

УДК 581.143.31: 577.175.132

## **ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОГО ГИББЕРЕЛЛИНА И ЕГО СМЕСИ С САХАРОЗОЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПРИРОСТА КСИЛЕМЫ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ**

**Л. Л. Новицкая, Т. В. Тарелкина, Н. Н. Николаева, Д. С. Иванова, Л. И. Семенова**

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

Исследовали влияние гиббереллина на деятельность камбия в сторону ксилемы у взрослых деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*, обычная береза повислая). В качестве методического приема использовали введение экзогенных растворов. Для этого на стволах деревьев делали «камеры» путем вырезания наружных слоев коры вплоть до нижней части непроводящей флоэмы, оставляя нетронутыми проводящую флоэму и камбиальную зону. В камеры с помощью шприца вводили растворы гиббереллина GA<sub>3</sub> разной концентрации (0,005; 0,01; 0,02; 0,05; 0,1; 0,2 %) и смесь гиббереллина с сахарозой (GA<sub>3</sub> 0,01 % + сахароза 1–20 %). Установлен сильный стимулирующий эффект гормона на формирование прироста ксилемы. Зависимость величины прироста от использованных концентраций выявить не удалось, поскольку их значения, очевидно, превысили уровень, при котором достигается максимально возможный отклик камбиальной зоны на действие гиббереллина при данном метаболическом статусе клеток и тканей. Это подтверждает эффект остаточного влияния экзогенных растворов, проявившийся после прекращения их введения: в вариантах с более высокими концентрациями гормона окончательный прирост ксилемы был больше. Впервые показано, что высокие концентрации сахарозы (10 и 20 %) снижают стимулирующий эффект гиббереллина. Высказано предположение, что в данном случае сахароза может действовать через повышение уровня УДФ-глюкозы, взаимодействие которой с гиббереллином приводит к его конъюгации (инактивации). Нельзя также исключить реакцию УДФ-глюкозы с ауксином, в результате которой образуется конъюгат ИУК-глюкоза, поскольку гиббереллин обеспечивает ускорение камбиального роста только при наличии в ткани физиологически активного, т. е. свободного, ауксина.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth var. *pendula*; регуляция камбиального роста; GA<sub>3</sub>; сахароза.

**L. L. Novitskaya, T. V. Tarelkina, N. N. Nikolaeva, D. S. Ivanova, L. I. Semenova. EFFECT OF EXOGENOUS GIBBERELLIN AND ITS MIXTURE WITH SUCROSE ON XYLEM INCREMENT FORMATION IN SILVER BIRCH**

We studied the effect of gibberellin on cambial activity towards xylem formation in adult birch trees (*Betula pendula* Roth var. *pendula*, common silver birch). The technique used was the injection of exogenous solutions. To this end, “chambers” were made on tree trunks by cutting out the outer layers of bark up to the inner parts of the non-conduct-

ing phloem, leaving the conducting phloem and the cambial zone intact. GA<sub>3</sub> gibberellin solutions (0.005, 0.01, 0.02, 0.05, 0.1, 0.2 %) and a mixture of gibberellin with sucrose (GA<sub>3</sub> 0.01 % + sucrose 1–20 %) were injected into the chambers using a syringe. The hormone produced a strong stimulating effect on xylem increment. We failed to determine the dependence of the increment on the concentration, since its values obviously exceeded the level at which the maximum possible response of the cambial zone to the action of gibberellin was attained with a given metabolic status of cells and tissues. This is confirmed by the effect of residual action of exogenous solutions, which manifested itself after the termination of their administration: the final xylem increment was greater in variants with higher concentrations of the hormone. It was demonstrated for the first time that high sucrose concentrations (10 and 20 %) reduce the stimulating effect of gibberellin. It is hypothesized that in this case, sucrose may act through an increase in the level of UDP-glucose, whose interaction with gibberellin leads to its conjugation (inactivation). Neither can one rule out a reaction of UDP-glucose with auxin, resulting in the formation of conjugate IAA-glucose, since gibberellin can accelerate cambial growth only in the presence of physiologically active (free) auxin in the tissue.

