

УДК 581.824.2: 581.143.32

## **ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОЙ САХАРОЗЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ФЛОЭМЫ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ, ОЛЬХИ СЕРОЙ И ОСИНЫ**

**Т. В. Тарелкина, Л. Л. Новицкая**

*Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия*

Представлены результаты экспериментов, направленных на выявление роли сахарозы в аномальном морфогенезе проводящих тканей лиственных древесных растений. Ранее мы показали, что высокие концентрации экзогенной сахарозы вызывают у березы и ольхи формирование ксилемы, имеющей большое сходство с узорчатыми древесинами этих видов, тогда как ксилема осины сохраняет типичное для вида строение. В настоящей работе продемонстрировано влияние растворов сахарозы различной концентрации на формирование флоэмы. У ольхи и осины введение высоких концентраций сахарозы (10 и 20 %) не оказало влияния на структуру поздней флоэмы; реакция этих видов проявилась через изменение функционального состояния паренхимных клеток (появление крупной центральной вакуоли, накопление крахмала). У березы увеличение концентрации сахарозы в растворе привело к усилению паренхиматизации поздней флоэмы. В проводящей флоэме всех исследованных видов при введении растворов с концентрацией сахарозы 1–5 % закладывались элементы склеренхимы, что является структурной аномалией для березы, но типично для ольхи и осины. Сделан вывод, что при увеличении концентрации сахаров в камбиальной зоне березы выше некоего порогового значения их утилизации в рамках прежней структуры тканей оказывается недостаточно, и происходит образование новых запасающих клеток и склереид. У ольхи и осины, очевидно, имеются механизмы, обеспечивающие поддержание уровня сахарозы в пределах, необходимых для сохранения характерной для вида модели флоэмогенеза, одним из которых может быть образование толстостенных элементов склеренхимы. Разница в запасных метаболитах в условиях эксперимента дает основание полагать, что в тканях ствола ольхи и осины отсутствует большой избыток сахаров.

**Ключевые слова:** сахароза; флоэмогенез; запасающая паренхима; склереиды; волокна; крахмал.

### **T. V. Tarelkina, L. L. Novitskaya. EXOGENOUS SUCROSE EFFECT ON PHLOEM FORMATION IN SILVER BIRCH, GREY ALDER AND ASPEN**

This study is a continuation of a series of experiments to identify the role of sucrose in the anomalous morphogenesis of conducting tissues in deciduous woody plants. Previously, it was found that the exposure of trunk tissue to solutions with a high concentration of sucrose causes birch and alder to form xylem similar to the figured grain of these species, while aspen xylem does not differ in structure from typical wood. In this paper, the effect of sucrose solutions of various concentrations on phloem formation is analyzed. In alder and aspen, high concentrations of sucrose (10 and 20 %) were found to have no effect on the structure of the late phloem; the reaction of these species was manifested through a change in the functional state of parenchyma cells (formation of a large central

vacuole, accumulation of starch). At the same time, birch demonstrated a tendency for increased parenchymatization of the late phloem with increasing sucrose concentration in the solution, but the observed differences were not significant. In the treatments with a sucrose concentration 1–5 %, sclerenchyma elements in all the studied species differentiated in the conductive phloem. This is a structural anomaly for birch, but typical for alder and aspen. It was concluded that as the concentration of sugars in the cambial zone of birch rises above a certain threshold value, their utilization within the framework of the former structure of tissues become insufficient, and so there form new storage cells and sclereids. Supposedly, alder and aspen have mechanisms to keep the level of sucrose within the limits necessary for normal phloemogenesis, and one of them, apparently, is the formation of thick-walled sclerenchyma elements. The difference in the metabolites stored by parenchyma cells under the experimental conditions is a reason to believe that trunk tissues of grey alder and aspen normally do not contain much of excessive sugars.

**Key words:** sucrose; phloemogenesis; storage parenchyma; sclereids; fibers; starch.

---

## Введение

Узорчатая древесина одной из форм березы повислой – карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) высоко ценится по всему миру за свои декоративные качества и является одной из наиболее ценных древесин Северной Европы [Hagqvist, Mikkola, 2008]. Высокая эстетическая и хозяйственная ценность узорчатой древесины обуславливает неизменный интерес к изучению механизмов, лежащих в основе ее формирования.

Большинство авторов связывают образование узорчатой древесины карельской березы с нарушением деятельности камбия и дифференциации камбиальных производных [Барильская, 1978; Ahokas, 1985; Коровин, Зуихина, 1985; Коровин, 1987; Velling et al., 2000; Коровин и др., 2003; Naujoks et al., 2017]. Камбий – гетеротрофная ткань, его активность находится в прямой зависимости от притока фотоассимилятов [Kandiah, 1979; Oribe et al., 2003; Simard et al., 2013]. Основной транспортной формой ассимилятов у древесных растений умеренного климата является сахароза [Zimmermann, Ziegler, 1975; Turgeon, Wolf, 2009]. В период активного камбиального роста это практически единственный сахар, который обнаруживается во флоэмном экссудате березы повислой (*Betula pendula* Roth) [Колесниченко, 1985]. Установлено, что формирование узорчатой древесины карельской березы происходит на фоне высокой концентрации сахарозы в камбиальной зоне [Novitskaya, Kushnir, 2006; Novitskaya et al., 2016], что сопровождается изменением активности расщепляющих сахарозу ферментов [Галибина и др., 2015а, б] и экспрессии кодирующих их генов [Мощенская и др., 2017, Галибина и др., 2019]. Выдвинута гипотеза, согласно которой формирование аномальной древесины у карельской березы индуцируется

появлением избытка транспортной сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне [Новицкая, 1997, 2008; Novitskaya, Kushnir, 2006]. Проверка гипотезы осуществлялась с использованием методического приема, позволяющего изучить влияние сахарозы на деятельность интактного камбия [Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008]. В ткани ствола обычной березы повислой с типичной для вида прямо-слоистой древесиной (*B. pendula* var. *pendula*) вводили растворы сахарозы различной концентрации. Было установлено, что рост концентрации сахарозы в растворе сопровождался изменением камбиальной активности [Тарелкина, Новицкая, 2018] и формированием проводящих тканей, имеющих общие черты с проводящими тканями карельской березы [Novitskaya, Kushnir, 2006; Novitskaya, 2009; Tarelkina et al., 2018]. В дальнейшем были поставлены эксперименты с введением растворов сахарозы в ткань ствола двух других древесных видов – ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и осины (*Populus tremula* L.). У осины ксилема, сформировавшаяся во время эксперимента, имела типичное для вида строение, тогда как у ольхи при введении высоких концентраций сахарозы (10 и 20 %) ксилема приобретала некоторые черты строения, характерные для узорчатой древесины этого вида [Tarelkina et al., 2018].

В наших предыдущих публикациях основное внимание уделено влиянию избытка сахарозы на формирование ксилемы. В настоящей работе на примере тех же видов исследована взаимосвязь между повышением уровня сахарозы и развитием структурных аномалий проводящей флоэмы.

