпигенетических маркеров в следующие поколения и для человека [44]. Таким образом, эпигенетические модификации могут наследоваться как в ходе митотических, так и мейотических делений [42].



**Прогностический адаптивный ответ.** Во многих работах выявлено, что организм наиболее чувствителен к внешним воздействиям (включая гипоксию, инфекции, гормональное воздействие, влияние химических препаратов и токсинов) на протяжении раннего развития. Эти воздействия приводят к тому, что изменения на протяжении критических периодов созревания, связанные с онтогенетической пластичностью, приводят к перманентным изменениям в структуре и функции определенных органов и систем организма [20, 50]. Этот процесс «онтогенетического программирования» или «импринтинга» [27, 28] является адаптивным, поскольку позволяет осуществлять подготовку организма к ожидающим его в будущем средовым условиям [21, 27, 28]. Глюкман и Хансон назвали подобный вид адаптации «прогностическим адаптивным ответом» (predictive adaptive response - PAR) [27]. В соответствии с концепцией PAR, если условия обитания до и после рождения совпадают, его реализация приводит к увеличению приспособленности организма. Если же эти условия отличаются (прогноз оказывается неверным), это может впоследствии приводить к возникновению различных патологий [27, 51]. Так, если внутриутробное развитие людей происходит при качественно или количественно неполноценном питании, они рождаются со сниженным весом и измененным обменом веществ. Люди с подобным «запасливым» (thrifty) типом метаболизма лучше выживают в условиях голодания, однако в условиях полноценного питания быстро набирают вес и впоследствии склонны к различным проявлениям метаболического синдрома [12]. Последний сценарий в наши дни становится все более распространенным, поскольку изменения стиля жизни, произошедшие в последние годы, часто находятся в конфликте с программируемыми на протяжении раннего развития прогностическими адаптивными изменениями.

Многие авторы считают, что основным молекулярным механизмом прогностического адаптивного ответа являются изменения, происходящие на эпигенетическом уровне. Так, Тешенткс с соавт. обнаружили, что, если яйца домашних птиц во время инкубации подвергать температурному стрессу, вылупляющиеся птицы демонстрируют на протяжении всей последующей жизни изменения в термосенситивности нейронов гипоталамуса. Авторы связывают эти изменения с возникновением у стрессированных птиц эпигенетической температурной адаптации [47, 48]. Нарушения, происходящие в эпигеноме («эпимутации») [32] являются причиной развития многих заболеваний [21, 28]. Предполагается, что эпимутации возникают в 100 раз чаще, чем генетические мутации [13, 29]. Они могут возникать как случайно, так и специфическим образом в ответ на определенные изменения среды. Наибольшее количество эпимутаций возникает на ранних этапах развития, сопровождающихся быстрым клеточным ростом и эпигенетическим ремоделированием. Во многих исследованиях показано, что предрасположенность к ряду возраст-зависимых заболеваний зависит от условий раннего онтогенеза. В большом количестве работ, осуществленных в разных странах, подтверждены ассоциации между низким весом при рождении и повышенным риском коронарных заболеваний сердца, гипертензии, инсульта, депрессии, диабета 2 типа и остеопороза на поздних этапах жизни [21, 27, 28]. Авторы данных исследований высказывают мнение, что выявленные ими ассоциации в значительной степени зависят от процессов, происходящих на эпигенетическом уровне. Таким образом, предрасположенность к заболеваниям является результатом комплексного взаимодействия между генетическими факторами и эпигенетическими маркерами, фиксирующимися в эпигеноме в ответ на воздействие определенных эндогенных и экзогенных факторов [35].

**Трансгенерационные эффекты.** В ряде исследований на различных модельных организмах показано, что возможна и трансгенерационная передача индуцированных в раннем онтогенезе изменений, свидетельствующая о возможной роли в онтогенетическом программировании эпигенетических процессов. Так, исследования на мышах показали, что длительное влияние антиандрогена винклозолина ассоциируется с изменениями в характере метилирования ДНК некоторых генов [17] и уменьшенной фертильностью потомков мужского пола на протяжении нескольких поколений [10]. В серии недавних исследований обнаружено, что внутриутробное воздействие на самцов мышей винклозолина индуцирует эпигенетические изменения, которые могут воспроизводиться на протяжении четырех поколений [10, 11, 19]. Эти эпигенетические модификации определенных последовательностей ДНК коррелируют ослаблением сперматогенеза и сниженной фертильностью у взрослых животных [10], отклонениями в простате, легких, почках,

яичках и иммунной системе [11], а также с измененным половым поведением [19]. В нашем исследовании на *Drosophila melanogaster* обнаружена возможность трансгенерационного переноса изменений, индуцированных рентгеновским облучением мух на ранних этапах онтогенеза [7]. В этой экспериментальной серии облучение в дозах 0,25–0,75 Гр привело к уменьшению массы тела и повышению локомоторной активности имаго. При облучении в дозе 0,5 Гр у самцов выявлено увеличение устойчивости к голоданию и тепловому шоку. Облучение в дозах 0,25; 0,5 и 1 Гр привело к увеличению средней продолжительности жизни самцов и в дозе 0,25 Гр – максимальной продолжительности жизни самок. Подобные тенденции выявлены и в поколении F<sub>1</sub>: потомки облученных на стадии яйца родителей имели меньшую массу тела и большую локомоторную активность, чем потомки необлученных родителей. В ряде случаев у потомков облученных родителей в поколении F<sub>1</sub> выявлен гормезис (стимулирующий эффект) в отношении параметров стресс-резистентности и продолжительности жизни. Полученные данные позволяют предположить, что существует вероятность долговременного сохранения (с возможным переносом в поколение F<sub>1</sub>) индуцированных стрессом в раннем онтогенезе изменений спектра адаптивных реакций. Возможность переноса в поколение F<sub>1</sub> индуцированных стрессами изменений паттерна адаптивных реакций организма позволяет предположить, что основным «кандидатом» на роль переносчика информации о перенесенных воздействиях является молекула ДНК и ассоциированные с ней структуры. Полученные данные свидетельствуют о том, что на ранних этапах развития возможна корректировка эпигенотипа клеток эмбриона к актуальному окружению и долгосрочное сохранение таких эпигенетических изменений, в том числе и в последующих поколениях. Улучшение параметров, характеризующих жизнеспособность, а также увеличение продолжительности жизни потомков облученных насекомых свидетельствует о том, что подобные трансгенерационные эффекты могут иметь адаптивное значение.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ванюшин Б.Ф. Метилирование ДНК в клетках различных организмов // Успехи соврем. биологии. 1974. Т. 77. № 2. С. 68–90.
2. Ванюшин Б.Ф. Метилирование ДНК и эпигенетика // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1186–1199.
3. Ванюшин Б.Ф., Бердышев Г.Д. Молекулярно-генетические механизмы старения. М.: Медицина, 1977. 295 с.
4. Ванюшин Б.Ф., Зиньковская Г.Г., Бердышев Г.Д. Возрастное уменьшение уровня метилирования ДНК у крупного рогатого скота // Молекулярная биология. 1980. Т. 14. С. 857–866.
5. Ванюшин Б.Ф., Романенко Е.Б. Изменение метилирования ДНК крыс в онтогенезе и под влиянием гидрокортизона // Биохимия. 1979. Т. 44. С. 78–85.
6. Ванюшин Б.Ф., Тушмалова Н.А., Гуськова Л.В. Метилирование ДНК мозга как показатель участия генома в механизмах индивидуально приобретенной памяти // Докл. Акад. наук СССР. 1974. Т. 219. С. 742–744.
7. Кошель Н.М., Вайсерман А.М., Войтенко В.П. Влияние облучения на стадии яйца на жизнеспособность и продолжительность жизни имаго *Drosophila melanogaster* и их потомков // Пробл. старения и долголетия. 1999. Т. 8. № 1. С. 16–21.
8. Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964.
9. Уоддингтон К. Организаторы и гены. М.: ИЛ, 1947.
10. Anway M.D., Cupp A.S., Uzumcu M., Skinner M.K. Epigenetic transgenerational actions of endocrine disruptors and male fertility // Science. 2005. Vol. 308. P. 1466–1469.
11. Anway M.D., Leathers C., Skinner M.K. Endocrine disruptor vinclozolin induced epigenetic transgenerational adult onset disease // Endocrinology. 2006. Vol. 147. P. 5515–5523.
12. Bateson P., Barker D., Clutton-Brock T., Deb D., D'Udine B., Foley R.A., Gluckman P., Godfrey K., Kirkwood T., Lahr M.M., McNamara J., Metcalfe N.B., Monaghan P., Spencer H.G., Sultan S.E. Developmental plasticity and human health // Nature. 2004. Vol. 430. P. 419–421.
13. Bennett-Baker P.E., Wilkowski J., Burke D.T. Age-associated activation of epigenetically repressed genes in the mouse // Genetics. 2003. Vol. 165. P. 2055–2062.
14. Bird A. Perceptions of epigenetics // Nature. 2007. Vol. 447. P. 396–398.
15. Bjornsson H.T., Sigurdsson M.I., Fallin M.D. et al. Intra-individual change over time in DNA methylation with familial clustering // JAMA. 2008. Vol. 299. P. 2877–2883.
16. Chandler V.L. «Paramutation: from maize to mice» // Cell. 2007. Vol. 128. P. 641–645.

17. *Chang H.S., Anway M.D., Rekow S.S., Skinner M.K.* Transgenerational epigenetic imprinting of the male germline by endocrine disruptor exposure during gonadal sex determination // *Endocrinology*. 2006. Vol. 147. P. 5524–5541.
18. *Cheung P., Lau P.* Epigenetic regulation by histone methylation and histone variants // *Mol. Endocrinol.* 2005. Vol. 19. P. 563–573.
19. *Crews D., Gore A.C., Hsu T.S., Dangleben N.L., Spinetta M., Schallert T., Anway M.D., Skinner M.K.* Transgenerational epigenetic imprints on mate preference // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. Vol. 104. P. 5942–5946.
20. *Delcuve G.P., Rastegar M., Davie J.R.* Epigenetic control // *J. Cell Physiol.* 2009. Vol. 219. P. 243–250.
21. *Dolinoy D.C., Weidman J.R., Jirtle R.L.* Epigenetic gene regulation: linking early developmental environment to adult disease // *Reprod. Toxicol.* 2007. Vol. 23. P. 297–307.
22. *Esteller M.* Aberrant DNA methylation as a cancer-inducing mechanism // *Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol.* 2005. Vol. 45. P. 629–656.
23. *Foley D.L., Craig J.M., Morley R., Olsson C.J., Dwyer T., Smith K., Saffery R.* Prospects for epigenetic epidemiology // *American Journal of Epidemiology*. 2009. Vol. 169. P. 389–400.
24. *Fraga M.F., Agrelo R., Esteller M.* Cross-talk between aging and cancer: the epigenetic language // *Ann. N Y Acad. Sci.* 2007. Vol. 1100. P. 60–74.
25. *Fraga M.F., Esteller M.* Epigenetics and aging: the targets and the marks // *Trends Genet.* 2007. Vol. 23. P. 413–418.
26. *Garg V.* Insights into the genetic basis of congenital heart disease // *Cell Mol. Life Sci.* 2006. Vol. 63. P. 1141–1148.
27. *Gluckman P.D., Hanson M.A.* Living with the past: evolution, development, and patterns of disease // *Science*. 2004. Vol. 305. P. 1733–1736.
28. *Godfrey K.M., Lillycrop K.A., Burdge G.C., Gluckman P.D., Hanson M.A.* Epigenetic mechanisms and the mismatch concept of the developmental origins of health and disease // *Pediatr. Res.* 2007. Vol. 61. P. 5–10.
29. *Goyal R., Reinhardt R., Jeltsch A.* Accuracy of DNA methylation pattern preservation by the Dnmt1 methyltransferase // *Nucl. Acids Res.* 2006. Vol. 34. P. 1182–1188.
30. *Gravina S., Vijg J.* Epigenetic factors in aging and longevity // *Pflugers Arch.* 2010. Vol. 459. P. 247–258.
31. *Holliday R.* DNA methylation and epigenetic mechanisms // *Cell Biophys.* 1989. Vol. 15. P. 15–20.
32. *Holliday R.* Mutations and epimutations in mammalian cells // *Mutat. Res.* 1991. Vol. 250. P. 351–363.
33. *Hsieh C.L.* Dependence of transcriptional repression on CpG methylation density // *Mol. Cell Biol.* 1994. Vol. 14. P. 5487–5494.
34. *Issa J.P.* CpG-island methylation in aging and cancer // *Curr. Top Microbiol. Immunol.* 2000. Vol. 249. P. 101–118.
35. *Jaenisch R., Bird A.* Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals // *Nat. Genet.* 2003. Vol. 33. P. 245–254.
36. *Johannes F., Porcher E., Teixeira F.K., Saliba-Colombani V., Simon M., Agier N., Bulski A., Albuissou J., Heredia F., Audigier P., Bouchez D., Dillmann C., Guerche P., Hospital F., Colot V.* Assessing the impact of transgenerational epigenetic variation on complex traits // *PLoS Genet.* 2009. Vol. 5. P. 100–530.
37. *Kangaspeska S., Stride B., Me'tivier R., Polycarpou-Schwarz M., Ibberson D., Carmouche R.P., Benes V., Gannon F., Reid G.* Transient cyclical methylation of promoter DNA // *Nature*. 2008. Vol. 452. P. 112–115.
38. *Martinowich K., Hattori D., Wu H., Fouse S., He F., Hu Y., Fan G., Sun Y.E.* DNA methylation-related chromatin remodeling in activity-dependent BDNF gene regulation // *Science*. 2003. Vol. 302. P. 890–893.
39. *Matzke M.A., Birchler J.A.* RNAi-mediated pathways in the nucleus // *Nat. Rev. Genet.* 2005. Vol. 6. P. 24–35.
40. *Metivier R., Gallais R., Tiffoche C., Le Pèron C., Jurkowska R.Z., Carmouche R.P., Ibberson D., Barath P., Demay F., Reid G., Benes V., Jeltsch A., Gannon F., Salbert G.* Cyclical DNA methylation of a transcriptionally active promoter // *Nature*. 2008. Vol. 452. P. 45–50.
41. *Morris K.V.* siRNA-mediated transcriptional gene silencing: the potential mechanism and a possible role in the histone code // *Cell Mol. Life Sci.* 2005. Vol. 62. P. 3057–3066.
42. *Rakyan V.K., Chong S., Champ M.E., Cuthbert P.C., Morgan H.D., Luu K.V., Whitelaw E.* Transgenerational inheritance of epigenetic states at the murine Axin(Fu) allele occurs after maternal and paternal transmission // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2003. Vol. 100. P. 2538–2543.
43. *Saze H.* Epigenetic memory transmission through mitosis and meiosis in plants // *Semin. Cell Dev. Biol.* 2008. Vol. 19. P. 527–536.
44. *Suter C.M., Martin D.I., Ward R.L.* Germline epimutation of MLH1 in individuals with multiple cancers // *Nat. Genet.* 2004. Vol. 36. P. 497–501.
45. *Szyf M.* Early life, the epigenome and human health // *Acta Paediatr.* 2009. Vol. 98. P. 1082–1084.
46. *Tusie Luna M.T.* Genes and type 2 diabetes mellitus // *Arch. Med. Res.* 2005. Vol. 36. P. 210–222.