**Key words:** *Betula pendula* Roth var. *pendula*; regulation of cambial growth; GA<sub>3</sub>; sucrose.

## Введение

В регуляции деятельности камбия и дифференциации камбиальных производных участвуют гормоны, в т. ч. гиббереллин [Sorice et al., 2013; Aloni, 2015]. Гиббереллин (гиббереллины) – это группа гормонов, включающая более 100 соединений, большинство из которых не обладают биологической активностью, а являются прекурсорами биоактивных форм. Гиббереллины синтезируются в зрелых листьях, после чего транспортируются по флоэме в акцепторные органы [Hedden, Thomas, 2012]. На тополе показано, что в стволе древесных растений превращение прекурсоров в биоактивные формы происходит в зоне растяжения ксилемы [Israelsson et al., 2005].

Установлено, что гиббереллин оказывает стимулирующее действие на формирование ксилемы. Однако следует отметить, что основная часть работ по изучению влияния гиббереллина на ксилогенез древесных растений выполнена на побегах и молодых растениях [Bradley, Crane, 1957; Digby, Wareing, 1966; Philipson, Coutts, 1980; Zakrzewski, 1983; Ridoutt et al., 1996; Eriksson et al., 2000; Funada et al., 2008; Guo et al., 2015]. На стволах взрослых деревьев исследования в данном направлении очень немногочисленны и охватывают только один вид лиственных (осина) [Israelsson et al., 2005] и один вид хвойных (криптомерия японская) [Kijidani et al., 2016, 2017] древесных растений.

Имеющиеся в литературе сведения позволяют предположить влияние сахарозы на конъюгацию гиббереллина [Schneider, Schliemann, 1994]. Так, в процессе клубнеобразования у картофеля использование экзогенной саха-

розы вызывало уменьшение уровня биоактивного гиббереллина и соответствующее повышение уровня конъюгированного, неактивного гормона [Šimko, 1994]. У большинства древесных растений умеренного климата сахароза является основной транспортной формой фотоассимилятов [Zimmermann, Ziegler, 1975; Turgeon, Wolf, 2009]. На протяжении многих лет мы проводим исследования на формах березы повислой (*Betula pendula* Roth) [Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008; Тарелкина и др., 2015; Novitskaya et al., 2019]. В период активного камбиального роста сахароза является практически единственным сахаром, который обнаруживается во флоэмном экссудате этого древесного растения [Колесниченко, 1985]. В данной связи береза повислая представляет собой перспективный объект исследования для выявления взаимосвязи между повышением уровня сахарозы и влиянием гиббереллина на формирование древесины.

Цель настоящей работы заключалась в изучении действия экзогенных растворов, содержащих гиббереллин, сахарозу и смесь гиббереллина с сахарозой, на продукцию ксилемы в стволах взрослых деревьев березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*, обычная береза повислая).

## Материалы и методы

Объектом исследования была обычная береза повислая (*Betula pendula* Roth var. *pendula*). Возраст растений 15–20 лет. Подбирали деревья с ровными стволами, без сучков в нижней трети ствола и без видимых внешних повреждений. Все опытные растения произрастали в одинаковых почвенно-климатических условиях (Аг-

Варианты эксперимента с введением растворов гиббереллина и сахарозы в ткани ствола березы повислой  
Variants of the experiment with the introduction of solutions of gibberellin and sucrose into the birch trunk tissues

Период проведения эксперимента Experimental period	Действующее вещество Active substance	Вариант эксперимента Variant of the experiment
15.07–21.08.2006	Эксперимент № 1 Experiment No. 1	
	Гиббереллин (GA <sub>3</sub> ) Gibberellin (GA <sub>3</sub> )	0,05 % GA <sub>3</sub>
		0,1 % GA <sub>3</sub>
		0,2 % GA <sub>3</sub>
		Контроль – дистиллированная вода (0 %) Control – distilled water (0 %)
06.07–12.08.2007	Эксперимент № 2 Experiment No. 2	
	Гиббереллин (GA <sub>3</sub> ) Gibberellin (GA <sub>3</sub> )	0,005 % GA <sub>3</sub>
		0,01 % GA <sub>3</sub>
		0,02 % GA <sub>3</sub>
		Контроль – дистиллированная вода (0 %) Control – distilled water (0 %)
	Эксперимент № 3 Experiment No. 3	
	Сахароза (Suc) Sucrose (Suc)	1,0 % Suc
		2,5 % Suc
		5,0 % Suc
		10,0 % Suc
		20,0 % Suc
	Эксперимент № 4 Experiment No. 4	
	Гиббереллин (GA <sub>3</sub> ) + Сахароза (Suc) Gibberellin (GA <sub>3</sub> ) + Sucrose (Suc)	0,01 % GA <sub>3</sub> + 1,0 % Suc
		0,01 % GA <sub>3</sub> + 2,5 % Suc
		0,01 % GA <sub>3</sub> + 5,0 % Suc
0,01 % GA <sub>3</sub> + 10,0 % Suc		
0,01 % GA <sub>3</sub> + 20,0 % Suc		

робиологическая станция КарНЦ РАН, 2 км к югу от г. Петрозаводска, 61°45' с. ш., 34°20' в. д.).