## Материалы и методы

Объектами исследования были береза повислая (*Betula pendula* Roth), ольха серая (*Alnus*

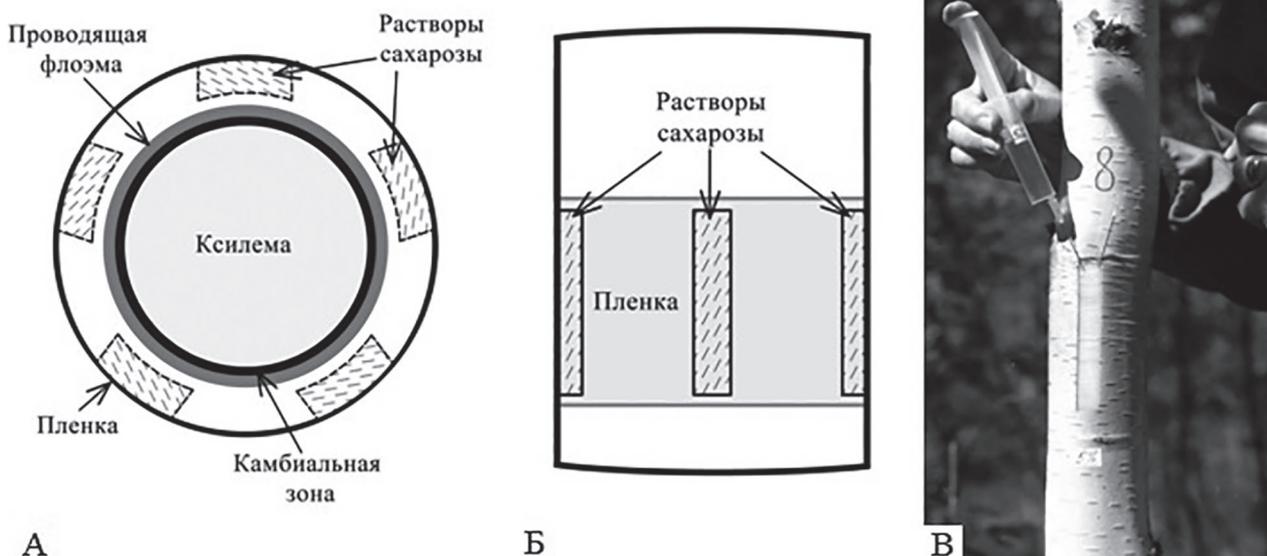


Рис. 1. Эксперимент с введением растворов сахарозы в ткани ствола древесных растений. Радиальная (А) и фронтальная (Б) проекции схемы расположения камер с растворами. В – внешний вид камеры во время введения раствора

Fig. 1. An experiment with the introduction of sucrose solutions in to the trunk tissues of woody plants. A, B – schematic representation of chambers with solutions, radial (A) and frontal (B) projections. В – appearance of the chamber during the introduction of the solution

*incana* (L.) Moench) и осина (тополь дрожащий, *Populus tremula* L.). Подбирали деревья в возрасте 15–20 лет без видимых внешних повреждений. Все они произрастали в одинаковых почвенно-климатических условиях на Агробиологической станции КарНЦ РАН (2 км к югу от г. Петрозаводска, 61°45' с. ш., 34°20' в. д.).

Введение растворов сахарозы в ткани ствола проводили в соответствии с опубликованной методикой [Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008]. На высоте 130 см от земли на стволе намечали 5 вертикально расположенных прямоугольников (10 × 2 см) на одинаковом расстоянии друг от друга (рис. 1). В прямоугольниках при помощи прививочного ножа аккуратно удаляли наружные слои коры до нижней части непроводящей флоэмы. Проводящая флоэма и камбий оставались неповрежденными. После этого зону поранения изолировали водонепроницаемым материалом (прозрачный скотч), в результате чего на стволе получали 5 одинаковых камер. В камеры с помощью шприца вводили растворы сахарозы возрастающей концентрации: 1%; 2,5%; 5%; 10%; 20%. Каждый раствор вводили в одну из камер.

Введение растворов проводили в период активного камбиального роста и продолжали до завершения деятельности камбия. Интенсивная транспирация листьев способствовала всасыванию растворов внутрь ствола. Использование

прозрачного скотча в качестве водонепроницаемого материала позволяло следить за уровнем раствора в камерах. Растворы ежедневно добавляли, чтобы камеры были заполнены целиком. Продолжительность эксперимента составляла 5 недель. Биологическая повторность для каждого вида – 3 дерева.

Посторонние воздействия в эксперименте были сведены к минимуму за счет соблюдения следующих условий: 1) для эксперимента подбирались деревья примерно одного возраста, высоты и диаметра, с ровными стволами без видимых повреждений, близко произраставшие друг к другу в одинаковых почвенно-климатических условиях; 2) камеры были сделаны на одной высоте и равномерно расположены по окружности ствола на равном расстоянии друг от друга, имели одинаковые линейные размеры и объем; 3) различия по времени между заполнением отдельных камер были минимальными.

Отбор образцов проводили в конце вегетационного периода (октябрь), поскольку к этому моменту все клетки завершили свое формирование. Для микроскопических исследований из средней части каждой камеры вырезали блок объемом 5 × 5 × 3 мм (длина × ширина × высота), который включал слои тканей от зоны контакта опытного раствора с раневой поверхностью коры до начала годичного кольца кси-

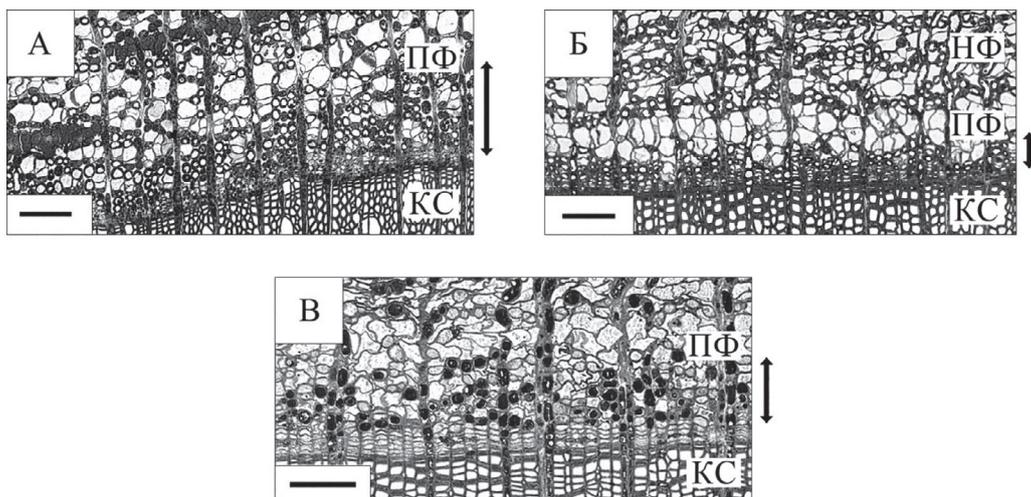


Рис. 2. Внутренние слои коры осины (А), ольхи (Б) и березы (В). Вариант с введением 10% раствора сахарозы. НФ – непроводящая флоэма, ПФ – проводящая флоэма, КС – ксилема. Двойной стрелкой обозначена нижняя зона коры. Отрезок = 100 мкм

Fig. 2. Inner layers of the bark of aspen (A), alder (Б) and birch (В). Variant with 10% sucrose solution. НФ – non-conductive phloem, ПФ – conductive phloem, КС – xylem. The double arrow indicates the lower zone of the bark. Scale bar = 100 μm

лемы предыдущего года. Образцы фиксировали глутаральдегидом с последующей постфиксацией осмием и заключали в эпон [Уикли, 1975]. На ультратоме LKB Ultratome IV (Швеция) изготавливали срезы толщиной 2 мкм, которые окрашивали 1% водным раствором сафранина. Микроскопический анализ проводили на световом микроскопе Axiolmager A1 (Karl Zeiss, Германия), обработку изображений осуществляли при помощи программы ВидеоТест-Морфология 5.0 (ВидеоТест, Россия).