47. Tzschentke B., Plagemann A. Imprinting and critical periods in early development // World's Poult. Sci. J. 2006. Vol. 62. P. 626–637.
48. Tzschentke B. Attainment of thermoregulation as affected by environmental factors // Poult. Sci. 2007. Vol. 86. P. 1025–1036.
49. Waddington C.H. The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology // New York: Macmillan. 1957.
50. Waterland R.A. Is epigenetics an important link between early life events and adult disease? // Horm. Res. 2009. Vol. 71. P. 13–16.
51. Wells J.C. Flaws in the theory of predictive adaptive responses // Trends Endocrinol. Metab. 2007. Vol. 18. P. 331–337.

## ON REGULARITIES OF PHENOTYPIC SIGNS OF PATTERNED WOOD IN KARELIAN BIRCH ONTOGENY

*Vetchinnikova L.*

Forest research institute of Karelian research center of Russian academy of sciences  
Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11. Tel. (8142)768160. E-mail: vetchin@krc.karelia.ru

**Abstract.** Identify the main patterns of phenotypic expression of traits figured wood grain Karelian Birch in Karelia. Particular attention is paid to the dynamics of their changes in sibs progeny for more than thirty years of development. The presence of the dominant types of trunk surface and the possibility of their transformation in different forms of growth Karelian Birch in ontogeny.

## О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО ПРОЯВЛЕНИЯ УЗОРЧАТОЙ ДРЕВЕСИНЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

*Ветчинникова Л.В.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарИЦ РАН,  
г. Петрозаводск, ул. Пушкинская д.11. Тел. (8142)768160. E-mail: vetchin@krc.karelia.ru

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti является аборигенным представителем лесов Северной и местами Восточной Европы. Многие отечественные и зарубежные ученые, начиная с 1920–1930-х гг., стремились познать уникальность ее биологических особенностей. Такой повышенный интерес к ней не случаен. *Во-первых*, карельская береза обладает высокодкоративной узорчатой древесиной. *Во-вторых*, она является редким растением, и во многих частях своего ограниченного ареала находится на грани исчезновения. *В-третьих*, она характеризуется высоким полиморфизмом и индивидуальной изменчивостью в проявлении структуры древесины (от едва заметной волнистости волокон до ярко выраженной). *В-четвертых*, карельская береза представляет интерес для популяционно-генетических исследований, изучения вопросов эволюции древесной растительности, а также познания закономерностей наследования и изменчивости признаков узорчатой текстуры древесины и механизмов формирования структурных аномалий.

Визуально карельскую березу обнаружить нелегко: по форме роста, белому цвету коры, морфологическим показателям листовой пластинки и генеративной сферы она сходна с березой повислой (*B. pendula* Roth), разновидностью которой и является. О наличии узорчатой текстуры в древесине можно судить по косвенным признакам, к которым относятся утолщения или выпуклости, фенотипически различимые на поверхности ствола. При снятии коры на древесине карельской березы обнажается ямчатая и/или рельефная поверхность, в отличие от других видов березы, у которых она гладкая. Установлена определенная зависимость между объемом коры и наличием рисунка в древесине карельской березы: над узорчатой древесиной кора в 3–4 раза толще по сравнению с обычной [2, 3]. В местах образования узорчатой древесины на внутренней поверхности коры имеются килевидные выросты.

На всем протяжении ареала карельская береза характеризуется разнообразием форм. При этом главные различия наблюдаются по форме роста и типу поверхности ствола. Основными *формами роста* являются: высокоствольная, короткоствольная, кустообразная. Изредка встречаются

гнездовидные древовидные и кустовидные растения, которые являются многоствольными и обычно имеют порослевое происхождение. Обследование природных популяций карельской березы, проведенное нами [1], показало, что во всех частях ее ареала ведущая роль принадлежит короткоствольной форме роста (до 50–60 %), на долю высокоствольной приходится до 10–15 %, а кустообразная составляет около 25–30 %, причем увеличение численности последней возрастает с севера на юг.

По типу поверхности ствола целесообразно выделять: шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый. Существование безузорчатого типа карельской березы отрицать нельзя, но визуально отличить его от березы повислой невозможно. В лучшем случае к этому типу можно отнести безузорчатые сибсы, полученные в результате контролируемого опыления узорчатых особей карельской березы между собой.

Цель наших исследований, которые проводились на протяжении более чем 30 лет, состояла в изучении закономерностей фенотипического проявления признаков узорчатой древесины карельской березы в условиях Карелии.

С помощью кластерного анализа установлено, что при формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста сибсового потомства карельской березы (24 семьи) преобладает проявление шаровидноутолщенного и мелкобугорчатого типов поверхности ствола, а у кустообразных – шаровидноутолщенного как у виргинильных, так и генеративных растений (табл. 1).

Таблица 1. Результаты распределения по кластерам сибсовых семей карельской березы по типу поверхности ствола для различных форм роста

Стадия развития деревьев	I кластер	II кластер	III кластер
	доминирующий тип поверхности ствола		
Высокоствольная форма роста			
Виргинильные	б/пр., м/буг., ш/ут.	б/пр., м/буг., сл. пр.	0
Молодые генеративные	м/буг., б/пр., буг.	м/буг., ш/ут., б/пр.	0
Средневозрастные генеративные	буг., ш/ут., ребр.	буг., ш/ут., ребр.	0
Короткоствольная форма роста			
Виргинильные	сл. пр., ребр., б/пр.	б/пр., сл. пр., ребр.	м/буг., ш/ут., буг.
Молодые генеративные	ш/ут., м/буг., ребр.	м/буг., буг., ш/ут.	ш/ут., буг., ребр.
Средневозрастные генеративные	ребр., сл. пр., м/буг.	ребр., ш/ут.	0
Кустообразная форма роста			
Виргинильные	0	ш/ут., б/пр.	м/буг., буг., ш/ут.
Молодые генеративные	0	ш/ут., м/буг.	0
Средневозрастные генеративные	0	0	0

Примечание. ш/ут. шаровидноутолщенный, буг. бугорчатый, м/буг. мелкобугорчатый, ребр. ребристый, сл. пр. со слабовыраженными признаками узорчатости, б/пр. – без признаков узорчатости.

Использование факторного анализа (табл. 2, 3) позволило выявить некоторые закономерности фенотипического проявления характера поверхности ствола у сибсового потомства карельской березы в течение 30 и более лет развития. Установлено, что у части деревьев карельской березы независимо от формы роста проявляется шаровидноутолщенный тип поверхности ствола. У большинства высоко- и короткоствольных форм устойчиво развивается мелкобугорчатый тип поверхности. Обычный безузорчатый тип поверхности ствола в течение более 30 лет развития неизменно наблюдается у высокоствольных форм роста растений, у короткоствольных – он возможен только у виргинильных и молодых генеративных растений. Ребристый тип поверхности ствола устойчиво развивается у высокоствольных растений, у короткоствольных после наступления генеративной фазы он сменяется узорчатыми типами.

Многoletние исследования показали, что карельская береза характеризуется разнообразием не только по форме роста и типу поверхности ствола, но и по насыщенности рисунка древесины, которое проявляется при выращивании особей как в одинаковых условиях произрастания, так и в разных частях ее ареала. По основным типам поверхности ствола можно ориентировочно определить степень насыщенности рисунка в древесине карельской березы. Так, ребристый тип поверхности ствола, как правило, свидетельствует лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного рисунка в утолщениях и относительно слабовыраженного или

его полного отсутствия в «перехватах». Наиболее равномерное распределение узорчатой древесины в стволах наблюдается у деревьев мелкобугорчатого типа.

Таблица 2. Факторные нагрузки для короткоствольной и кустообразной форм роста карельской березы

Тип поверхности ствола	Форма роста							
	короткоствольная					кустообразная		
	F1	F2	F3	F4	F5	F1	F2	F3
	Виргинишские деревья							
Шаровидноутолщенный	-0,08	<b>0,73</b>	-0,39	0,13	-0,21	0,29	<b>0,78</b>	-0,04
Мелкобугорчатый	-0,26	-0,45	-0,09	<b>0,70</b>	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	0,35	-0,22	0,35	<b>-0,68</b>	-0,42	-0,18	<b>-0,54</b>	-0,37
Ребристый	-0,16	0,13	-0,15	-0,44	<b>0,77</b>	0	-0	0
Без признаков	0,06	-0,06	<b>0,73</b>	0,41	-0,08	0	-0	0
Со слабыми признаками	0,05	-0,22	-0,01	0,28	<b>0,81</b>	0	-0	0
	Молодые генеративные деревья							
Шаровидноутолщенный	0,03	<b>0,93</b>	-0,03	-0,06	0,01	<b>0,98</b>	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	<b>-0,85</b>	-0,33	-0,01	0,21	0,03	-0,21	0,32	<b>0,81</b>
Бугорчатый	<b>0,87</b>	-0,34	-0,04	-0,18	-0,04	-0,24	<b>0,71</b>	<b>-0,55</b>
Без признаков	-0,18	0,04	<b>0,83</b>	0,05	-0,07	0	-0	0
	Средневозрастные генеративные деревья							
Шаровидноутолщенный	0,08	<b>0,87</b>	0,20	-0,09	0,02	<b>0,98</b>	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	<b>-0,88</b>	-0,34	0,01	0,11	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	<b>0,93</b>	-0,14	-0,13	-0,08	-0,04	0	-0	0

Примечание. Здесь и в табл. 3 нагрузки, абсолютная величина которых больше 0,5, выделены полужирным шрифтом

Таблица 3. Факторные нагрузки для высокоствольной формы роста карельской березы

Тип поверхности ствола	F1	F2	F3	F4	F5	F6
	Виргинишские деревья					
Шаровидноутолщенный	-0,03	-0,01	-0,11	0,87	0,05	0,02
Мелкобугорчатый	-0,10	0,08	0,89	-0,19	-0,16	-0,13
Бугорчатый	0,32	0,45	-0,07	-0,33	0,46	-0,36
Ребристый	0,95	-0,04	-0,09	0,01	-0,01	0,08
Без признаков	-0,27	-0,77	-0,45	-0,05	-0,18	0,22
Со слабыми признаками	0,02	0,85	-0,08	0,16	-0,00	0,11
	Молодые генеративные деревья					
Шаровидноутолщенный	-0,18	-0,09	-0,22	0,02	0,87	-0,23
Мелкобугорчатый	0,13	0,01	0,93	0,13	-0,08	0,15
Бугорчатый	-0,07	-0,14	-0,54	0,03	-0,67	-0,41
Ребристый	0,34	0,34	-0,26	-0,52	0,16	0,4
Без признаков	-0,13	0,19	0,10	0,50	-0,38	0,01
Со слабыми признаками	-0,07	0,03	0,05	-0,03	-0,03	0,96
	Средневозрастные генеративные деревья					
Мелкобугорчатый	0,10	0,68	0,12	-0,5	-0,01	0,16
Бугорчатый	0,69	0,20	0,03	-0,23	-0,12	-0,24
Ребристый	0,97	-0,02	-0,10	-0,01	-0,02	0,06
Без признаков	-0,71	-0,51	-0,12	0,41	0,06	0,03
Со слабыми признаками	0,82	0,13	0,30	-0,03	0,01	-0,07

Испытание sibсового потомства карельской березы позволило установить, что высота растений и насыщенность рисунка узорчатой древесины в значительной степени определяются густотой посадки: при недостатке освещенности рисунок в древесине обычно проявляется слабо или вовсе отсутствует; может формироваться односторонне, а не по всему диаметру ствола. При оптимальном уровне освещенности насыщенность текстуры возрастает.

Плотность насаждения часто определяет и биологический возраст растений. Так, при загущении после смыкания крон рядом растущих безузорчатых и узорчатых растений, у последних замедляется рост, в дальнейшем они засыхают и погибают. Вследствие этого долгое время считалось, что биологический цикл развития карельской березы составляет не более 50–60 лет. Однако обследо-

ние насаждений карельской березы, проведенное нами в 2003–2006 гг., показало, что на открытых участках встречаются деревья в возрасте более 100 лет.

Многолетние испытания сибсового потомства карельской березы позволили вскрыть ряд закономерностей фенотипического проявления узорчатой текстуры древесины:

1. При семенном размножении карельской березы декоративная текстура древесины наследуется, однако детерминация фенотипического проявления узорчатой древесины зависит от типа скрещивания (свободное или контролируемое), от плотности насаждения, от степени выраженности признака у родительских особей.

2. На всем протяжении ареала карельская береза характеризуется разнообразием форм, и, прежде всего, по форме роста (высокоствольная, короткоствольная, кустообразная) и по типу поверхности ствола (шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый).

3. Косвенные признаки наличия узорчатой древесины становятся визуально заметными не сразу. Наиболее активно формирование узорчатой текстуры в древесине происходит к началу перехода растений в генеративный период развития, что влечет за собой изменение поверхности ствола. К 30–35 годам развития у растений короткоствольной и кустообразной форм роста активность формирования узорчатой древесины понижается, а поверхность ствола выравнивается (или «заплывает»).

4. Анализ проявления «узорчатости» в сибсовом потомстве карельской березы показал развитие доминирующих типов поверхности ствола у различных форм роста. Так, при формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста преобладают шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, а у кустообразных – шаровидноутолщенный. Установлено обязательное присутствие деревьев с обычным безузорчатым типом поверхности ствола у высоко- и короткоствольных форм роста и отсутствие таковых у кустообразных.