В работе использован разработанный ранее методический подход [Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008], позволяющий изучать влияние различных соединений на активность интактно-го камбия и дифференциацию его производных. Графическое изображение и детали постановки эксперимента представлены в статье [Тарелкина, Новицкая, 2019]. В ходе подготовительных операций на высоте 130 см от поверхности почвы по периметру ствола на равном расстоянии друг от друга получали несколько камер, в которых наружные слои коры были удалены, а проводящая флоэма и камбий оставались неповрежденными. В камеры с помощью шприца вводили опытные растворы. Каждый вариант раствора вводили в одну из камер.

В 2006 и 2007 гг. поставлены четыре эксперимента (табл.). В двух из них использовали растворы гиббереллина (GA<sub>3</sub>) различной концентрации: эксперимент № 1 – 0,05%, 0,1%,

0,2%, эксперимент № 2 – 0,005%, 0,01%, 0,02%. Эксперимент № 3 включал введение сахарозы (Suc) – 1,0%, 2,5%, 5,0%, 10,0%, 20,0%, эксперимент № 4 – введение смеси, состоящей из гиббереллина (0,01 % GA<sub>3</sub>, фоновый раствор) и сахарозы (1,0–20,0 % Suc). Для приготовления растворов использовали биологически активный гиббереллин GA<sub>3</sub> (Sigma Aldrich, Германия). Поскольку концентрация растворов GA<sub>3</sub> была очень низкой, в экспериментах с чистым гиббереллином контролем служили варианты опытов с дистиллированной водой. В опытах с введением сахарозы и смеси «GA<sub>3</sub> + сахароза» варианты сравнивали между собой. Каждый вариант опыта поставлен в трех повторностях (на трех деревьях).

Погодные условия в оба года проведения эксперимента находились в пределах климатической нормы (рис. 1). Введение растворов осуществляли в течение 5 недель. В 2006 г. этот отрезок времени охватывал период активного камбиального роста и завершение деятель-