При проведении измерений руководствовались рекомендациями [Яценко-Хмелевский, 1954; IAWA..., 1989; Scholz et al., 2013]. На микрофотографиях срезов методами имидж-анализа проводили измерения следующих параметров:

- 1) ширина приростов флоэмы (на поперечных срезах в 3-кратной повторности для каждого варианта и каждого дерева);
- 2) относительная площадь, занятая клетками аксиальной паренхимы, и их количество (в 3–5 участках поздней флоэмы, суммарная площадь которых составляла не менее 0,5 мм<sup>2</sup>; полученные данные суммировали для каждого дерева и каждого варианта и пересчитывали в шт./мм<sup>2</sup>);
- 3) доля клеток с крупной центральной вакуолью в общем числе паренхимных клеток;
- 4) относительная площадь крахмальных зерен в клетках лучевой паренхимы поздней флоэмы (увеличение x1000 с использованием иммерсионного масла; в каждом образце подсчитывали относительную пло-

щадь, занимаемую крахмальными зёрнами в клетках лучевой паренхимы, не имеющих крупной центральной вакуоли; подсчет вели в 20-кратной повторности с каждого образца).

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программы Statistica, версия 10 (StatSoft, Россия). Оценку достоверности различий между вариантами для таких параметров, как прирост поздней флоэмы и относительная площадь крахмальных зерен в клетке, проводили с применением процедуры общих линейных моделей (GLM). Оценку достоверности различий между вариантами для остальных параметров проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа.

## Результаты и обсуждение

Микроскопический анализ показал, что в области экспериментального воздействия через 2 месяца после окончания введения растворов (октябрь; ростовые процессы в дереве завершены, ткани ствола полностью сформированы) в коре исследованных видов, как и в древесине [Tarelkina et al., 2018], можно выделить три зоны, различающиеся по анатомическому строению:

- 1) периферическую зону, состоящую из ранней перидермы (феллема + феллоген + феллодерма) и каллусной паренхимы;
- 2) среднюю зону, включающую непроводящую флоэму и слой ранней проводящей флоэмы;

Параметры поздней флоэмы, сформировавшейся у исследованных видов в эксперименте с введением в ткань ствола растворов сахарозы

Parameters of the late phloem, formed in the studied species in the experiment with the introduction of sucrose solutions into the trunk tissues

Вид Species	Параметр Parameter	Концентрация сахарозы в растворе Concentration of sucrose in the solution					p-value
		1,0 %	2,5 %	5,0 %	10,0 %	20,0 %	
<i>Betula pendula</i>	$W_{\text{phl}}$ , мкм $W_{\text{phl}}$ , $\mu\text{m}$	111,06 ± 45,27	110,26 ± 28,24	125,61 ± 11,32	116,74 ± 13,98	121,45 ± 10,71	0,188
	$S_p$ , %	73,25 ± 12,03	66,44 ± 2,74	78,87 ± 7,86	80,85 ± 10,72	76,12 ± 11,23	0,571
	$N_p$ , шт./мм <sup>2</sup> $N_p$ , n/mm <sup>2</sup>	1742 ± 224	2081 ± 434	2035 ± 84	2271 ± 416	2545 ± 226	0,122
<i>Alnus incana</i>	$W_{\text{phl}}$ , мкм $W_{\text{phl}}$ , $\mu\text{m}$	84,23 ± 20,81	84,03 ± 18,34	77,77 ± 21,36	85,43 ± 20,54	82,36 ± 15,82	0,588
	$S_p$ , %	66,80 ± 14,93	50,27 ± 0,88	67,21 ± 19,25	61,73 ± 10,01	72,67 ± 1,23	0,377
	$N_p$ , шт./мм <sup>2</sup> $N_p$ , n/mm <sup>2</sup>	1920 ± 195	1437 ± 334	2074 ± 779	1733 ± 141	2069 ± 411	0,492
	$R_v$ , %	68,08 ± 13,45	72,87 ± 2,49	58,73 ± 1,98	58,32 ± 3,61	60,79 ± 3,18	0,288
	$S_{\text{st}}$ , %	21,55 ± 7,60	24,44 ± 6,43	24,47 ± 7,05	22,95 ± 6,05	26,55 ± 7,07	0,273
<i>Populus tremula</i>	$W_{\text{phl}}$ , мкм $W_{\text{phl}}$ , $\mu\text{m}$	124,03 ± 37,58	116,37 ± 25,58	119,75 ± 35,02	116,20 ± 38,49	124,30 ± 35,67	0,078
	$S_p$ , %	62,21 ± 6,42	58,54 ± 9,36	57,84 ± 9,09	63,73 ± 7,49	62,98 ± 11,15	0,258
	$N_p$ , шт./мм <sup>2</sup> $N_p$ , n/mm <sup>2</sup>	2419 ± 397	1955 ± 296	2061 ± 403	2773 ± 261	1987 ± 337	0,087
	$R_v$ , %	37,46 ± 5,42	38,73 ± 1,93	38,54 ± 10,47	22,12 ± 13,01	53,27 ± 4,45	<b>0,022</b>
	$S_{\text{st}}$ , %	20,36 ± 4,88	30,21 ± 7,07	37,52 ± 7,20	36,28 ± 6,57	40,89 ± 6,82	<b>0,0001</b>

*Примечание.* Все данные представлены как  $M \pm SD$ , где  $M$  – средняя величина,  $SD$  – стандартное отклонение.  $W_{\text{phl}}$  – прирост поздней флоэмы,  $S_p$  – относительная площадь паренхимы в поздней флоэме,  $N_p$  – число паренхимных клеток на единицу площади поздней флоэмы,  $R_v$  – доля клеток с крупной центральной вакуолью в общем числе паренхимных клеток,  $S_{\text{st}}$  – относительная площадь клетки луча поздней флоэмы, занятая крахмалом. Различия между вариантами эксперимента достоверны при  $p$ -value  $\leq 0,05$ .

*Note.* All data are presented as  $M \pm SD$ , where  $M$  is the average value,  $SD$  is the standard deviation.  $W_{\text{phl}}$  – width of the late phloem increment,  $S_p$  – relative area of parenchyma in the late phloem,  $N_p$  – number of parenchyma cells per unit area of the late phloem,  $R_v$  – proportion of cells with a large central vacuole in the total number of parenchyma cells,  $S_{\text{st}}$  – relative area of the late phloem ray cell occupied by starch. The differences are significant at  $p$ -value  $\leq 0,05$ .

3) нижнюю зону, представленную слоем поздней проводящей флоэмы (рис. 2).

Наибольший интерес представляет нижняя зона, т. к. ее формирование по времени совпало с проведением эксперимента [Косиченко, 1969; Kramer, Kozlowski, 1979; Еремин, Нитченко, 1996]. В связи с этим влияние сахарозы на морфогенез проводящей флоэмы оценивали на основании исследования поздней флоэмы.