5. Тип поверхности ствола у карельской березы может трансформироваться в онтогенезе, причем характер этих изменений зависит от формы роста растений. Так, ребристый характер поверхности ствола стабильно развивается у высокоствольных растений, у короткоствольных он может проявиться в виргинильный период, затем, «рёбра» меняются на «утолщения». При формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста карельской березы преобладает проявление шаровидноутолщенного и мелкобугорчатого типов поверхности ствола, а у кустообразных в основном шаровидноутолщенного.

6. Степень насыщенности рисунка узорчатой древесины, с одной стороны, отражает ее формовое разнообразие карельской березы, а с другой – определяется густотой насаждений. Так, ребристый тип поверхности ствола свидетельствует лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного рисунка в утолщениях и относительно слабовыраженного или его полного отсутствия в «перехватах». Наиболее равномерное распределение узорчатой древесины в стволе наблюдается у мелкобугорчатого типа. На проявление признаков узорчатости существенно влияет густота посадки: при недостатке освещенности рисунок в древесине не образуется, а сформировавшиеся узорчатые растения со временем (при смыкании кроны рядом растущих особей) начинают усыхать и гибнуть.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 269 с.
2. Соколов Н.О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1950. 116 с.
3. Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoden laatu ja Kehitys Etela – Suomessa // Folia For. 1976. № 263. P. 1–28.



## SOME ANATOMICAL FEATURES OF SYCAMORE WITH DECORATIVE AND RESONANCE WOOD (*ACER PSEUDOPLATANUS* L.)

Vintoniv I.<sup>1</sup>, Sopushynskyy I.<sup>2</sup>, Vintoniv R.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Professor, Dr., <sup>2</sup> Associate Professor, Dr., Department of Botany, Wood science and Non-Wood Forest Products

<sup>3</sup> Senior teacher, Department of Ukrainian and Foreign Languages Ukrainian National Forestry University  
Gen. Tchuprynky St., 103, 79057 Lviv, Ukraine, Tel.: +380974592870, E-mail: sopushynskyy@yahoo.com

**Abstract.** Macro- and microanatomical features of sycamore wood (*Acer pseudoplatanus* L.) with wavy grain, growing in Ukrainian Carpathians were researched. Variation of the wavelength of sycamore wood was presented. The amplitude and period length of wave are decreased from the butt-end to crown. The comparative statistics of the specific volume of wood ray parenchyma are made. The cell size in the wave grain wood of sycamore is about 34 % larger on the tangential section. The average cell diameter of wood rays in the straight-grain wood of sycamore is about 19 % smaller as in the wave grain wood. Hence, «anomalous growth» is characterized for the wave grain wood of sycamore. In the age of 80–100 year sycamore trees with wave grain wood have the volume about 2,5–3,5 m<sup>3</sup>, while sycamore straight-grain wood – 0,4–0,6 m<sup>3</sup>. The research results infer that the wave grain wood phenomena of sycamore have a genetic nature.

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЯВОРА С ДЕКОРАТИВНО-РЕЗОНАНСНОЙ ДРЕВЕСИНОЙ (*ACER PSEUDOPLATANUS* L.)

Винтонив И.С.<sup>1</sup>, Сопушинский И.Н.<sup>2</sup>, Винтонив Р.В.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Профессор, к.б.н.; <sup>2</sup> доцент, к.с.-х.н. кафедры ботаники, древесиноведения и недревесных ресурсов леса

<sup>3</sup> старший преподаватель кафедры украинского и иностранных языков

Национальный лесотехнический университет Украины, Львов

ул. Ген. Чупрынки, 103, 79057 Львов, Украина, тел.: +380974592870, E-mail: sopushynskyy@ukr.net

**Введение.** На уровне фенотипа явор (*Acer pseudoplatanus* L.), произрастающий в Украинских Карпатах, формирует полиморфную древесину, отличающуюся структурой на уровне макро- и микростроения. Особый интерес для исследований представляет форма явора с декоративной древесиной «птичий глаз» и декоративно-резонансная форма явора с волнистой свилеватостью древесины. Свилеватая древесина явора традиционно считается лучшим резонансным материалом для изготовления музыкальных инструментов [8, 12] В специальной литературе [2, 3, 4, 7, 9, 13, 14] имеются сведения о свилеватой древесине явора, ясеня, бука и даже таких лиственных пород как дуб, липа, каштан и клен. Биологические причины формирования волнистой структуры древесины не раскрыты, хотя в отдельных испытаниях обращено внимание на строение флоры особей, имеющих подобную структуру [1, 5, 11, 15, 16]. Для древесины ясеня, березы, клена, явора волнистость разделяют на две группы [13]:

– широкая волнистость текстуры образует площади в форме крупных пятен шириной 2–3 см, длиной 5 см и более. В специальных источниках такое строение древесины называют струйчатой свилеватостью;

– узкая волнистость текстуры ясеня формируется в результате элементов древесины с расстоянием между гребнем волн 4–10 мм, глубиной 1–3 мм. На радиальном разрезе такая волнистость имеет вид узких параллельных полос. На тангенциальном срезе узкие блестящие полосы косо сходятся или часто сливаются. Блестящие участки походят на блики пламени.

Именно такая узкая волнистость второй группы характерна для древесины явора с волнистой свилеватостью, сформированной в Украинских Карпатах. Распространение волнистой древесины в пределах ствола следует разделить на локальную экологическую и распространяющуюся на всю деловую часть ствола – генетическую. Локальная волнистость древесины возникает вследствие статических и динамических нагрузок, сконцентрированных в прикорневых частях ствола, в местах прикрепления ветвей (с нижней стороны ветвей кроны) и других локальных участках стволов, где существенно увеличивается нагрузка с возрастом. Распространение волнистой древесины в пределах всего ствола следует отнести к наследственной изменчивости структуры древесины древесного вида.



**Объекты и методика.** Материал для исследования волнистой древесины явора был отобран на пробных площадях, заложенных в Украинских Карпатах (Ставенское лесничество, Велико-Безрезнянской лесхоз). Лесоводственно-таксационная характеристика приведена в таблице 1.

Таблица 1. Характеристика пробных площадей явора

ПП	Состав насаждения	Географическое положение	Экспозиция, уклон	ТЛУ	S, га	Порода	A, лет	H, м	D, см
1	4Бк4Яв2Пх	48°57'28" с.ш., 22°43'04" в.д., 800 м н.у.м.	В. – 30°	D <sub>3</sub>	7,2	Бк	90	25	48
						Яв	100	27	52
						Пх	80	26	50
2	8Яв1Бк1Е	49°02'11" с.ш., 22°39'53" в.д., 850 м н.у.м.	СВ. – 30°	D <sub>3</sub>	0,56	Яв	120	28	44
						Бк	80	20	26
						Е	80	27	32
3	6Яв4Бк	49°01'44" с.ш., 22°41'15" в.д., 870 м н.у.м.	СВ. – 30°	D <sub>3</sub>	0,80	Яв	60	23	25
						Бк	65	22	21

Пробная площадь №1 (ПП-1) была заложена на участке, где проводился заключительный прием постепенной рубки главного пользования. Данная лесосека специально была отведена в виде исключения для заготовки резонансного сырья. На данной лесосеке выявлено 14 стволов явора с волнистой древесиной и три дерева формы «птичий глаз». На отдельных стволах волнистая древесина охватывала 20 м высоты ствола, а также ликвидную древесину кроны дерева.

Распределение явора по ступени толщины охватывает диапазон от 20 до 60 см. Наибольшее количество деревьев с волнистым строением древесины имеет толщину от 44 до 56 см. У этих стволов более выражена сбежистость, и широко развита обратнойцевидная крона. В большинстве случаев крона начиналась на высоте 9–11 (20) м. Ширину волны волнистой древесины явора измеряли на линии длиной 2–5 см перпендикулярно оси растущего дерева.

Для исследования макростроения использовали образцы из срубленных деревьев явора, а для исследования микростроения заготавливали керны, взятые на высоте 1,3 м. Микросрезы просматривали на бинокулярном микроскопе «Биолан» при 100-кратном увеличении. Измерения проводили на микрофотоснимках 1 мм<sup>2</sup>. Удельный объем лучевой паренхимы определяли соотношением длины линий сердцевинных лучей к длине линий снимка на тангенциальных микросрезях в процентах [10]. Микросрезы изготавливали по радиусу от сердцевины к коре с шагом 10 см. Крупные сердцевинные лучи явора с волнистой свилеватостью древесины влияют на формирование микро- и макрорельефа древесины в радиальном сечении (рис. 1).

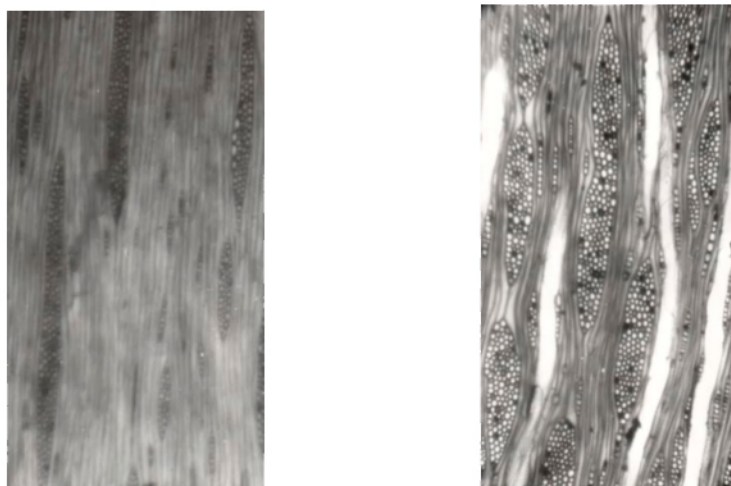


Рисунок 1. Тангенциальные микросрезы древесины явора  
(а) с прямоволокнистой и (б) волнистой структурой.

**Результаты исследования.** В спелых древостоях с преобладанием явора в Украинских Карпатах количество особей с аномальной древесиной достигает 20 %, а со свилеватой древесиной – 9 % [15]. Волнистость древесины явора встречается в стволе до высоты 23 м. Явор со свилеватой древесиной выявлен в возрасте 50–60 лет с диаметром стволов 28–44 см. Параметры макро-рельефа волнистой древесины явора в отдельном стволе приведены в таблице 2.

Таблица 2. Параметры волнистости древесины явора по высоте и периметру ствола

Высота ствола	Участок	Длина участка, мм	Кол-во волн, шт	M <sup>1</sup> , мм	min <sup>2</sup> , мм	max <sup>3</sup> , мм
1,3	1	50	14	3,5	2,6	5,0
	2	44	13	3,4		
	3	49	14	3,5		
	4	27	8	3,3		
	5	40	9	4,4		
5	1	69	20	3,4	2,2	4,3
	2	48	14	3,4		
	3	50	13	3,8		
	4	50	14	3,9		
	5	50	13	3,8		
10	1	23	9	2,7	1,5	3,4
	2	24	12	2,0		
	3	32	11	2,9		
	4	21	9	2,4		
	5	31	12	2,6		
15	1	39	13	3,2	1,2	4,3
	2	23	12	1,9		
	3	20	9	2,2		
	4	24	12	1,9		
	5	34	20	1,7		
20	1	50	20	2,5	1,2	3,6
	2	50	18	2,8		
	3	30	11	2,7		
	4	50	19	2,6		
	5	38	13	2,9		

Примечание: M<sup>1</sup> - среднее значение; min<sup>2</sup> - минимальное значение; max<sup>3</sup> - максимальное значение

С высотой ствола углубления и расстояние между гребнями волн становятся меньше. Исследователи отмечают повышенную склерификацию ксилемы у особей с волнистой древесиной ясеня, явора, бука и карельской березы. У явора с крупнопластинчатой коркой флоэма склерифицирована больше, чем у явора с меньшими пластинами корки [3, 6, 13, 14]. Скопление склеридов выражено в флоэмных лучах, которые более развиты в крупнопластинчатой корке. У формы явора с крупными пластинами внешней корки чаще встречается волнистая свилеватость древесины. Сравнительный анализ лучевой паренхимы древесины явора разных форм представлен в таблице 3.

Таблица 3. Удельный объем лучевой паренхимы явора, %

Форма древесины	Диаметр, см	20	30	40	50	60
Прямо волокнистая		12,3	13,6	14,9	16,2	17,5
Свилеватая		14,4	16,7	19,0	21,3	23,6

Для явора со свилеватой древесиной характерны более широкие лучи. Пик максимального количества паренхимной ткани приходится на лучи шириной  $8-9 \cdot 10^{-2}$  мм, а в прямо волокнистой древесине – в пределах  $5-6 \cdot 10^{-2}$  мм.

Размеры и площадь клеток сердцевинных лучей на тангенциальных срезах представлены в таблице 4.

Таблица 4. Характеристика лучевой паренхимы на тангенциальном срезе древесины явора

Клетки паренхимы сердцевинного луча	Микросрезы с керпов древесины явора											
	прямоволокнистая						свилеватая					
	1	2	3	4	5	М	1	2	3	4	5	М
Площадь, $10^{-6}$ мм <sup>2</sup>	133	117	138	127	121	127	189	196	199	191	195	194
Средний диаметр, $10^{-2}$ мм	1,3	1,23	1,32	1,27	1,29	1,28	1,57	1,59	1,61	1,55	1,59	1,58
Количество на 1 мм <sup>2</sup> , тыс. шт.	106,5	118,3	99,1	105,3	106,9	107,2	104,8	111,5	114,6	108,3	105,9	109,0

Суммарное количество клеток на единицу площади на всех обрабатываемых снимках не имеет существенной разницы. Клетки древесины явора со свилеватой структурой имеют на 34 % большую площадь по сравнению с явором прямоволокнистого строения. Средний диаметр клеток лучевой паренхимы у прямоволокнистой древесины меньше, чем у свилеватой на 19 %.

Удельный объем сердцевинных лучей явора со свилеватой древесиной увеличивается за счет площади поперечного сечения клеток на тангенциальных срезах. Следовательно, у явора со свилеватой древесиной проявляется «гигантизм роста». В возрасте 80–100 лет стволы явора со свилеватой древесиной имеют объем 2,5–3,5 м<sup>3</sup>, тогда как явор с прямоволокнистой древесиной достигает объемов 0,4–0,6 м<sup>3</sup>.