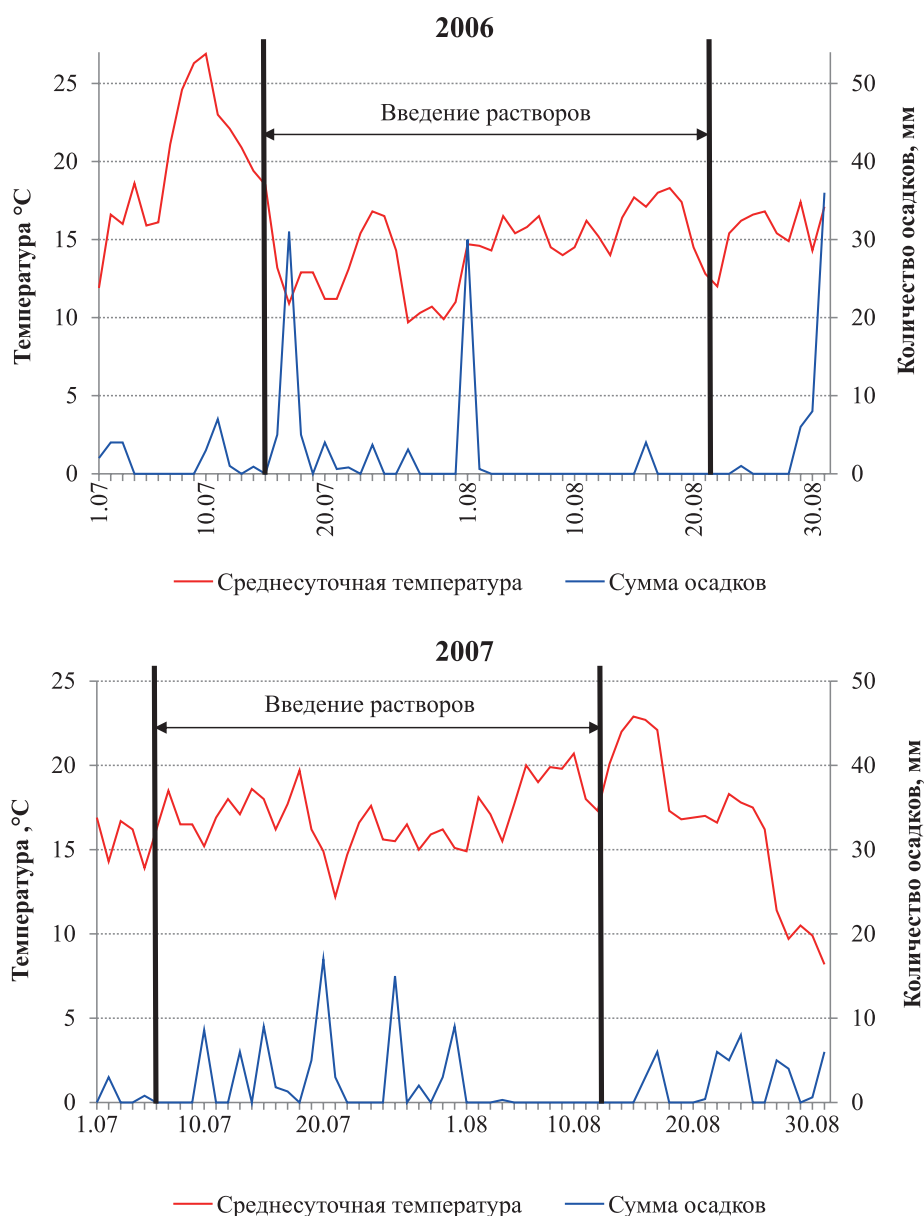


Рис. 1. Среднесуточная температура воздуха и количество осадков во время проведения экспериментов в 2006 и 2007 гг. Данные получены с сервера <https://rp5.ru> по г. Петрозаводску. Сплошной вертикальной линией обозначены даты начала и окончания введения растворов

Fig. 1. The average daily air temperature and precipitation during the experiments in 2006 and 2007. The data was received from the server <https://rp5.ru> in the city of Petrozavodsk. The solid vertical line indicates the start and end dates of the introduction of the solutions

ности камбия. В 2007 г. введение растворов прекратили, когда на фоне высоких среднесуточных температур и достаточного количества осадков камбий еще продолжал работать.

Отбор образцов проводили в октябре. К этому времени структурные элементы ксилемы текущего года были полностью сформированы. Для микроскопических исследований из средней части камеры вырезали блок тканей объ-

емом  $5 \times 5 \times 3$  мм (длина  $\times$  ширина  $\times$  высота), включающий слои от зоны контакта опытного раствора с раневой поверхностью коры до начала годичного кольца ксилемы 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% вод-

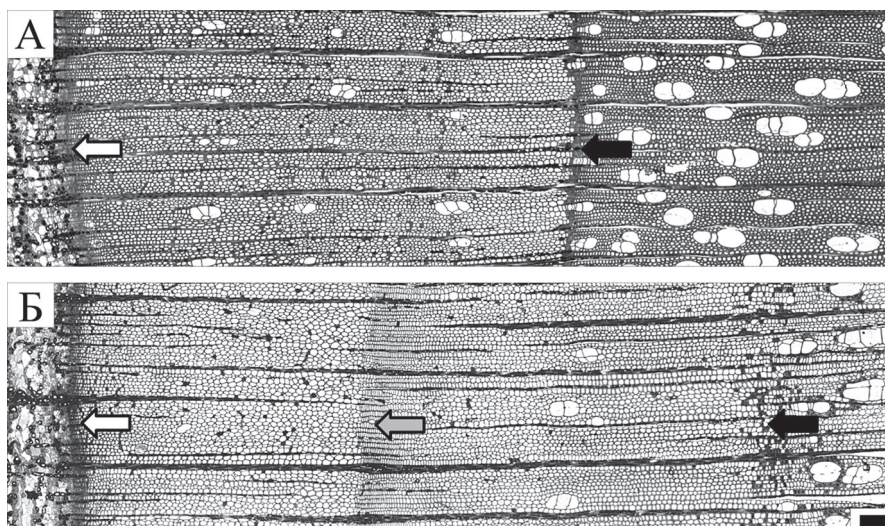


Рис. 2. Поперечные срезы ксилемы из зоны экспериментального воздействия. А – эксперимент 2006 г., вариант с введением 0,2% гиббереллина; Б – эксперимент 2007 г., вариант с введением 0,01% гиббереллина. Черными стрелками обозначена барьерная зона, серой стрелкой – промежуточный слой уплощенных клеток, белыми стрелками – слой терминальной ксилемы. Длина отрезка = 100 мкм