**Прирост поздней флоэмы.** У трех исследованных видов отсутствовали достоверные различия между вариантами эксперимента по величине полностью сформированного прироста поздней флоэмы (табл.). У ольхи приросты не превышали 100 мкм, у осины у одного дерева данный показатель был больше 150 мкм, у березы он в основном колебался в пределах 100–150 мкм. Обращает на себя внимание, что у ольхи и осины приросты поздней флоэмы в вариантах с разными концентрациями сахарозы практически не изменялись, тогда как у двух деревьев березы имела место

тенденция к увеличению приростов с ростом концентрации раствора от 1 до 5 %, после чего они оставались на достигнутом уровне.

Ранее в аналогичном эксперименте было показано, что у березы при повышении концентрации сахарозы в растворе происходило уменьшение приростов ксилемы [Novitskaya, Kushnir, 2006]. Различия между приростами дают основание говорить о разной реакции материнских клеток двух проводящих тканей на повышение концентрации сахарозы, что находит подтверждение в морфогенетическом эффекте градиента сахарозы в камбиальной зоне [Krabel, 2000; Sundberg et al., 2000].

**Паренхима в составе поздней флоэмы.**

У березы наблюдалась тенденция к увеличению как площади, занятой паренхимой в поздней флоэме, так и числа паренхимных клеток на 1 мм<sup>2</sup> поперечного среза с ростом концентрации раствора (табл.). У ольхи и осины различий по данным показателям мы не выявили. В то же время реакция паренхимных клеток

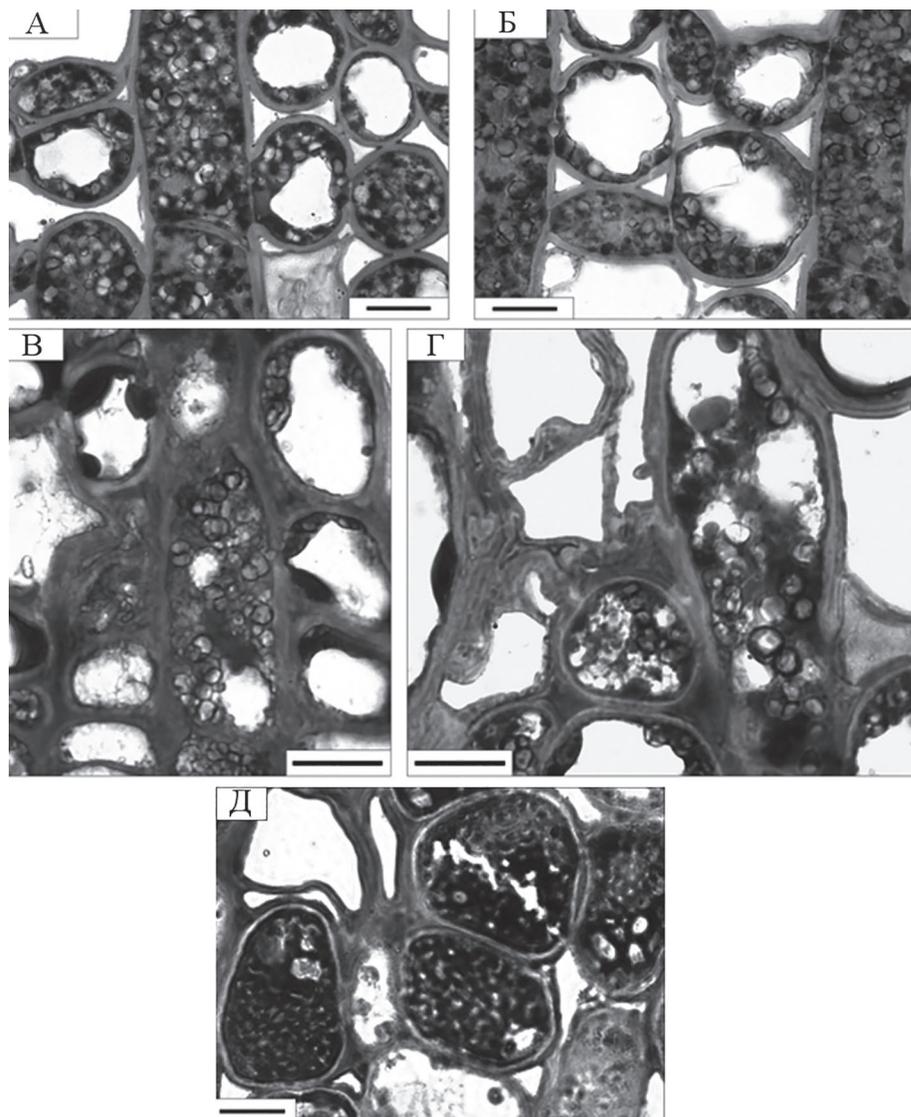


Рис. 3. Крахмальные зерна в клетках поздней флоэмы. А и Б – осина, варианты с введением 2,5% и 20% растворов сахарозы соответственно, В и Г – ольха, варианты с 1% и 20% раствором сахарозы соответственно, Д – береза, вариант с введением 10% раствора сахарозы. Длина отрезка = 10 мкм

Fig. 3. Starch grains in cells of the late phloem. А and Б – aspen, the variants with 2.5% and 20% sucrose solutions, respectively, В and Г – alder, the variants with 1% and 20% sucrose solution, respectively, Д – birch, the variant with 10% sucrose solution. Scale bar = 10  $\mu$ m

на введение растворов сахарозы у трех исследованных видов была различной.

В проводящей флоэме осины при высокой концентрации сахарозы (20 %) отмечен сдвиг соотношения между клетками без вакуоли и клетками с крупной центральной вакуолью в сторону увеличения доли последних (табл.) ( $p < 0,05$ ). Вакуоли имели бесцветное прозрачное содержимое. У ольхи во всех вариантах эксперимента 60 и более процентов паренхимных клеток имели крупную центральную вакуоль, содержимое вакуолей также было бесцветным и прозрачным.

Увеличение концентрации сахарозы в растворе стимулировало накопление крахмала в паренхимных клетках коры осины (табл.; рис. 3, А, Б). Так, в варианте с введением 1% раствора сахарозы площадь крахмальных зерен в клетках лучевой паренхимы поздней флоэмы составляла около 20 %, тогда как в варианте с введением 20% сахарозы крахмальные зерна занимали до 40 % площади клетки ( $p < 0,001$ ). У ольхи мы не наблюдали значительного увеличения содержания крахмала в клетках лучевой паренхимы поздней флоэмы

с увеличением концентрации сахарозы (табл.; рис. 3, В, Г). Во всех вариантах эксперимента крахмальные зерна занимали около 20–25 % площади поперечного сечения клетки.

У березы оценить степень вакуолизации паренхимных клеток флоэмы, а также площадь, занятую крахмальными зернами в клетках лучевой паренхимы, не представлялось возможным из-за большого количества присутствовавших в клетках танинов, которые при фиксации четырехокисью осмия окрашивались в черный цвет. Тем не менее в отдельных клетках аксиальной паренхимы мы все же наблюдали накопление крахмала (рис. 3, Д).

Паренхимные клетки в составе проводящих тканей выполняют много функций, важнейшими из которых являются накопление запасных соединений и участие в поддержании концентрационных градиентов в русле дальнего транспорта метаболитов [Sauter, 1988; De Schepper et al., 2013; Spicer, 2014; Morris, 2016]. Тенденция к увеличению числа паренхимных клеток в проводящей флоэме березы при высоких концентрациях экзогенного раствора указывает на усиление в ткани функции запасаения.