**Выводы.** Целесообразность исследований свилеватой волнистости древесины явора продиктована его уникальными резонансными свойствами, используемыми традиционно при изготовлении высококачественных музыкальных инструментов. Результаты исследования волнистой свилеватости явора в Украинских Карпатах свидетельствуют, что:

- в спелых древостоях количество особей явора со свилеватой волнистостью достигает 9 %; волнистость распространена в стволах до высоты 23 м, а также встречается в возрасте 50–60 лет;
- крупные сердцевинные лучи явора с волнистой свилеватостью древесины влияют на формирование волн в радиальном сечении;
- с высотой ствола уменьшаются углубления и расстояние между гребнями волн;
- явор со свилеватой древесиной имеет более крупные сердцевинные лучи по сравнению с прямоволокнистой ( $5\text{--}6 \cdot 10^{-2}$  мм), ширина которых составляет  $8\text{--}9 \cdot 10^{-2}$  мм;
- поперечное сечение клеток сердцевинных лучей древесины со свилеватой структурой имеет на 34 % больше площадь по сравнению с явором прямоволокнистым;
- средний диаметр клеток лучевой паренхимы у прямоволокнистой древесины меньше, чем у свилеватой на 19 %;
- результаты исследований свидетельствуют о том, что явление свилеватости в древесине явора является генотипическим.

Учитывая ценность древесины явора с волнистой свилеватостью и сохранившийся генофонд, в Украинских Карпатах необходимо выделить генетические резерваты, а исследовательскую работу направить на изучение генотипа и воспроизводство древесины явора с заданными свойствами. Научные исследования целесообразно проводить как совместные международные проекты для решения данной проблемы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Винтонів І.С. Влияние экологических условий на строение и физико-механические свойства древесины явора (*Acer pseudoplatanus* L.), произрастающего в Карпатах. // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 1974. 22 с.
2. Винтонів І.С., Мергель С.С., Щибрик С.А. Некоторые физико-механические свойства свилеватой древесины явора // Изв. высш. учебн. заведений. Лесной журнал. 1981. № 6. С. 56–58.
3. Винтонів І.С., Сушко М.Г. Некоторые качественные характеристики волнистой древесины явора, произрастающего в Украинских Карпатах // Тез. докл. Всесоюз. конф. «Современные проблемы древесноведения». Красноярск. 1987. С. 83–84.
4. Винтонів І.С., Сопушинський І.М., Сопушинська М.П. Аспекти формування високодекоративної текстури деревини // Науковий вісник. Збірник науково-технічних праць. Львів: УкрДЛТУ. 2004. Вип. 14.6. С. 113–117.
5. Винтонів І.С., Сопушинський І.М., Тайшингер А. Древесиноведение: Навчальний посібник. Львів: ТзОВ «Апріорі». 2007. 312 с.

6. Галибина И.А., Терехова Е.И. Свойства клеточных оболочек тканей ствола *Betula pendula* Roth // Тез. докл. Всерос. конф. « Дендрэкология и лесоведение» Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. 2007. С. 32–35.
7. Матвеев-Мотин А.С. Северокавказский способ определения путаной свилеватости бука по коре // Научно-техн. инф. ЦБТИ. ЦМИИМЭ. 1955. 6 с.
8. Поводержкин А.М. Материаловедение. М.: Лесн. пром-сть. 1974. 303 с.
9. Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. М.: Сельхозиздат, 1962. 263 с.
10. Яценко-Хмельевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.-Л.: АН СССР, 1954. 337 с.
11. Barnett J., Jeronimidis G. Wood quality and its biological basis. Blackwell Publishing Ltd., 2003. 226 p.
12. Bucur V. Acoustics of Wood. 2nd edition. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New-York., 2006. 400 p.
13. Chovanec D. Identificacne znaky yesene s vlnistym lescom dreva // Lesn. cos. 1986. 32. S. 389–396.
14. Cwilklinski E. Buk zwyczajny o falistym drevnie // Roczn. Dendrol. 1983–1984. № 35. S. 69–74.
15. Vintoniv I., Sopushynskyy I., Teischinger A., Sopushynska M., Mavevskyy V. Selection of maple «birdseye» (*Acer pseudoplatanus* L.) in Ukrainian Carpathian mountains // Wood Structure and Properties '06 edited by S. Kurjatko & R. Lagana. – Arboga Publishers, Zvolen, Slovakia. 2006. P. 139–142.
16. Zobel B.J., van Buijtenen J.P. Wood variation, its causes and control, Springer-Verlag, Berlin. 1989. 363 p.

## ECCENTRICITY OF THE WOOD TRUNK IS THE REACTION TO INFLUENCE OF NATURE FACTORS

Yeromin V.M., Kopanina A.V., Skibin O.A.

The establishment of the Russian Academy of Sciences Institute of Marine Geology and Geophysics, Far-Eastern Branch of RAS  
693022, Yuzhno-Sakhalinsk, Nauki St., 1 B, tel. (4242) 793-099, E-mail: avk@imgg.ru

Abstract. Features of formation a trees trunk to influence of a wind, negative geotropism and a gravity are revealed. Objects of research have been chosen *Abies sachalinensis* Mast., *Pinus sylvestris* L., *Larix kurilensis* Mayr, *Pinus pumila* (Pall) Reql и *Quercus crispula* Blume. Width of year layers from opposite sides on a vector of action of force, and also the width of a year layer and late wood in it are connected by rectilinear dependence, communication degree between these signs from moderated to very high.

## ЭКСЦЕНТРИЧНОСТЬ ДРЕВЕСНОГО СТВОЛА – РЕАКЦИЯ НА ВОЗДЕЙСТВИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ

Еремин В.М., Копанина А.В., Скибин О.А.

Учреждение Российской академии наук Институт морской геологии и геофизики Дальневосточного отделения РАН  
693022, г. Южно-Сахалинск, ул. Науки, 1 Б, тел. (4242) 793-099, E-mail: avk@imgg.ru

Выявлены особенности формирования ствола деревьев под воздействием ветра, отрицательного геотропизма и силы тяжести. Ширина годовичных слоев древесины с противоположных сторон по вектору действия силы, а также ширина годовичного слоя и поздней древесины в нем связаны прямолинейной зависимостью, степень связи между этими признаками – от умеренной до очень высокой.

Влияние ветра на деформацию крон деревьев и формирование эксцентricности ствола известно очень давно и нашло отражение в лесоводственной и древесиноведческой литературе [2, 3, 4, 5]. Это явление очень широко распространено на о-ве Сахалин, который находится в области муссонного климата и имеет значительную протяженность береговой линии (4000 км). Однако эксцентricность формируется и под действием силы тяжести в ветвях деревьев, и под действием отрицательного геотропизма.

Объектами исследования были выбраны *Abies sachalinensis* Mast., *Pinus sylvestris* L., *Larix kurilensis* Mayr, *Pinus pumila* (Pall) Reql и *Quercus crispula* Blume. На примере первых трех видов прослежено формирование эксцентricности под влиянием ветра. У *Larix kurilensis* также изучено формирование эксцентricности ветвей под влиянием силы тяжести. У *Quercus crispula* и *Pinus pumila* – главной причиной эксцентricности стебля является отрицательный геотропизм.

Измерение ширины годовичных слоев поздней древесины у пряморастущих деревьев производили в нескольких точках ствола: 1–5-летние стебли, в 3–4 точках по длине ствола. У *Quercus crispula* –

в молодых стеблях и в месте изгиба ствола. Измерения производили как на макрообразцах штангенциркулем, так и на микропрепаратах, приготовленных из срезов, полученных на санном микротоме с замораживающим столиком, при помощи винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15. Данные измерений обрабатывали методом невзвешенных вариационных рядов [1]. Образцы для исследования отбирали с деревьев, произрастающих на восточном побережье о-ва Сахалин (с. Охотское и Стародубское) и на западном побережье – в окрестностях города Углегорск.

В случаях действия на ветви деревьев силы тяжести и отрицательного геотропизма на стебли действуют только однонаправленные силы, вызывающие возникновение крутящего момента, а значит и противодействие направлению в противоположном направлении. Таким противодействием является усиление механической прочности той стороны, которая испытывает давление. Это достигается формированием более широкослоистой креневой древесины. Но, если в ветвях узкие слои формируются с верхней стороны, то у *Quercus crispula* и *Pinus pumila* тяговая древесина формируется с нижней стороны, а креневая с верхней. Не зависимо от того, на какой стороне находится по отношению к поверхности почвы креневая или тяговая древесина, ширина годичных слоев и поздней древесины связана прямой зависимостью с высоким коэффициентом корреляции.

Таблица. Количественная характеристика структурных элементов древесины

Вид, возраст образца, лет	Стороны стебля	Ширина годичного слоя, Мкр, мкм	Ширина поздней древесины в слое, мкм	Достоверность различий годичных слоев, $\gamma$	Достоверность различий по поздней древесине	Коэффициент корреляции, r	Корреляционные уравнения между шириной годичных слоев и шириной поздней древесины в нем	
<i>Abies sachalinensis</i> , 50 лет	Наветр.	1798±936		3,3	5,9	0,75	$y_x = 0,67x - 268,1$ $x_y = 0,85y + 1002,4$	
	Подветр.	1199±207					0,76	$y_x = 0,13x + 51,2$ $x_y = 4,21y + 327,5$
<i>Quercus crispula</i> , 49 лет	Наветр.	1300±140		3,57				
	Подветр.	800±60						
<i>Pinus pumila</i> , 16 лет	Верхн.	1283±94	503±79	5,5	4,4	0,41	$y_x = 0,34x + 68,7$ $x_y = 0,48y + 1040$	
	Нижн.	645±67	154±12				0,81	$y_x = 0,14x + 63,7$ $x_y = 4,6y - 63,4$
<i>Pinus sylvestris</i> , 12 лет	Наветр.	885±81	384±37	2,9	4,1	0,96	$y_x = 0,43x + 3,45$ $x_y = 2,11y + 74,7$	
	Подветр.	1632±252	1090±168				0,91	$y_x = 0,6x + 111$ $x_y = 1,36y + 150,1$
<i>Larix kurilen-sis</i>	Ствол, 20 лет	Наветр.	1211±117	5,3	4,2	0,44	$y_x = 0,1x + 174,9$ $x_y = 1,8y + 678,2$	
		Подветр.	2770±265				675±27	0,69
	Ветвь, 25 лет	Верхн.	750±69	335±28	3,7	5,4	0,77	$y_x = 0,31x + 102,5$ $x_y = 1,87y + 123,6$
		Нижн.	1195±99	820±85				0,55

Несколько иначе обстоит дело с причинами вызывающими эксцентricность под воздействием ветра. В этом случае механическое давление, оказываемое ветром на ствол, не может быть решающим. На любой стороне ствола первые 3–4 годичных слоя практически не различаются по ширине как с наветренной, так и с подветренной стороны, так как в верхних мутовках ветки еще не большие, они не изменяют направление роста и не отмирают. Ниже по стволу с возрастом боковые ветви отмирают, крона становится однобокой. Центр тяжести смещается от ствола в подветренную сторону. Возникает крутящий момент. Другой не менее важной причиной формирования эксцентricности в этом случае является

ся чисто физиологическое явление. Так как кроны становятся однобокими, флагообразными, вся масса синтезирующихся углеводов оказывается с одной стороны ствола, и равномерное ее распределение по окружности становится затруднительным, поскольку горизонтальный транспорт ассимилятов, особенно по окружности ствола, является очень энергозатратным. Кроме того, структурные особенности флоэмы и древесины менее всего приспособлены к обеспечению такого транспорта. Нельзя забывать и о том, что во флоэме транспорт осуществляется только по элементам последнего годичного слоя, а это значит, что максимальная ширина проводящей флоэмы составляет не более 300–400 мкм. Следовательно, наветренная сторона не обеспечена в достаточной мере «строительным» материалом. Для иллюстрации сказанного приводим график зависимости между шириной годичных слоев верхней и нижней сторон ствола *Quercus crispula* (рис. 1) и график зависимости между шириной годичных слоев и поздней древесиной *Larix kurilensis* (рис. 2, 3) и количественную характеристику годичных слоев (табл.).

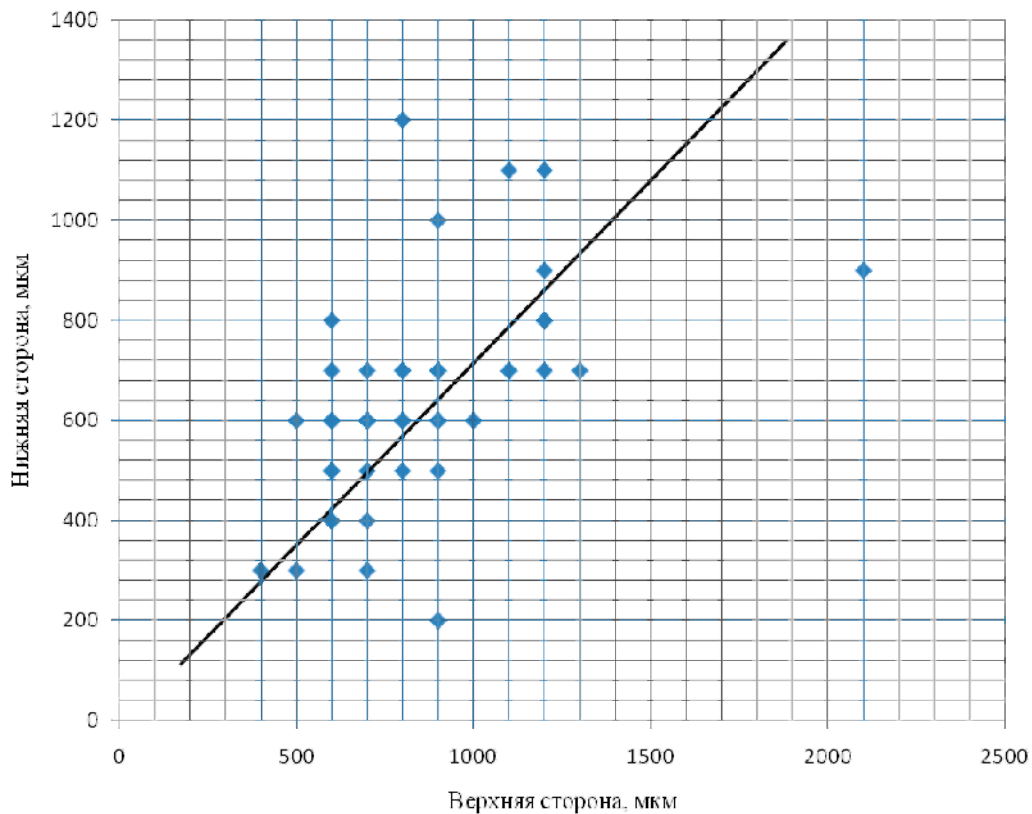


Рисунок 1. График зависимости между шириной годичных слоев верхней и нижней сторон ствола *Quercus crispula*.

Как следует из таблицы, во всех случаях различия между средними значениями ширины годичных слоев с разных сторон стебля достоверны ( $\gamma$  выше стандартного). Степень связи ( $r$ ) варьирует от умеренной до очень высокой, что объясняется различием в напряженности экологических факторов.

Характер связи во всех случаях прямолинейный, но угловой коэффициент («а» в уравнениях) различен, что и объясняет разный угол наклона прямых.

Для оценки степени эксцентricности можно использовать или отношение радиуса стебля со стороны растяжения к радиусу стороны сжатия:  $KЭ = \frac{R_{сж.}}{R_{раст}}$ , или отношение среднего значения

ширины годичного слоя со стороны растяжения к ширине годичного слоя со стороны сжатия

$$KЭ = \frac{M_{срраст}}{M_{срсж.}}$$

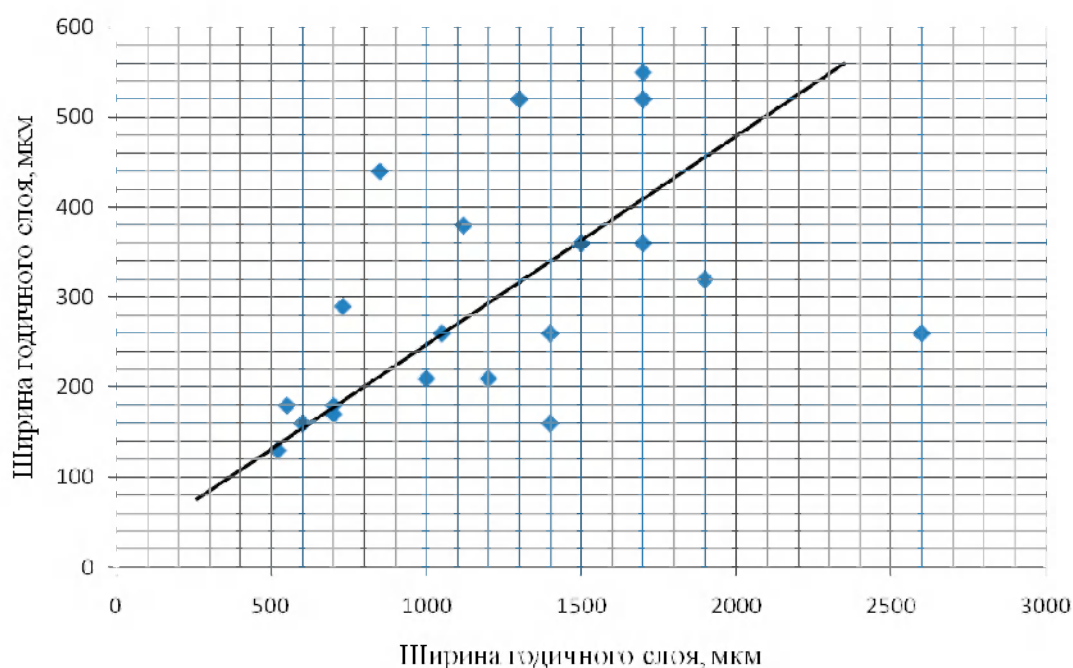


Рисунок 2. График прямолинейной зависимости между шириной годичного слоя и шириной поздней древесины с наветренной стороны ствола *Larix kurilensis*.

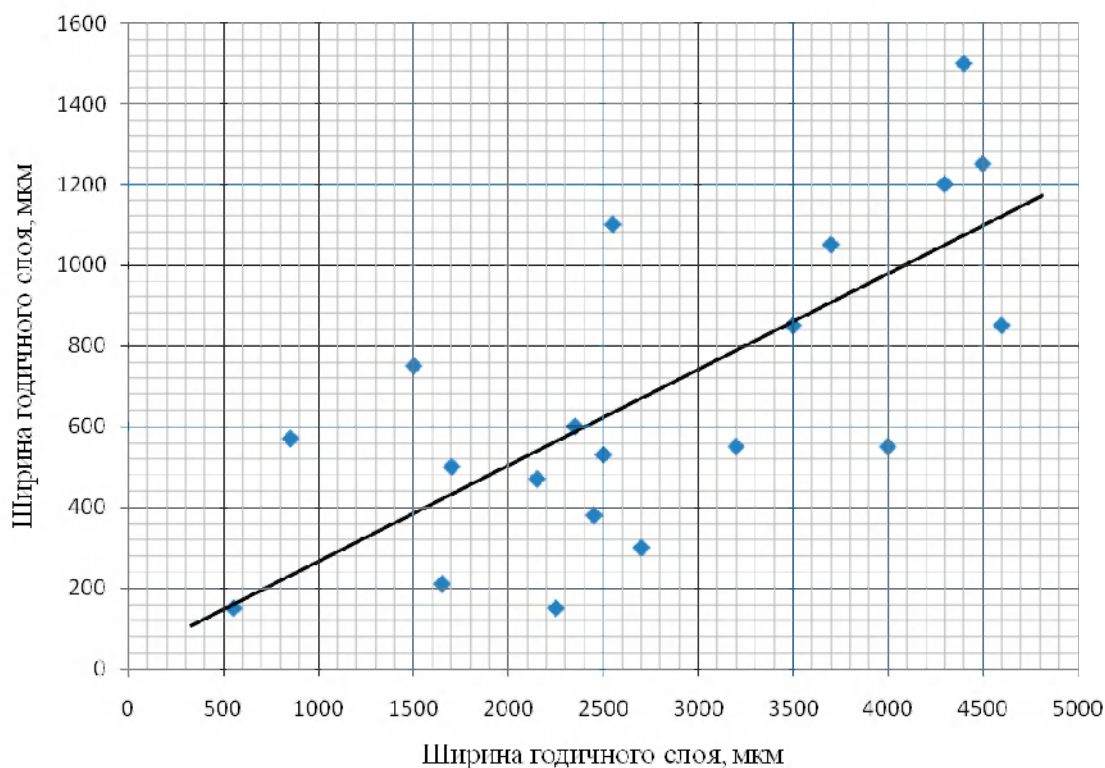


Рисунок 3. График прямолинейной зависимости между шириной годичного слоя и шириной поздней древесины с подветренной стороны ствола *Larix kurilensis*.

Если получаемые значения коэффициента эксцентricности  $KЭ > 1$ , в этом случае эксцентricность отсутствует. При  $KЭ = 1,0-0,8$  – эксцентricность слабая,  $KЭ = 0,79-0,6$  – средняя,  $KЭ < 0,6$  – сильная.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ванин С.И. Древесиноведение. М.-Л., 1949. 472 с.
2. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М.: «Наука», 1990. 266 с.
3. Нестеров В.Г. Общее лесоводство. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1949. 663 с.
4. Раскатов П.Б. Экологическая аномалия вегетативных органов деревьев и кустарников. Воронеж. Изд-во Ворон. Ун-та, 1979. 173 с.
5. Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. Изд-е 2-е. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 599 с.

## VARIATIONS IN STRUCTURE THE OF STEMS LIANS IN CONNECTION WITH THE METOD OF ATTACHMENT TO A SUPPORT

*Yeromin V.M., Kopanina A.V., Vlasova I. I.*

The establishment of the Russian Academy of Sciences Institute of Marine Geology and Geophysics, Far-Easten Branch of RAS  
693022, Yuzhno-Sakhalinsk, Nauki St., 1 B, tel. (4242) 793-099, E-mail: avk@imgg.ru

Abstract. The abnormal structure is revealed in the stems of lianas, depending on the method of attachment to a support. They appear in the formation of eccentricity of the stem, the generation of wound tissues, the development of root-suckers in the pith rays, which causes a change in their structure.

## ОТКЛОНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ СТЕБЛЯ ЛИАН В СВЯЗИ СО СПОСОБОМ ПРИКРЕПЛЕНИЯ К ОПОРЕ

*Ерёмин В.М., Копанина А.В., Власова И.И.*

Учреждение Российской академии наук Институт морской геологии и геофизики Дальневосточного отделения РАН  
693022, г. Южно-Сахалинск, ул. Науки, 1 Б, тел. (4242) 793-099, E-mail: avk@imgg.ru

На Сахалине и Курилах обитают 11 видов деревянистых лиан [1, 4]. По способу закрепления на опоре их можно разделить на 4 группы: 1) опирающиеся (удерживающиеся с помощью черешков листьев – *Atragene ochotensis* Pall.); 2) корнелазяющие (закрепляющиеся с помощью многочисленных корней-присосок – *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc., *Schizophragma hydrangeoides* Siebold et Zucc., *Toxicodendron orientale* Greene); 3) усиконосные (прикрепляющиеся при помощи усиков – *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch., *Ampelopsis heterophylla* (Thunb.) Siebold et Zucc.); 4) вьющиеся (обвивающие опору *Actinidia arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq., *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim., *Celastrus strigillosa* Nakai, *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.). У всех перечисленных видов стебель не является атипичным, поскольку вторичная структура формируется в результате развития камбиального кольца, образующего годичные слои ксилемы и флоэмы. Тем не менее, специфика в структуре стебля у названных видов лиан, хорошо выражена.

Только у *Atragene ochotensis* камбиальное кольцо не формирует сплошных годичных слоев, а образует вторичные проводящие ткани в границах пучков, хотя и увеличивающихся по окружности с возрастом. Отсутствие зон контакта лианы с опорой и обуславливает формирование симметричного стебля. Камбий, образовавшийся в границах межпучковых (первичных) лучей, формирует паренхиму (рис. 1).

У *Vitis coignetiae* и *Ampelopsis heterophylla* очень часто наблюдается «выпадение» части годичного слоя ксилемы, поэтому не наблюдается в стебле часто сплошных кольцевых полос древесины. Это явление свойственно чаще молодым стеблям. Причину этого явления еще предстоит выяснить.

У вьющихся лиан (*Actinidia*, *Celastrus strigillosa*, *Schisandra chinensis*) формируется эксцентричность стебля, но, весьма, своеобразно. Если под влиянием силы тяжести, смещения центра тяжести, ветра, отрицательного геотропизма возникает крутящий момент, то со стороны действия силы формируется узкослойная тяговая древесина, а со стороны, испытывающей сжатие, – более широкослойная креновая древесина [2]. У лиан же, наоборот, на стороне, контактирующей с опорой, где давление разрастающегося ствола опоры направлено на лиану, формируется узкослойная древесина, а со стороны противоположной от опоры, которая испытывает растяжение, формируются более широкие слои (рис. 2).



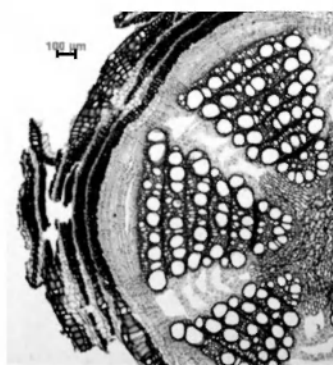


Рисунок 1. Поперечный срез *Atragea ochotensis*

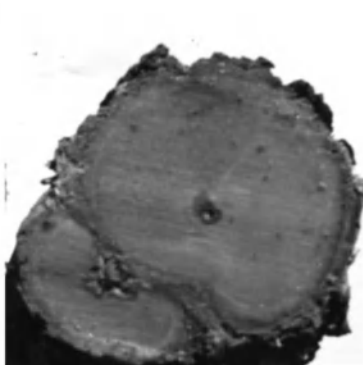


Рисунок 2. Экцентричный стебель *Actinidia kolomikta*

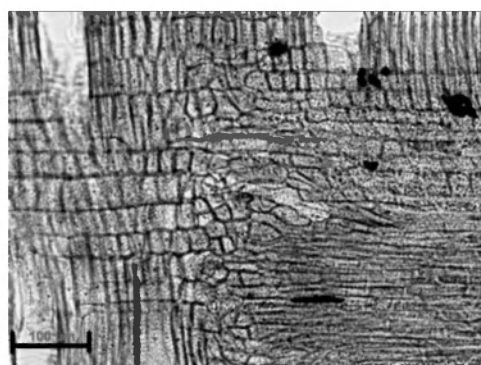


Рисунок 3. Преобразование parenхимных клеток луча в трахеиды на радиальном срезе в стволике *Schizophragma hydrangeoides*. Масштабная линейка 100 мкм

Наиболее интересные аномалии наблюдаются в стебле лиан, образующих корни-присоски. При этом у *Hydrangea petiolaris* и *Schizophragma hydrangeoides* механизм образования корней одинаков. В широких лучах ксилемы, которая образуется только со стороны, обращенной к опоре, происходит преобразование центральных клеток луча. Камбиальные дериваты (квадратные или прямоугольные на радиальном срезе) начинают расти по оси луча в радиальном направлении, образуя лучевые трахеиды (рис. 3). Тонкостенные флоэмные элементы и феллема, формирующиеся в камбиальной зоне, образуют вокруг «ксилемного ядра» корешка паренхимную обкладку (рис. 4). В результате деятельности камбия корешок «зарастает» в древесинной части и удлиняется в коровой, пробивая ее ткани и выходя на дневную поверхность. Поскольку эти лучи чрезвычайно высокие, то в каждом образуются цепочки корней (рис. 5). Корни образуются только со стороны опоры и выше места контакта, а не по всей окружности. У этих же видов, стебли которых плотно прилегают к опоре, происходит со временем отмирание коры и образование раневых тканей – ксилемы и флоэмы (рис. 6).