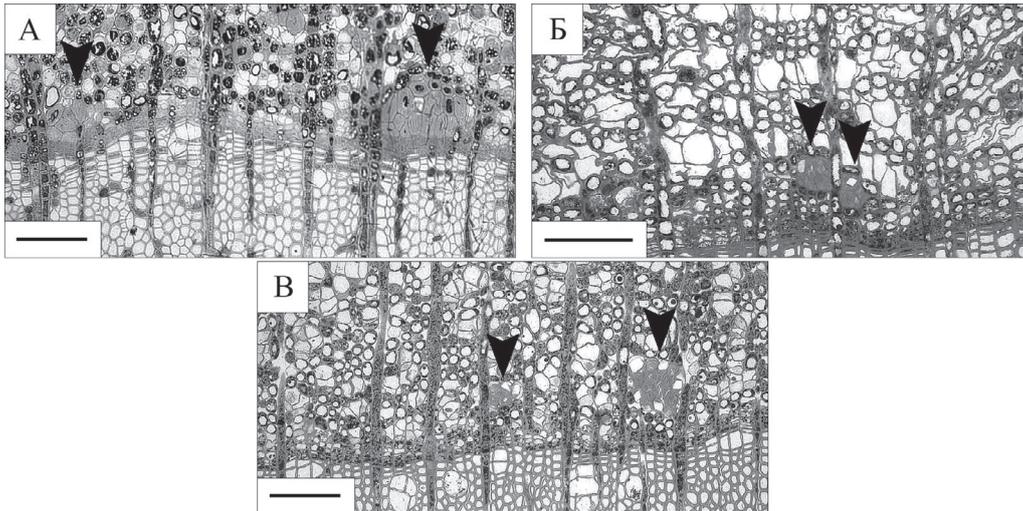
Роль запасных резервуаров отводится вакуолям и пластидам паренхимных клеток. Обращает на себя внимание разница в запасаемых метаболитах у исследованных видов. Накопление сахаров в вакуоли является одной из первых реакций клетки на появление избытка сахарозы [Курсанов, 1976; Гамалей, 2004]. Биохимический анализ свидетельствует о том, что в крупных прозрачных вакуолях паренхимных клеток ольхи и осины присутствовал продукт расщепления сахарозы – фруктоза [Тарелкина и др., 2015]. У ольхи и особенно у осины в паренхимных клетках поздней флоэмы мы наблюдали крахмальные зерна. Синтез крахмала считается одним из наиболее мобильных путей выведения сахаров из обмена веществ через их отложение в «неглубокий» запас. Известно, что при высоком уровне сахаров образование крахмала сменяется более субстрато- и энергозатратным синтезом соединений липидной природы [Курсанов, 1976]. Факт, что при введении высоких концентраций сахарозы в паренхиме коры ольхи и осины накапливались растворимые сахара и крахмал, указывает на то, что уровень сахаров в клетках был относительно небольшим. В свою очередь в клетках березы в тех же вариантах эксперимента имел место активный синтез нейтральных (запасных) липидов [Шуляковская и др., 2014] и танинов [Novitskaya, Kushnir, 2006], и это свидетельствует о значительном повышении здесь содержания сахарозы.

Результаты нашего эксперимента позволяют предположить, что у ольхи и осины имеются механизмы, способствующие быстрому освобождению проводящей флоэмы от избытка сахарозы. Что касается березы, то у нее, очевидно, концентрация сахарозы поднимается выше некоторого порогового значения, биохимические механизмы регуляции их уровня (синтез запасных соединений) в рамках существующих клеток паренхимы оказываются недостаточно эффективными, и происходит образование новых запасяющих клеток.

**Склеренхима в составе поздней флоэмы.** У березы введение сахарозы в концентрациях 1, 2,5 и 5 % вызвало склерификацию элементов флоэмы в непосредственной близости от камбия (рис. 4, А). Склерейды имели более крупные размеры, чем окружающие их паренхимные клетки, и были собраны в группы из 5–15 клеток. Судя по размещению групп склерейд между радиальными лучами, склерификация затронула производные камбия, которые в норме должны были дифференцироваться в ситовидные трубки и клетки аксиальной паренхимы. В образцах тканей ольхи, взятых из зоны экспериментального воздействия, в варианте с введением сахарозы в концентрации 2,5 % вблизи камбия были отмечены небольшие группы склерейд, которые, как и у березы, располагались между радиальными лучами (рис. 4, Б). У отдельных деревьев осины при введении сахарозы в концентрациях 1 и 2,5 % мы наблюдали заложение дополнительных небольших групп флоэмных волокон в непосредственной близости от камбия (рис. 4, В). При введении более высоких концентраций сахарозы дополнительные волокна не закладывались.

Таким образом, в эксперименте с введением экзогенной сахарозы у всех исследованных видов в поздней флоэме закладывались элементы склеренхимы с очень толстыми лигнифицированными целлюлозными оболочками – волокна у осины и склерейды у ольхи и березы. Причем в наибольшей степени процесс склерификации был выражен у березы, что совпадает с ранее полученными результатами [Novitskaya, 2009]. Приведенный факт представляет особый интерес в связи с тем, что если у осины и ольхи наличие склеренхимы в проводящей флоэме является типичной для данных видов структурной особенностью этой ткани [Косиченко, 1969; Косиченко, Лисичка, 1978; Trockenbrodt, 1991], то у березы в норме склерейды здесь не образуются [Trockenbrodt, 1991; Еремин, Нитченко, 1996].

Склерейдам коры древесных растений раньше часто приписывали механическую функцию



*Рис. 4.* Элементы склеренхимы в поздней флоэме. А – береза, вариант с введением 5% сахарозы, Б – ольха, вариант с введением 2,5% сахарозы, В – осина, вариант с введением 1% раствора сахарозы. Стрелками указаны группы склереид (А, Б) и группы волокон (В). Отрезок = 100 мкм

*Fig. 4.* Elements of sclerenchyma in the late phloem. А – birch, the variant with 5% sucrose solution, Б – alder, the variant with 2.5% sucrose solution, В – aspen, the variant with 1% sucrose solution. Arrows indicate sclereid groups (А, Б) and fiber groups (В). Scale bar = 100 μm

[Fahn, 1974; Эзау, 1980]. В то же время высказывалось мнение, что склереиды, располагающиеся, как правило, группами среди окружающих их мягких тканей коры, едва ли могут играть значительную роль в обеспечении механической прочности ствола [Бородин, 1938; Александров, 1966]. Недавно выполненное исследование механических свойств тканей коры плодоножек яблони показало, что склереиды не вносят значительного вклада в прочность плодоножки; эту функцию выполняют флоэмные волокна [Horbens et al., 2014]. Е. Страсбургер [Strasburger, 1891] впервые предположил, что метаболические процессы, имеющие место в запасующих тканях, приводят к выработке излишнего количества целлюлозы, которая затем откладывается в виде толстых слоев во вторичной оболочке склереид. Мы считаем, что склерификация клеток, заключающаяся в отложении толстых целлюлозных лигнифицированных оболочек, представляет собой способ выведения из обмена излишка сахаров [Новицкая, 2008; Novitskaya, 2009].