Рисунок 4. Поперечный срез корешка во флоэме *Hydrangea petiolaris*

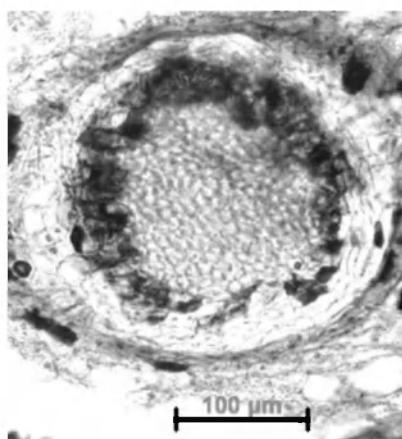


Рисунок 5. Корни-присоски в луче *Hydrangea petiolaris*. Масштабная линейка 100 мкм

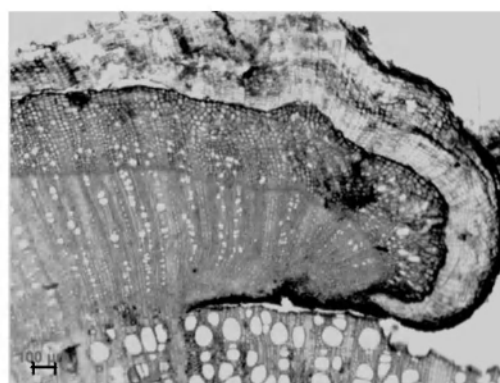


Рисунок 6. Раневые ткани у *Hydrangea petiolaris*. Масштабная линейка 100 мкм

Если относительно этого процесса у *Hydrangea* есть сведения, хотя и довольно краткие [3], то у *Toxicodendron orientale* этот процесс не был описан. Своеобразие формирования корней-присосок у этого вида заключается в том, что в ксилеме его нет таких широких лучей, как у *Hydrangea petiolaris* и *Schizophragma hydrangeoides*, корни формируются по всей окружности стебля и ветвясь, образуя своеобразную «бороду».

Еще в ксилеме, на определенном этапе развития контактирующие с узкими лучами волокнистые и трахеальные элементы начинают изгибаться, сдавливая лучи, которые переориентируются и сближаются, и образуется многолучевая структура, элементы которой в итоге заменяются ксилемными. Это «ядро» покрывается тонкостенными проводящими и паренхимными элементами. По периферии этого образования оболочки клеток утолщаются и лигнифицируются. В паренхиме формируются многочисленные друзы. Около «материнского» корня расположены его многочисленные ответвления (рис. 7.).



Рисунок 7. Формирование корешка у *Toxicodendron orientale*. Масштабная линейка 100 мкм

Рассмотренные нами отклонения в структуре стебля вызваны не климатическими факторами, однако растение-опора – это один из компонентов факторов среды, который может иметь как биотический (дерево), так и абиотический (столб, забор) характер. Эти процессы и структуры уже являются генетически обусловленными, однако возникли они на очередном этапе эволюции, как приспособления, обеспечивающие вертикальный рост.

Отмеченные нами механизмы формирования таких отклонений, безусловно, требуют более детального исследования.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. 2009. 468 с.
2. Ванин С.И. Дровесиноведение. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1949. 272 с.
3. Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего востока. Хабаровск: Книжное издательство. 1984. 266 с.
4. Ерёмин В.М., Цырендоржиева О.Ж. Сравнительная анатомия стебля лиан Сахалина и Курил. Южно-Сахалинск, 2007. 173 с.

*Приложение к статье Тарасевича А.В.  
Appendix*



*Рисунок 1. Береза украинская, кустообразная форма*



*Рисунок 2. Береза украинская, кустообразная форма*



*Рисунок 3. Береза украинская, кустообразная форма*





*Рисунок 4. Береза украинская, кустообразная форма*



*Рисунок 5. Береза украинская, низкоствольная форма*



*Рисунок 6.* Береза украинская, низкоствольная форма



*Рисунок 7.* Береза украинская, низкоствольная форма



*Рисунок 8. Береза украинская, низкоствольная форма*



*Рисунок 9. Береза украинская, низкоствольная форма*





*Рисунок 10.* Береза украинская, среднествольная форма



*Рисунок 11. Береза украинская, среднествольная форма*



*Рисунок 12.* Береза украинская, высокоствольная форма



*Рисунок 13.* Береза украинская, высокоствольная форма





Рисунок 14. Береза повислая, обычная форма



Рисунок 15. Береза повислая с извилистой текстурой, грубокожая форма



Рисунок 16. Береза украинская, радиальный спил ствола

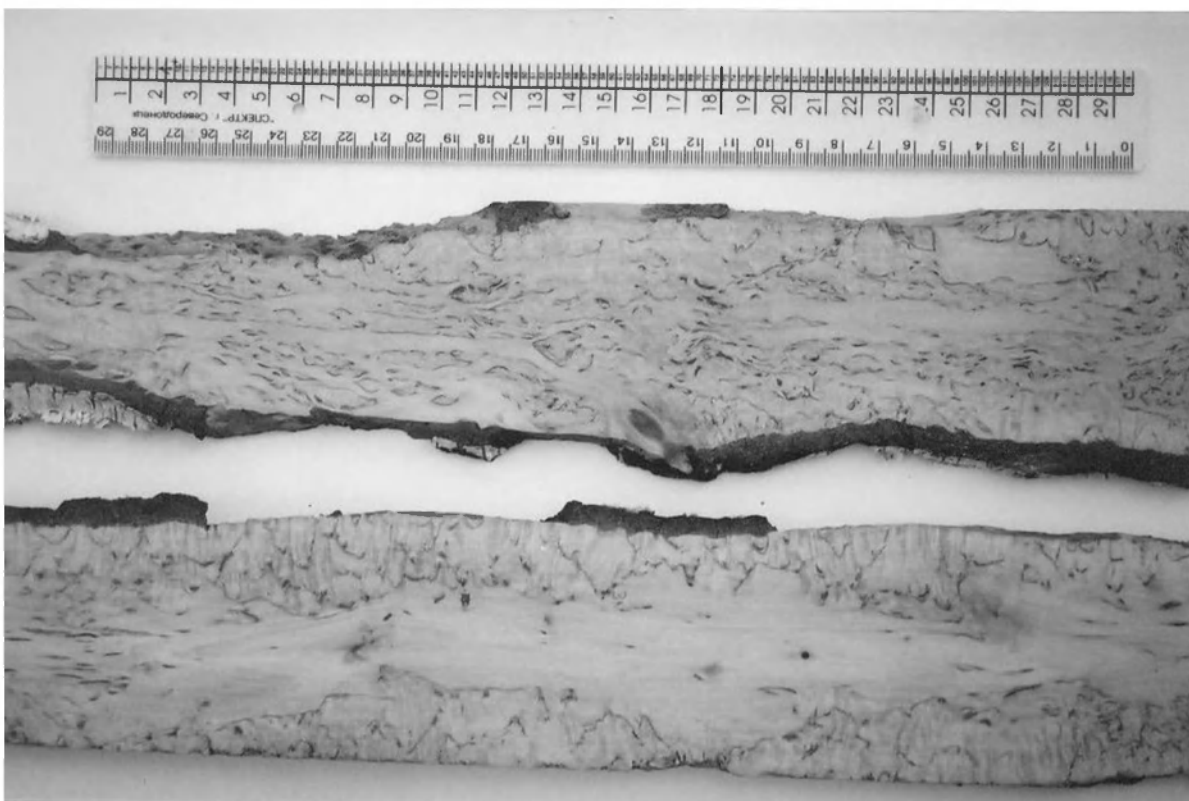


Рисунок 17. Береза карельская, радиальный спил ствола

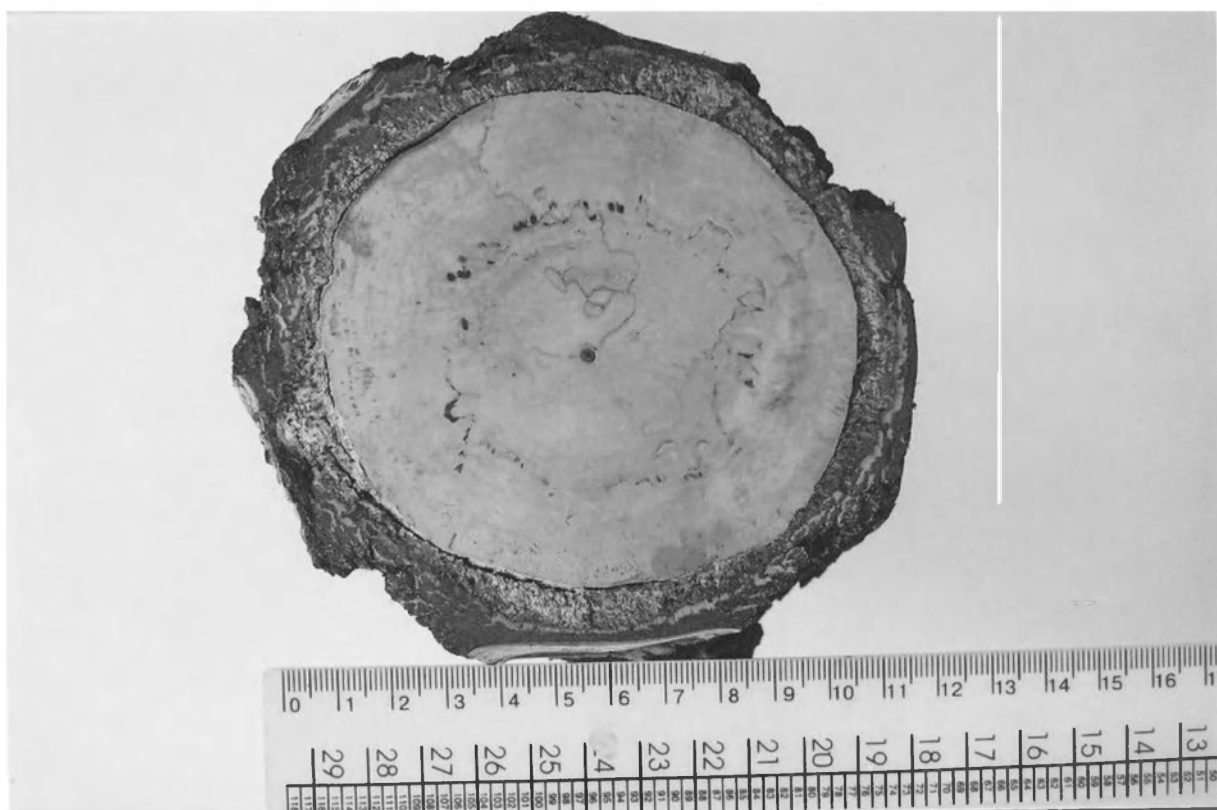


Рисунок 18. Береза украинская, поперечный спил

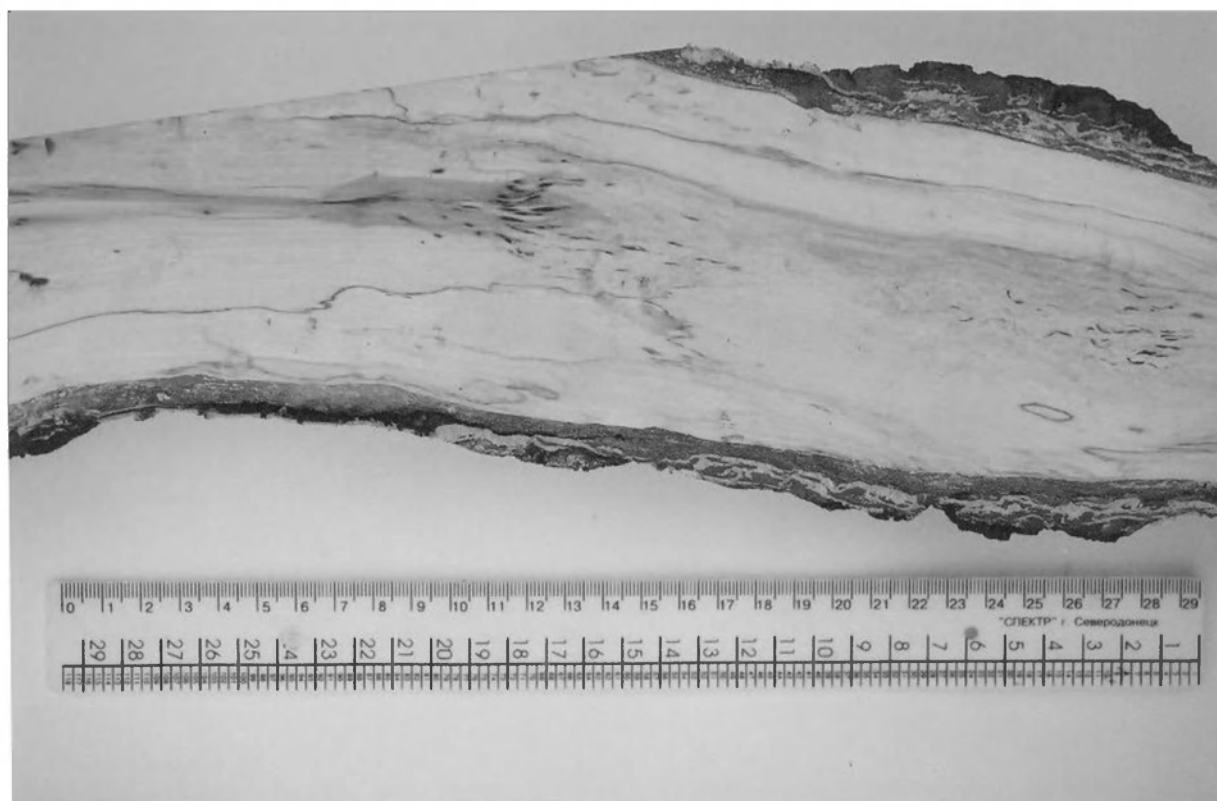


Рисунок 19. Береза украинская, тангентальный спил

## CONTENT

<b>INTRODACTION.</b> Предисловие .....	5
<b>Antonova G.F.</b> FORMATION OF XYLEM AND PHLOEM IN CONIFEROUS .....	6
Формирование ксилемы и флоэмы хвойных .....	7
<b>Appezato-da-Glória B.; Soares A. N.; Silva J. M.; Bombo A. B.; Martins A. R.; Fidelis A.</b> THE MORPHOLOGY AND FUNCTION OF UNDERGROUND SYSTEMS OF SPECIES FROM BRAZILIAN AVANNA .....	11
Морфология и функция подземных систем растений Бразильской саванны .....	
<b>Astrakhantseva N.V., Antonova G.F.</b> MORPHOLOGICAL CHANGES IN THE STRUCTURE OF XYLEM AND PHLOEM IN THE STEMS OF SCOTS PINE TREES WITH DIFFERENT RATES GROWTH .....	16
Морфологические изменения в структуре ксилемы и флоэмы в стволах деревьев сосны обыкновенной разной скорости роста .....	16
<b>Bagaev S.S.</b> TEST OF POSTERITIES OF GEOGRAPHICAL POPULATIONS OF KARELIAN BIRCH IN THE KIROV REGION .....	21
Испытание потомств географических популяций березы карельской в Кировской области .....	21
<b>Baranov O.Yu., Nikolaeva N.N., Mashkina O.S., Baliuckas V.</b> PHYLOGENETIC ANALYSIS OF CURLY BIRCH BASED ON ALCOHOLDEHYDROGENASE GENE SEQUENCING DATA .....	24
Филогенетический анализ березы карельской на основании данных секвенирования гена алкоголь дегидрогеназы .....	24
<b>Barsukova T.L.</b> VARIABILITY OF CARELICA BIRCH BY MORPHOLOGICAL FORMS IN CULTURES OF DIFFERENT AGE IN BELARUS CONDITIONS .....	29
Изменчивость березы карельской по морфологическим формам в культурах разного возраста в условиях Белоруси .....	29
<b>Bolondinskii V.K., Belashev B.S., Savitskii A.I.</b> STUDY OF GROWTH ANOMALIES IN WOODY PLANTS IN CONNECTION WITH EXHALATION OF SUBSOIL RADON .....	33
Изучение ростовых аномалий у древесных растений в связи с эксхалацией почвенного радона .....	33
<b>Bolondinskii V.K., Vilikainen L.M.</b> RESEARCH OF LIGHT DEPENDENCE OF PHOTOSYNTHESIS IN THE BIRCH SEEDLINGS IN NORMAL CONDITION AND IN CONDITIONS OF SOIL DROUGHT .....	38
Исследование световой зависимости фотосинтеза у саженцев березы в норме и в условиях почвенной засухи .....	38
<b>Bragg D. C.</b> POSSIBLE ENVIRONMENTAL INFLUENCES ON THE FORMATION OF THE BIRDSEYE ABNORMALITY IN SUGAR MAPLE ( <i>ACER SACCHARUM</i> MARSH.) .....	42
Воздействие факторов внешней среды на формирование аномалии «птичий глаз» у клена сахарного ( <i>Acer saccharum</i> MARSH.) .....	
<b>Budykina N.P., Titov A.F.</b> PLANT GROWTH REGULATORS CIRCON AFFECTS PLANT RESPONSES TO ENVIRONMENTAL FACTORS .....	46
Модификация реакции растений на действие неблагоприятных факторов внешней среды с помощью синтетического регулятора роста – циркона .....	46
<b>Burlakov P.S., Drovnina S.I.</b> THE FORMATION AND FEATURES OF POPULATIONS OF TREE-LIKE <i>JUNIPERUS COMMUNIS</i> L. ....	50
Механизм формирования и особенности популяций древовидной формы <i>Juniperus communis</i> L. ....	50
<b>Burmistrova N.A., Goma A. M., Raldugina G.N.</b> CONTENTS OF SOLUBLE SUGARS AND COLD RESISTANCE OF TRANSGENIC RAPESEED PLANTS WITH OF THE COLD-REGULATED OSMYB4 TRANSCRIPTION FACTOR .....	53
Содержание растворимых сахаров и холодоустойчивость растений рапса со встроеным геном OSMYB4 ..	54
<b>Chavchavadze E.S., Sizonenko O.Yu., Volkova S.B.</b> SOME FEATURES OF ADAPTATION THE SECONDARY XYLEM OF DWARF SHRUBS AND PROSTRATE DWARF SHRUBS TO ENVIRONMENT OF THE ARCTIC REGION .....	59
Некоторые особенности адаптации вторичной ксилемы кустарничков и стланичков к условиям Арктики ...	59



<b>Chebotareva K.E., Gamalei Yu.V.</b> THE STUDY OF COLEUS BLUMEI VARIATION IN RELATION TO ONTOGENETIC DEVELOPMENT AND EPIGENETIC MEMORY IN PLANTS .....	63
Пестролистность <i>Coleus blumei</i> Benth. в качестве объекта исследований норм развития и эпигенетической памяти растений .....	63
<b>Chernobrovkina N.P., Robonen E.V.</b> L-ARGININE STORAGE IN SCOTS PINE NEEDLES UNDER THE INFLUENCE OF NITROGEN AND BORON .....	65
Накопление L-аргинина в хвое сосны обыкновенной под воздействием азота и бора .....	65
<b>Deych K.O., Sudachkova N.E., Milyutina I.L.</b> EFFECT OF INTRASPECIFIC COMPETITION ON THE ACTIVITY OF ENZYMES INVOLVED IN THE METABOLISM OF GLUTAMIC ACID IN KAMBIAL ZONE OF PINUS SYLVESTRIS L. ....	69
Влияние внутривидовой конкуренции на активность ферментов, участвующих в метаболизме глутаминовой кислоты в прикамбиальной зоне сосны обыкновенной .....	69
<b>Galibina N.A., Tselischeva U.L., Andreev V.P., Sofronova I.N., Fedorova A.P.</b> PEROXIDASE ACTIVITY IN ORGANS AND TISSUES OF TREES OF GENUS BETULA .....	74
Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев рода <i>Betula</i> .....	74
<b>Galibina N.A., Krasavina M.S., Novitskaya L.L., Sofronova I.N.</b> ENZYMES OF SUCROSE METABOLISATION DURING FORMATION OF ABNORMALITIES IN CURLY BIRCH .....	79
Ферменты метаболизации сахарозы при формировании аномалий карельской березы .....	79
<b>Galibina N.A., Sofronova I.N.</b> BIOCHEMICAL AND STRUCTURAL FEATURES OF TREES OF GENUS BETULA AT INITIAL STAGES OF ITS ONTOGENY .....	84
Биохимические и структурные особенности растений рода <i>Betula</i> L. на начальных этапах онтогенеза .....	84
<b>Gamalei Yu.V.</b> THE ORIGIN OF TRANSPORT SYSTEM IN VASCULAR PLANTS. ONTOGENETIC CONTROL OF THEIR DEVELOPMENT .....	89
Природа транспортных сетей сосудистых растений. Контроль их развития в онтогенезе .....	89
<b>Guimarães E., Bortolotto T., Marino C. L., Machado S. R., M. Aparecida de Moraes Dallaqua, Rita de Cássia Sindrônia Maimoni-Rodella.</b> THE THICKENED UNDERGROUND SYSTEM OF <i>JACARANDA OXYPHYLLA</i> AND THE MAINTENANCE OF GENETIC DIVERSITY IN PRESERVED AND DISTURBED HABITATS IN BRAZILIAN SAVANNA .....	94
Разрастание подземной системы <i>Jacaranda oxyphylla</i> и поддержание генетического разнообразия на сохранившихся и подвергнутых антропогенному воздействию территориях Бразильской саванны	
<b>Hiraiwa T., Takashima Y., Ishiguri F., Iizuka K., Yokota S., Yoshizawa N.</b> EFFECTS OF INCLINATION ANGLE OF STEM ON GROWTH STRESS AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS IN THREE WOODY ANGIOSPERMS FORMING REACTION WOOD WITHOUT GELATINOUS FIBERS .....	97
Воздействие угла наклона ствола на стрессовый рост и анатомические характеристики у трех древесных покрытосеменных, формирующих реакцию древесину без образования желатиновых волокон	
<b>Isakov Yu. N., Soustova N. M., Isakov I. Yu.</b> INTEGRATE-EPIGENETIC ORIGIN OF THE KARELIAN BIRCH: THE HYPOTHESIS AND THE FACTS .....	98
Интеграционно–эпигенетическое происхождение карельской березы: гипотеза и факты .....	98
<b>Kalashnikova I.V.</b> HABITAT AND MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF BIRCHES, GROWING ON ASHES NEAR THERMAL POWER STATION .....	104
Габитуальные и морфологические параметры берез в условиях золошлакоотвалов тепловых электростанций .....	104
<b>Karelina T.V., Novitskaya L.L.</b> INFLUENCE OF DIFFERENT CONCENTRATIONS OF SUCROSE AND PRODUCTS OF ITS CLEAVAGE ON THE CONDUCTING TISSUES MORPHOGENESIS OF <i>POPULUS TREMULA</i> L., <i>ALNUS INCANA</i> (L.) MOENCH AND <i>BETULA PENDULA</i> ROTH .....	107
Влияние различных концентраций сахарозы и продуктов ее расщепления на морфогенез проводящих тканей осины, ольхи и березы .....	107
<b>Karelina T.V., Novitskaya L.L., Galibina N.A.</b> INFLUENCE OF EXOGENOUS SUCROSE ON THE ACCUMULATION OF MONO- AND DISACCHARIDES IN TRUNK TISSUES OF <i>POPULUS TREMULA</i> , <i>ALNUS INCANA</i> AND <i>BETULA PENDULA</i> DURING THE PREPARATION FOR DORMANCY .....	112
Влияние экзогенной сахарозы на содержание моно – и дисахаров в тканях ствола березы, ольхи и осины в период подготовки к состоянию покоя .....	113

<b>Kaznina N.M., Titov A.F., Laidinen G.F., Batova J.V. EFFECT OF ZINC ON SOME PHYSIOLOGICAL PROCESSES AND PARAMETERS OF WILD-GROWING GRASSES</b> .....	116
Влияние цинка на некоторые физиологические процессы и показатели у дикорастущих злаков .....	116
<b>Khakimova Z.G. PHENOTYPIC VARIABILITY OF KARELIAN BIRCH IN MARIJ-EL REPUBLIC AND THE ULYANOVSK REGION</b> .....	120
Фенотипическая изменчивость березы карельской в культурах Республики Марий Эл и Ульяновской области .....	120
<b>Kholoptseva E.S., Drozdov S.N., Sazonova T.A., Khilkov N.I. SOIL TEMPERATURE EFFECTS ON CO<sub>2</sub> GAS EXCHANGE IN KARELIAN BIRCH PLANTS</b> .....	124
Влияние температуры почвы на CO <sub>2</sub> -газообмен саженцев карельской березы .....	124
<b>Kopanina A.V., Yeromin V.M. ANATOMY BARK OF SOME SHRUBS AND DWARF SHRUBS GROWING IN THE CONDITIONS OF HYDROTHERMAL ACTIVITY VOLCANOES OF KUNASHIR ISLAND (SOUTHERN KURIL ISLANDS)</b> .....	127
Структурные особенности коры некоторых кустарников и кустарничков в условиях гидротермальной активности вулканов острова Кунашир (южные Курильские острова) .....	127
<b>Korovin V.V. STRUCTURAL ANOMALIES OF THE STALK OF WOOD PLANTS: RESULTS OF SUPERVISION</b> .....	131
Структурные аномалии стебля древесных растений: итоги наблюдений .....	131
<b>Kozlov V. GLOBAL RADIATION DISASTERS AND TREE RINGS</b> .....	136
Глобальные радиационные катастрофы и годовичные кольца .....	137
<b>Krasavina M.S., Prudnikov G.A. PLANT COLD TOLERANCE OF AND BIOELECTROGENESIS</b> .....	142
Холодоустойчивость растений и биоэлектрогенез .....	142
<b>Laur N.V. STATUS OF EXPERIMENTAL PULPWOOD PLANTATION OF <i>NORWAY SPRUCE</i> IN KARELIA</b> ...	147
Состояние опытной балансовой плантации ели европейской в Карелии .....	147
<b>Lisitsyn E.M., Tiunova L.N. ADAPTATION OF WINTER RYE PLANTS TO ALUMINUM-ACID STRESS</b> ....	150
Адаптации растений озимой ржи к алюмокислому стрессу .....	150
<b>Lobzhanidze E.D., Nakaidze E.E., Tsertsvadze D.K., Gabunia M.D. CONDITIONS OF FORMATION OF THE WOOD FALSE RINGS IN TRANSCAUCASIA</b> .....	155
Условия образования ложных колец древесины в Закавказье .....	155
<b>Lykova N.A. THE RESEACH OF THE PLANT ECOPHYSIOLOGICAL AFTEREFFECTS: THE HISTORY, THE TERMINOLOGY AND THE PROBLEM CONDITION</b> .....	159
Исследование экофизиологического последствия у растений: история, терминология, состояние проблемы ...	159
<b>Makhrova T.G. ANALYSIS OF HABITUAL FORMS OF NORWAY SPRUCE IN THE TRACT «DUBKI»(STRUNINO, VLADIMIR REG.)</b> .....	163
Анализ габитуальных форм ели европейской в урочище Дубки (г. Струнино Владимирской обл.) .....	164
<b>Mapelli S., Bertani A. WATER STRESSES, OSMOLYTES AND TREE STEMS GROWTH</b> .....	167
Водный стресс, осмолитики и рост ствола .....	167
<b>Marcati C. R., Wiedenhoef A. C. CAMBIAL ACTIVITY IN CERRADO SPECIES OF SOUTHEASTERN BRAZIL</b> .....	172
Камбиальная активность у видов сerraдо на юго-востоке Бразилии .....	172
<b>Martins L., Bertolozzo T.– M., Furtado E. L., Oda S., Marino C. L. STUDY OF MORPHOLOGICAL STRUCTURE AND THE GENETIC CONTROL OF LIGNOTUBER IN EUCALYPTUS</b> .....	175
Изучение морфологии и генетического контроля «lignotuber» у эвкалиптов .....	175
<b>Markovskaya E. F., Shmakova N. Ju. PIGMENT APPARATUS OF DIFFERENT BIOMORPH OF <i>SAXIFRAGA OPPOSITIFOLIA</i> IN ARCTIC</b> .....	177
Пигментный аппарат <i>Saxifraga oppositifolia</i> разных жизненных форм в Арктике .....	178
<b>Markovskaya E. F., Shklyarevich G.A., Sergienko L.A., Starodubtceva A.A. MORPHOLOGICAL VARIATION OF <i>ZOSTERA MARINA</i> L. ON THE WHITE SEA COASTS</b> .....	179
К вопросу о морфологической изменчивости <i>Zostera marina</i> L. на побережьях Белого моря .....	179