Примечательно, что заложение дополнительных склеренхимных элементов у ольхи и осины происходило в диапазоне концентраций 1–2,5 %, при введении более высоких концентраций (5–20 %) структура тканей практически не изменялась. У березы «аномальные» склереиды появлялись при концентрациях 1–5 %, в вариантах с 10% и 20% сахарозой они отсутствовали, но при этом сильно повыша-

лась степень паренхиматизации ткани. Исходя из вышесказанного можно допустить, что склерификация клеток проводящих тканей ствола древесных растений является механизмом, обеспечивающим выведение из обмена излишков сахарозы, но в определенных пределах ее концентрации. В этом случае сохранение структуры ткани у ольхи и осины в вариантах с концентрацией сахарозы 10 и 20 % свидетельствует о том, что у них количество сахарозы в проводящей флоэме не поднимается выше уровня, допускающего образование склеренхимы.

Что касается березы, то особенности реакции ее тканей на введение экзогенной сахарозы могут быть связаны с более высокой фотосинтетической продуктивностью единицы площади листа у этого древесного растения по сравнению с другими видами [Цельникер, Малкина, 1986]. Отсюда следует, что в период камбиального роста проводящая флоэма березы, очевидно, функционирует в условиях повышенной загруженности сахарами. Поэтому появление во флоэме дополнительной сахарозы может индуцировать развитие структурных аномалий, призванных утилизировать большие излишки дисахарида.

## Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что введение сахарозы в ткани ствола березы, ольхи и осины оказало влияние

на формирование флоэмы, но характер и степень проявления этого влияния у разных видов были различными. У березы при высоких концентрациях экзогенной сахарозы проводящая флоэма приобретала сходство с аналогичной тканью карельской березы. В частности, отмечены увеличение объема паренхимы и склерификация клеток вблизи камбиальной зоны. В отличие от березы введение экзогенной сахарозы у ольхи и осины не вызвало заметных изменений в строении проводящей ткани коры, даже на фоне высоких концентраций раствора она сохранила типичное для видов строение. Крупная центральная вакуоль и накопление крахмала в паренхимных клетках флоэмы свидетельствуют об отсутствии здесь большого избытка сахаров. В целом это дает основание считать, что у ольхи и осины имеются механизмы, препятствующие сильному повышению концентрации сахарозы во флоэме. Сохранение гомеостаза в данном случае может осуществляться за счет характерных для этих видов моделей флоэмогенеза, включающих образование структур с очень толстыми лигнифицированными целлюлозными оболочками (склереиды у ольхи и флоэмные волокна у осины), а также в результате интенсивного оттока сахаров в другие ткани и органы.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).*

*Авторы выражают благодарность Д. С. Ивановой за помощь в подготовке срезов для микроскопического анализа образцов.*

## Литература

- Александров В. Г. Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. 431 с.
- Барильская Л. А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботанический журнал. 1978. Т. 63, № 6. С. 805–811.
- Бородин И. П. Курс анатомии растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 312 с.
- Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиального роста // Физиология растений. 2015а. Т. 62, № 3. С. 410–419. doi: 10.7868/S0015330315030057
- Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиология растений. 2015б. Т. 62, № 6. С. 804–813. doi: 10.7868/S0015330315060068
- Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Никерова К. М., Мощенская Ю. Л., Бородина М. Н., Софронова И. Н. Регуляция активности апопластной инвертазы в камбиальной зоне карельской березы // Онтогенез. 2019. Т. 50, № 1. С. 53–64. doi: 10.1134/S0475145019010026
- Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: СПбГУ, 2004. 424 с.
- Еремин В. М., Нитченко Н. Д. Анатомия коры представителей сем. Березовых. Брест: БрГУ, 1996. 100 с.
- Колесниченко В. М. Динамика содержания и превращения ассимилятов у древесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1985. 22 с.
- Коровин В. В. Общее в строении аномальных древесин // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, № 4. С. 472–476.
- Коровин В. В., Зуихина С. П. Некоторые закономерности строения аномальной древесины клена, березы и ольхи // Биологические науки. 1985. № 8. С. 68–73.
- Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносков Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2003. 280 с.
- Косиченко Н. Е. К вопросу о годичной слоистости луба древесных пород // Лесной журнал. 1969. № 1. С. 33–37.
- Косиченко Н. Е., Лисичка Т. Г. Гистологический состав коры ствола и ветвей *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и содержание в ней дубильных веществ // Растительные ресурсы. 1978. Т. 14, № 2. С. 268–273.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 647 с.
- Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Топчиева Л. А., Новицкая Л. Л. Экспрессия генов, кодирующих изоформы сахарозосинтазы, в ходе аномального ксилогенеза карельской березы // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 4. С. 301–310. doi: 10.7868/S0015330317030101
- Новицкая Л. Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
- Тарелкина Т. В., Новицкая Л. Л. Изменение частоты и локализации антиклинальных делений в камбиальной зоне березы повислой под влиянием сахарозы // Онтогенез. 2018. Т. 49, № 4. С. 1–9. doi: 10.1134/S0475145018010044
- Тарелкина Т. В., Новицкая Л. Л., Галибина Н. А. Содержание растворимых сахаров в тканях ствола березы, ольхи и осины в эксперименте с введением экзогенной сахарозы // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 12. С. 135–142. doi: 10.17076/eb215
- Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. 324 с.
- Цельникер Ю. Л., Малкина И. С. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 5. С. 935–943.
- Шуляковская Т. А., Ильинова М. К., Карелина Т. В. Липидный состав тканей ствола *Betula pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50, № 1. С. 94–104.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 560 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.: АН СССР, 1954. 337 с.

Ahokas H. Cytokinins in the spring sap of curly birch (*Betula pendula* f. *carelica*) and the non-curly form // *J. Plant Physiol.* 1985. Vol. 118. P. 33–39. doi: 10.1016/S0176-1617(85)80162-0

De Schepper V., De Swaef T., Bauweraerts I., Stepe K. Phloem transport: a review of mechanisms and controls // *J. Exp. Bot.* 2013. Vol. 64. P. 4839–4850. doi: 10.1093/jxb/ert302

Fahn A. *Plant anatomy*. Oxford, New York: Pergamon Press, 1974. 611 p.

Hagqvist R., Mikkola A. *Visakoivun kasvatus ja käyttö*. Hämeenlinna: Metsäkustannus & Visaseurary, 2008. 168 p.

Horbens M., Feldner A., Höfer M., Neinhuis C. Ontogenetic tissue modification in *Malus* fruit peduncles: the role of sclereids // *Ann. Bot.* 2014. Vol. 113. P. 105–118. doi: 10.1093/aob/mct262

IAWA list of microscopic features for hardwood identification // *IAWA Bulletin*. 1989. Vol. 10. P. 219–332.

Kandiah S. Turnover of carbohydrates in relation to growth in apple trees. II. Distribution of <sup>14</sup>C assimilates labelled in autumn, spring and summer // *Ann. Bot.* 1979. Vol. 44. P. 185–195. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085718

Krabel D. Influence of sucrose on cambial activity // *Cell and Molecular Biology of Wood Formation* / Eds. R. A. Savidge, J. R. Barnett, R. Napier. Oxford: BIOS Sci. Publ. Ltd, 2000. P. 113–125.

Kramer P. J., Kozlowski T. T. *Physiology of woody plants*. New York, San Francisco London: Academic Press, 1979. 811 p.

Morris H. R. The structure and function of ray and axial parenchyma in woody seed plants: PhD thesis. Ulm, 2016. 171 p.

Naujoks G., Schneck V., Ewald D. 30 Jahre In-vitro-Vermehrung der Braunmäser-Birke // *AFZ-DerWald*. 2017. No. 5. P. 32–35.