<b>Mashkina O.S., Butorina A.K., Tabatskaya T.M., Shchetinkin S.V. CYTOGENETIC MECHANISMS OF MANIFESTATION THE PATTERNED WOOD OF KARELIAN BIRCH DURING LONG-TERM <i>in vitro</i> CULTIVATION</b> .....	184
Цитогенетические механизмы проявления узорчатости древесины у карельской березы в процессе длительного культивирования <i>in vitro</i> .....	184
<b>Migalina S.V. FEATURES OF LEAF STRUCTURAL ADAPTATION TO CLIMATE IN WHITE BIRCHES (<i>BETULA PENDULA</i> ROTH AND <i>B. PUBESCENS</i> EHRH.)</b> .....	191
Особенности структурной адаптации листа белых берез ( <i>Betula pendula</i> Roth и <i>B. pubescens</i> Ehrh.) к климату .....	191
<b>Milyutina I.L., Sudachkova N.E., Romanova L.I. EFFECT OF THE INTENSITY OF INTRASPECIFIC COMPETITION ON GROWTH AND RESISTANCE OF PHOTOPHILOUS AND SEMI-SHADE PINE SPECIES</b> .....	196
Влияние интенсивности внутривидовой конкуренции на рост и устойчивость светолюбивого и теневыносливого видов сосны .....	196
<b>Miroslavov E.A., Mirgorodskaya O.E., Kotceva N.K., Barmicheva E.M. POSITIVE EFFECT OF THE LOWERED AUTUMNAL-WINTER TEMPERATURES ON MICROSPOROGENESIS IN PLANTS</b> .....	200
Положительное влияние пониженных осенне-зимних температур на микроспорогенез растений .....	201
<b>Molchanov A.G. INTENSIVITY PHOTOSYNTHESIS OF EARLY AND LATE LEAFAGE FORM OF OAK COMMON IN CONDITIONS UNSUFFICIENT MOISTENING</b> .....	204
Интенсивность фотосинтеза рано- и поздне-распускающихся форм дуба черешчатого в условиях недостаточного увлажнения .....	204
<b>Nikolaeva N.N., Leri M.M., Veselkova L.L. MORPHOMETRY OF VEGETATIVE BUDS OF BIRCH: SHORT SHOOTS</b> .....	209
Морфометрия вегетативных почек березы: брахибласты .....	209
<b>Nikolaeva N.N., Leri M.M., Veselkova L.L. MORPHOMETRY OF VEGETATIVE BUDS OF BIRCH: LONG SHOOTS</b> .....	215
Морфометрия вегетативных почек березы: ауксибласты .....	215
<b>Nikolaeva N.N., Leri M.M. STRUCTURAL ORGANIZATION OF 1-YEAR-OLD SEEDLINGS OF BIRCH</b> .....	220
Структурная организация однолетних сеянцев березы .....	220
<b>Novitskaya L.L. MECHANISMS OF INDUCTION OF WOODY PLANTS ABNORMAL CAMBIAL GROWTH ON AN EXAMPLE OF KARELIAN BIRCH</b> .....	225
Механизмы индукции аномального камбияльного роста древесных растений на примере карельской березы .....	225
<b>Novitskaya L.L., Galibina N.A. TRANSPORT AND STORAGE SUGAR'S FORM IN <i>BETULA PENDULA</i> ROTH</b> .....	230
Транспортная и запасная формы сахаров у березы повислой ( <i>Betula pendula</i> Roth) .....	230
<b>Obukhovskaya L.V., Makarova T.B., Oleshuk E.N. THE ADAPTATION OF THE MICROCLONAL REGENERANTS OF THE KARELIAN BIRCH FOR NON-STERIL CONDITIONS OF THE GROWTH IN THE ION EXCHANGE SUBSTRATE</b> .....	237
Адаптация микроклональных регенерантов карельской березы к нестерильным условиям роста на ионообменном субстрате .....	237
<b>Paganová V., Pagan J. PRESENT VALUE AND PERSPECTIVE OF THE CURLY BIRCH GROWING IN SLOVAKIA</b> .....	241
Настоящее и будущее выращивания карельской березы в Словакии .....	241
<b>Pogiba S.P. POLYMORPHISM OF VITAL FORMS OF THE KARELIAN BIRCH IN THE LIGHT OF THE THEORY OF SOMATIC EVOLUTION</b> .....	245
Полиморфизм жизненных форм карельской березы в свете теории соматической эволюции .....	245
<b>Pridacha V.B., Sazonova T.A. DYNAMICS OF MINERAL NUTRIENT AND WATER METABOLISM OF <i>BETULA PENDULA</i> TREES WITH NORMAL AND ABNORMAL STEM WOOD IN SOUTHERN KARELIA</b> .....	249

Динамика минерального и водного обмена древесных растений <i>Betula pendula</i> с нормальной и аномальной древесиной ствола в условиях южной Карелии .....	249
<b>Rabinovich A.L.</b> LIPID MEMBRANES AND THEIR CONSTITUENTS: STRUCTURE, PROPERTIES, FUNCTIONS (COMPUTER SIMULATIONS) .....	253
Липидные мембраны и их компоненты: взаимосвязь между структурой, свойствами и функциями (компьютерное моделирование) .....	253
<b>Raček M., Lichtnerová H., Dragúňová M.</b> REACTIONS OF <i>GINKGO BILOBA</i> L. SEEDLINGS ON WATER SCARCITY .....	257
Реакция сеянцев <i>Ginkgo biloba</i> L. на дефицит влаги .....	257
<b>Repin A.V.</b> DYNAMICS OF FREE AMINO ACIDS IN MALE BLOSSOM CLUSTERS OF CURLY BIRCH ...	260
Динамика свободных аминокислот в мужских сережках карельской березы .....	260
<b>Rinne E., Hakkarainen J. A., Rikkinen J.</b> COMPARATIVE ECOLOGICAL WOOD ANATOMY OF AFRICAN MAHOGANY <i>KILAYA IVORENSIS</i> WITH SPECIAL REFERENCE TO DAMAGE CAUSED BY <i>HYPSIPYLA ROBUSTA</i> SHOOTBORER .....	265
Сравнительная экологическая анатомия древесины африканского махагона <i>Khaya ivorensis</i> , поврежденного <i>Hypsipyla robusta</i> .....	265
<b>Rodrigues T. M., Coneglian A. G., Crocorno dos Reis D., Rolim de Almeida L. F., Machado S. R.</b> VARIATION IN THE DEVELOPMENTAL FEATURES OF THE SECRETORY SYSTEM OF <i>COPAIFERA LANGSDORFFII</i> SEEDLINGS UNDER DIFFERENT LIGHT CONDITIONS .....	270
Особенности развития секреторной системы у сеянцев <i>Copaifera langsdorffii</i> в разных условиях освещения .....	270
<b>Salo V., Timonen T., Harju P., Saranpää P., Saraja H.</b> ANATOMY OF MAZUR-LIKE WOOD IN FINNISH CONIFERS .....	272
Анатомия узорчатой древесины хвойных Финляндии .....	272
<b>Sazonova T.A., Pridacha V.B.</b> WATER AND MINERAL STATUS FEATURES OF SCOTS PINE WITH DIFFERENT GROWTH INTENSITY .....	278
Особенности водного и минерального обмена сосны обыкновенной разной интенсивности роста .....	278
<b>Schetinkin S.V., Schetinkina N.A.</b> ON NATURE OF KARELIAN BIRCH PATTERNED WOOD .....	282
К природе узорчатости древесины карельской березы .....	282
<b>Shchennikova I.N., Lisitsyn E.M.</b> INTRAVARIETAL VARIABILITY OF GENETIC CONTROL OF ALUMINUM RESISTANCE IN BARLEY AND OATS .....	287
Внутривидовая вариабельность генетического контроля алюмоустойчивости ячменя и овса .....	287
<b>Shibaeva T.G., Markovskaya E.F.</b> GROWTH AND DEVELOPMENT OF CUCUMBER PLANTS ( <i>CUCUMIS SATIVUS</i> L.) UNDER CONTINUOUS LIGHT .....	290
Влияние круглосуточного освещения на рост, развитие и состояние фотосинтетического аппарата растений огурца <i>Cucumis sativus</i> L. ....	290
<b>Shulyakovskaya T.A., Repin A.V., Shreders S.M.</b> NITROGEN COMPOUNDS IN THE ORGANS OF SILVER BIRCH AND CURLY BIRCH SAPLINGS, AND THEIR RESPONSE TO NITROGEN TREATMENTS .....	296
Азотистые соединения в органах саженцев березы повислой и карельской березы и их реакция на подкормки азотом .....	296
<b>Shulyakovskaya T.A., Pyinova M.K., Kanyuchkova G.K.</b> LIPID COMPOSITION OF TRUNK TISSUES IN CURLY BIRCH SAPLINGS AS RELATED TO FIGURED GRAIN FORMATION .....	300
Липидный состав тканей ствола саженцев карельской березы в связи с формированием узорчатой древесины .....	301
<b>Shurova M.L.</b> STATE OF KARELIAN BIRCH PLANTATIONS IN THE REPUBLIC OF KARELIA .....	305
Состояние насаждений карельской березы в Республике Карелия .....	306
<b>Sibul I., Habicht K.-L., Ploomi A.</b> CURLY BIRCH STANDS AND CULTIVATION RESULTS IN ESTONIA .....	310
Насаждения карельской березы и результаты ее культивирования в Эстонии .....	310

<b>Sivolapov A.I.</b> ANATOMICAL AND HISTOLOGICAL PROPERTIES AND WOOD DENSITY OF <i>POPULUS CANESCENS</i> POLYPLOIDS IN VORONEZH REGION .....	314
Анатомо-гистологические особенности и плотность древесины у полиплоидных форм тополя сереющего .....	314
<b>Sivolapov V.A., Blagodarova T.A.</b> AGE VARIABILITY OF WOODY LIBRIFORM OF BLACK ALDER PLUS TREES IN KHOPYOR NATURE RESERVE .....	318
Возрастная изменчивость древесинного либриформа плюсовых деревьев ольхи черной в Хоперском заповеднике .....	318
<b>Soboleva L.M., Mileschina A.V.</b> THE PERSPECTIVES OF THE USE OF SOME TREE SPECIES FOR THE PLANTING OF GREENERY IN THE CITIES OF CENTRAL RUSSIA .....	320
Перспективы использования некоторых древесных пород для озеленения городов Центральной России ...	321
<b>Sonsin, J. O., Barros, C. F., Marcati, C. R.</b> ECOLOGICAL TENDENCIES IN WOOD ANATOMY OF CERRADO SPECIES .....	325
Экологические тенденции в анатомии древесины видов серрадо	
<b>Stasova V.V., Skripalshikova L.N., Zubareva O.N., Tatarintsev A.I.</b> THE FEATURES OF CONDUCTIVE TISSUE STRUCTURES IN PINE AND BIRCH STEMS AT ANTHROPOGENIC LANDSCAPES .....	327
Особенности структуры проводящих тканей стволов сосны и березы в антропогенных ландшафтах .....	327
<b>Sukhareva T.A.</b> THE CHANGES IN THE MINERAL COMPOSITION OF PLANT BY DECREASING EMISSION LOAD ON FOREST ECOSYSTEMS .....	331
Изменения в минеральном составе растений при уменьшении эмиссионной нагрузки на лесные экосистемы .....	331
<b>Sysoeva M.I., Ikkonen E.N., Sherudilo E.G.</b> EFFECTS OF SHORT-TERM AND LONG-TERM LOW TEMPERATURE TREATMENTS ON THE NET-PHOTOSYNTHESIS OF CUCUMBER .....	335
Влияние кратковременных и длительных низкотемпературных воздействий на нетто-фотосинтез листьев огурца .....	335
<b>Tarasevych A.V.</b> POPULATION VARIETIES OF GENUS <i>BETULA</i> L. AND THEIR ESTIMATION FOR USING IN UKRAINIAN POLISSYA .....	337
Популяционные разновидности рода <i>Betula</i> L. и их оценка для использования в Полесье Украины .....	337
<b>Tatarinov F.A., Molchanov A.G., Kurbatova J.A.</b> THE INFLUENCE OF WEATHER AND SOIL CONDITIONS ON STEM RESPIRATION IN SPRUCE FOREST AT SOUTH-WEST OF VALDAI HILL .....	346
Роль погодных и эдафических условий в формировании дыхания стволов деревьев в словых лесах на юго-западе Валдайской возвышенности .....	347
<b>Terebova E.N., Evdokimova E.V.</b> SCOTS PINE'S DEVELOPMENTAL STABILITY ESTIMATION: CORRELATION OF MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL INDICATORS UNDER SULFUR AND HEAVY METALS POLLUTION .....	351
Стабильность развития сосны обыкновенной: связь морфологических и физиологических показателей в условиях загрязнения .....	351
<b>Titov A. F., Venzhik Yu. V., Talanova V.V., Nazarkina E. A.</b> EFFECT OF LOW TEMPERATURE ON GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WINTER AND SPRING WHEAT PLANTS .....	355
Влияние пониженной температуры на рост и фотосинтетический аппарат растений озимой и яровой пшеницы .....	355
<b>Vaiserman A.M.</b> EPIGENETIC ADAPTATION: ONTOGENETIC AND TRANSGENERATIONAL ASPECTS .....	358
Эпигенетическая адаптация. Онтогенетические и трансгенерационные аспекты .....	359
<b>Vetchinnikova L.</b> ON REGULARITIES OF PHENOTYPIC SINGS OF PATTERNED WOOD IN KARELIAN BIRCH ONTOGENY .....	364
О закономерностях фенотипического проявления узорчатой древесины в онтогенезе карельской березы ...	364
<b>Vintoniv I., Sopushynskyy I., Vintoniv R.</b> SOME ANATOMICAL FEATURES OF SYCAMORE WITH DECORATIVE AND RESONANCE WOOD ( <i>ACER PSEUDOPLATANUS</i> L.) .....	368
Некоторые особенности строения явора с декоративно-резонансной древесиной ( <i>Acer pseudoplatanus</i> L.) ...	368

<b>Yeromin V.M., Kopanina A.V., Skibin O.A. ECCENTRICITY OF THE WOOD TRUNK IS THE REACTION TO INFLUENCE OF NATURE FACTORS</b> .....	372
Эксцентricность древесного ствола – реакция на воздействие различных факторов .....	372
<b>Yeromin V.M., Kopanina A.V., Vlasova I. I. VARIATIONS IN STRUCTURE THE OF STEMS LIANS IN CONNECTION WITH THE METOD OF ATTACHMENT TO A SUPPORT</b> .....	376
Отклонения в структуре стебля лиан в связи со способом прикрепления к опоре .....	376
<b>APPENDIX. Приложение</b> .....	379

Научное издание

СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОТКЛОНЕНИЯ  
ОТ НОРМАЛЬНОГО РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ  
ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ

*Издано в авторской редакции*

Сдано в печать 13.05.2011 г. Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>8</sub>.  
Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать офсетная.  
Уч.-изд.л. 45,3. Усл. печ. л. 46,5. Тираж 150 экз.  
Изд. № 202. Заказ № 962

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