Novitskaya L. L. Effect of sucrose on sclerification of bark cells in *Betula pendula* Roth // *Acta Horticulturae*. 2009. No. 835. P. 117–128. doi: 10.17660/ActaHortic.2009.835.10

Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25. P. 18–29. doi: 10.1007/s00344-004-0419-2

Novitskaya L., Nikolaeva N., Galibina N., Tarelkina T., Semenova L. The greatest density of parenchyma inclusions in Karelian birch wood occurs at confluences of phloem flows // *Silva Fenn.* 2016. Vol. 50. P. 1461–1478. doi: 10.14214/sf.1461

Oribe Y., Funada R., Kubo T. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization

of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters // *Trees*. 2003. Vol. 17. P. 185–192. doi: 10.1007/s00468-002-0231-1

Sauter J. J. Seasonal changes in the efflux of sugars from parenchyma cells into the apoplast in poplar stems (*Populus x canadensis* “robusta”) // *Trees*. 1988. Vol. 2. P. 242–249. doi: 10.1007/BF00202379

Scholz A., Klepsch M., Karimi Z., Jansen S. How to quantify conduits in wood? // *Front. Plant Sci.* 2013. Vol. 4. doi: 10.3389/fpls.2013.00056

Simard S., Giovannelli A., Treydte K., Traversi M. L., King G. M., Frank D., Fonti P. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands // *Tree Physiol.* 2013. Vol. 33. P. 913–923. doi: 10.1093/treephys/tpt075

Spicer R. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport // *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65. P. 1829–1848. doi: 10.1093/jxb/ert459

Strasburger E. *Ueber den bau und die verrichtungen der leitungsbahnen in den pflanzen*. Jena: G. Fischer, 1891. 1000 c.

Sundberg B., Ugglä C., Tuominen H. Cambial growth and auxin gradients // *Cell and Molecular Biology of Wood Formation* / Eds. R. A. Savidge, J. R. Barnett, R. Napier. Oxford: BIOS Sci. Publ. Ltd, 2000. P. 169–188.

Tarelkina T. V., Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species // *IAWA J.* 2018. Vol. 39. P. 156–176. doi: 10.1163/22941932-20170198

Trockenbrodt M. Qualitative structural changes during bark development in *Quercus robur*, *Ulmus glabra*, *Populus tremula* and *Betula pendula* // *IAWA Bull.* 1991. Vol. 12. P. 5–22. doi: 10.1163/22941932-90001373

Turgeon R., Wolf S. Phloem transport: cellular pathways and molecular trafficking // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2009. Vol. 60. P. 207–221. doi: 10.1146/annurev.arplant.043008.092045

Velling P., Vihera-Aarnio A., Hagqvist R., Lehto J. Valuable wood as a result of abnormal cambial activity – the case of *Betula pendula* var. *carelica* // *Cell and Molecular Biology of Wood Formation* / Eds. R. A. Savidge, J. R. Barnett, R. Napier. Oxford: BIOS Sci. Publ. Ltd, 2000. C. 377–386.

Zimmermann M. H., Ziegler H. List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates // *Transport in plants Encyclopedia of plant physiology* / Eds. M. H. Zimmermann, J. A. Milburn. New York: Springer-Verlag, 1975. C. 482–503.

Поступила в редакцию 04.07.2019

## References

Aleksandrov V. G. *Anatomiya rastenii* [Plant anatomy]. Moscow: Vysshaya shkola, 1966. 431 p.

Bariľ'skaya L. A. Strukturnyi analiz uzorchatoi drevesiny karel'skoi berezy [Structural analysis of figured wood of Karelian birch]. *Botanicheskii zhurn.* [Bot. J.]. 1978. Vol. 63, no. 6. P. 805–811.

Borodin I. P. *Kurs anatomii rastenii* [Plant anatomy course]. Moscow, Leningrad: Sel'khozgiz, 1938. 312 p.

Eremin V. M., Nitchenko N. D. *Anatomiya kory predstavitelei sem. Berezovykh* [Bark anatomy of representatives of the Betulaceae family]. Brest: Brestskii State University, 1996. 100 p.

Ezau K. Anatomiya semennykh rastenii [Seed plant anatomy]. Moscow: World, 1980. 560 p.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth. *Rus. J. Plant Physiol.* 2015a. Vol. 62, no. 3. P. 381–389. doi: 10.1134/S102144371503005X

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Moshchenskaya Yu. L., Krasavina M. S. Invertase activity in trunk tissues of Karelian birch. *Rus. J. Plant Physiol.* 2015b. Vol. 62, no. 6. P. 753–760. doi: 10.1134/S1021443715060060

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Nikerova K. M., Moshchenskaya Yu. L., Borodina M. N., Sofronova I. N. Apoplastic invertase activity regulation in the cambial zone of Karelian birch. *Rus. J. Dev. Biol.* 2019a. Vol. 50, no. 1. P. 53–64. doi: 10.1134/S0475145019010026

Gamalei Yu. V. Transportnaya sistema sosudistyykh rastenii [Transport system of vascular plants]. St. Petersburg: SPbGU, 2004. 424 p.

Kolesnichenko V. M. Dinamika sodержaniya i prevrashcheniya assimilyatov u drevesnykh rastenii [Dynamics of the content and conversion of assimilates in woody plants]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Voronezh, 1985. 22 p.

Korovin V. V. Obshchee v stroenii anomal'nykh drevesin [The common in the structure of abnormal woods]. *Botanicheskii zhurn.* [Bot. J.]. 1987. Vol. 72, no. 4. P. 472–476.

Korovin V. V., Zuikhina S. P. Nekotorye zakonomernosti stroeniya anomal'noi drevesiny klena, berezy i ol'khi [Some patterns of the structure of anomalous wood of maple, birch and alder]. *Biol. nauki* [Biol. Sci.]. 1985. No. 8. P. 68–73.

Korovin V. V., Novitskaya L. L., Kurnosov G. A. Strukturnye anomalii steblya drevesnykh rastenii [Structural anomalies of the stem of woody plants]. Moscow: MGUL, 2003. 280 p.

Kosichenko N. E. K voprosu o godichnoi sloistosti luba drevesnykh porod [To the question of the annual layering of phloem of tree species]. *Lesnoi zhurnal* [Forest J.]. 1969. No. 1. P. 33–37.

Kosichenko N. E., Lisichka T. G. Gistologicheskii sostav kory stvola i vetvei *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. i sodержanie v nei dubil'nykh veshchestv [The histological composition of the bark of the trunk and branches of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. and the content of tannins in it]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 1978. Vol. 14, no. 2. P. 268–273.

Kursanov A. L. Transport assimilyatov v rastenii [Transport of assimilates in a plant]. Moscow: Science, 1976. 647 p.

Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Topchieva L. V., Novitskaya L. L. Expression of genes encoding sucrose synthase isoforms during anomalous xylogenesis in Karelian birch. *Rus. J. Plant Physiol.* 2017. Vol. 64, no. 4. P. 301–310. doi: 10.1134/S1021443717030104

Novitskaya L. L. O vozmozhnoi prichine formirovaniya strukturnykh anomalii stvola karel'skoi berezy [On the possible reason for the formation of structural anomalies of the trunk of Karelian birch]. *Botanicheskii zhurn.* [Bot. J.]. 1997. Vol. 82, no. 9. P. 61–66.

Novitskaya L. L. Karel'skaya bereza: mekhanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalii [Kareli-

an birch: mechanisms of growth and development of structural anomalies]. Petrozavodsk: Verso, 2008. 144 p.

Shulyakovskaya T. A., Il'ina M. K., Karelina T. V. Lipidnyi sostav tkanei stvola *Betula pendula* i *B. pendula* var. *carelica* (Betulaceae) [Lipid composition of trunk tissues *Betula pendula* and *B. pendula* var. *carelica* (Betulaceae)]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 2014. Vol. 50, no. 1. P. 94–104.

Tarelkina T. V., Novitskaya L. L. Sucrose-caused changes in the frequency and localization of anticlinal divisions in the cambial zone of silver birch. *Rus. J. Dev. Biol.* 2018. Vol. 49, no. 4. P. 214–221. doi: 10.1134/S1062360418040045

Tarelkina T. V., Novitskaya L. L., Galibina N. A. Soderzhanie rastvorimykh sakharov v tkanyakh stvola berezy, ol'khi i osiny v eksperimente s vvedeniem ekzogennoi sakharozy [The content of soluble sugars in the tissues of the trunk of birch, alder and aspen in the experiment with the introduction of exogenous sucrose]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 12. P. 135–142. doi: 10.17076/eb215

Tsel'niker Yu. L., Malkina I. S. Balans organicheskogo veshchestva v ontogeneze lista u listvennykh derev'ev [The balance of organic matter in leaf ontogeny in deciduous trees]. *Fiziologiya rastenii* [Rus. J. Plant Physiol.]. 1986. Vol. 33, no. 5. P. 935–943.

Uikli B. Elektronnaya mikroskopiya dlya nachinayushchikh [Electron microscopy for beginners]. Moscow: World, 1975. 324 p.

Yatsenko-Khmelevskii A. A. Osnovy i metody anatomicheskogo issledovaniya drevesiny [Fundamentals and methods of anatomical studies of wood]. Moscow: AN SSSR, 1954. 337 p.

Ahokas H. Cytokinins in the spring sap of curly birch (*Betula pendula* f. *carelica*) and the non-curly form. *J. Plant Physiol.* 1985. Vol. 118. P. 33–39. doi: 10.1016/S0176-1617(85)80162-0

De Schepper V., De Swaef T., Bauweraerts I., Steppe K. Phloem transport: a review of mechanisms and controls. *J. Exp. Bot.* 2013. Vol. 64. P. 4839–4850. doi: 10.1093/jxb/ert302

Fahn A. Plant anatomy. Oxford, New York: Pergamon Press, 1974. 611 p.

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Hämeenlinna: Metsäkustannus and Visaseurary, 2008. 168 p.

Horbens M., Feldner A., Höfer M., Neinhuis C. Ontogenetic tissue modification in *Malus* fruit peduncles: the role of sclereids. *Ann. Bot.* 2014. Vol. 113. P. 105–118. doi: 10.1093/aob/mct262

IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin.* 1989. Vol. 10. P. 219–332.

Kandiah S. Turnover of carbohydrates in relation to growth in apple trees. II. Distribution of <sup>14</sup>C assimilates labelled in autumn, spring and summer. *Ann. Botany.* 1979. Vol. 44. P. 185–195. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085718

Krabel D. Influence of sucrose on cambial activity. Eds. R. A. Savidge, J. R. Barnett, R. Napier. *Cell and Molecular Biology of Wood Formation* Oxford: BIOS Sci. Publ. Ltd, 2000. P. 113–125.

Kramer P. J., Kozlowski T. T. Physiology of woody plants. New York, San Francisco London: Academic Press, 1979. 811 p.

Morris H. R. The structure and function of ray and axial parenchyma in woody seed plants: PhD thesis. Ulm, 2016. 171 p.

Naujoks G., Schneck V., Ewald D. 30 Jahre In-vitro-Vermehrung der Braunmaser-Birke. *AFZ-DerWald*. 2017. No. 5. P. 32–35.

Novitskaya L. L. Effect of sucrose on sclerification of bark cells in *Betula pendula* Roth. *Acta Horticulturae*. 2009. No. 835. P. 117–128. doi: 10.17660/ActaHortic.2009.835.10

Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth. *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25. P. 18–29. doi: 10.1007/s00344-004-0419-2

Novitskaya L., Nikolaeva N., Galibina N., Tarelkina T., Semenova L. The greatest density of parenchyma inclusions in Karelian birch wood occurs at confluences of phloem flows. *Silva Fenn.* 2016. Vol. 50. P. 1461–1478. doi: 10.14214/sf.1461

Oribe Y., Funada R., Kubo T. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. *Trees*. 2003. Vol. 17. P. 185–192. doi: 10.1007/s00468-002-0231-1

Sauter J. J. Seasonal changes in the efflux of sugars from parenchyma cells into the apoplast in poplar stems (*Populus x canadensis* «robusta»). *Trees*. 1988. Vol. 2. P. 242–249. doi: 10.1007/BF00202379

Scholz A., Klepsch M., Karimi Z., Jansen S. How to quantify conduits in wood? *Front. Plant Sci.* 2013. Vol. 4. doi: 10.3389/fpls.2013.00056

Simard S., Giovannelli A., Treydte K., Traversi M. L., King G. M., Frank D., Fonti P. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth de-

mands. *Tree Physiol.* 2013. Vol. 33. P. 913–923. doi: 10.1093/treephys/tpt075

Spicer R. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65. P. 1829–1848. doi: 10.1093/jxb/ert459

Strasburger E. Ueber den bau und die verrichtungen der leitungsbahnen in den pflanzen. Jena: G. Fischer, 1891. 1000 p.

Sundberg B., Ugglä C., Tuominen H. Cambial growth and auxin gradients // Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Eds. R. A. Savidge, J. R. Barnett, R. Napier. Oxford: BIOS Sci. Publ. Ltd, 2000. P. 169–188.

Tarelkina T. V., Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species. *IAWA J.* 2018. Vol. 39. P. 156–176. doi: 10.1163/22941932–20170198

Trockenbrodt M. Qualitative structural changes during bark development in *Quercus robur*, *Ulmus glabra*, *Populus tremula* and *Betula pendula*. *IAWA Bull.* 1991. Vol. 12. P. 5–22. doi: 10.1163/22941932-90001373

Turgeon R., Wolf S. Phloem transport: cellular pathways and molecular trafficking. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2009. Vol. 60. P. 207–221. doi: 10.1146/annurev.arplant.043008.092045

Velling P., Vihera-Aarnio A., Hagqvist R., Lehto J. Valuable wood as a result of abnormal cambial activity – the case of *Betula pendula* var. *carelica*. Eds. R. A. Savidge, J. R. Barnett, R. Napier. *Cell and Molecular Biology of Wood Formation*. Oxford: BIOS Sci. Publ. Ltd, 2000. P. 377–386.

Zimmermann M. H., Ziegler H. List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates. Eds. M. H. Zimmermann, J. A. Milburn. *Transport in plants Encyclopedia of plant physiology*. New York: Springer-Verlag, 1975. P. 482–503.

Received July 04, 2019

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Тарелкина Татьяна Владимировна

научный сотрудник лаб. физиологии и цитологии  
древесных растений  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: karelina.t.v@gmail.com  
тел.: (8142) 568216

### Новицкая Людмила Людвиговна

главный научный сотрудник лаб. физиологии и цитологии  
древесных растений, д. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: novits@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 568216

## CONTRIBUTORS:

### Tarelkina, Tatiana

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: karelina.t.v@gmail.com  
tel.: (8142) 568216

### Novitskaya, Ludmila

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: novits@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 568216