Fig. 2. Cross sections of xylem from the experimental zone. А – experiment in 2006, a variant with the introduction of 0.2% gibberellin; Б – experiment in 2007, variant with the introduction of 0.01% gibberellin. Black arrows indicate the barrier zone, gray arrows indicate the intermediate layer of flattened cells, white arrows indicate the terminal xylem. Scale bar = 100 microns

ным раствором сафранина. Микроскопический анализ проводили на световом микроскопе AxioImager A1 (Karl Zeiss, Германия), используя фотокамеру ADF PRO03 и программное обеспечение ADF Image Capture (ADF Optics, Китай). В ходе анатомических исследований руководствовались рекомендациями [Яценко-Хмельевский, 1954; IAWA ..., 1989]. На трех микрофотографиях срезов с помощью программы ImageJ v. 1.50 (NIH, США) измеряли приросты ксилемы в 3-кратной повторности для каждого среза.

Статистическую обработку результатов проводили на базе программы Statistica, версия 10 (StatSoft, Россия). Оценку достоверности различий между вариантами осуществляли с применением процедуры общих линейных моделей (GLM). Статистически достоверными считались различия при уровне значимости  $p < 0,05$ . Если значение  $p$  было меньше 0,001, то  $p$  указывали в формате  $p < 0,001$ . Все данные на диаграммах представлены как  $M \pm SD$ , где  $M$  – среднее значение,  $SD$  – стандартное отклонение.

### Результаты и обсуждение

В оба года исследований в ксилеме всех опытных деревьев была отчетливо видна барьерная зона, сложенная сплюснутыми в ради-

альном направлении элементами, многие из которых сохранили протопласт, т. е. представляли собой клетки паренхимы (рис. 2). Барьерная зона – это часть ксилемы, формирующаяся в ответ на различные неспецифические поражения тканей ствола и выполняющая защитную функцию [Shigo, Dudzik, 1985]. В нашем эксперименте барьерная зона появилась в результате ответной реакции камбия на удаление периферических слоев коры, поэтому ее локализация может служить анатомическим маркером начала экспериментального воздействия.

В 2007 г. во всех образцах, кроме эксперимента № 3 (введение сахарозы), в приросте ксилемы, сформировавшемся после начала эксперимента, мы наблюдали промежуточный слой уплощенных клеток, расположенный между барьерной зоной и слоем терминальной ксилемы текущего года (рис. 2, Б). В отличие от терминальной ксилемы ширина этого слоя была существенно больше, он имел достаточно размытые очертания, составляющие его клетки сохраняли относительно тонкие оболочки. В образцах 2006 г. промежуточный слой уплощенных клеток в приросте ксилемы отсутствовал (рис. 2, А).

Уменьшение радиального диаметра клеток свидетельствует о воздействии некоего стрессового фактора. Сравнительный анализ по-

годных условий в июле–августе 2006–2007 гг. (рис. 1) указывает на то, что формирование промежуточного слоя в 2007 г. не было связано с сильными перепадами температуры или длительной засухой. Кроме того, в период проведения исследований на деревьях березы не было вспышек развития энтомофауны, что могло бы повлиять на формирование ксилемы. Вместе с тем важным различием между экспериментами было то, что в 2006 г. введение растворов в камеры прекратили в связи с завершением камбиального роста, тогда как в 2007 г. на фоне благоприятных погодных условий деятельность камбия после прекращения введения растворов еще продолжалась. Удаление растворов из камер и демонтаж водонепроницаемого материала, очевидно, привели к резкому изменению влажности тканей ствола в зоне экспериментального воздействия, и это оказало влияние на растяжение клеток дифференцирующейся ксилемы. Таким образом, в эксперименте 2007 г. промежуточный слой уплотненных клеток в ксилеме можно рассматривать как маркер окончания эксперимента.

В связи с вышесказанным, в 2006 г. измеренный прирост включал ксилему, сформировавшуюся от начала эксперимента до окончания камбиального роста (от барьерной зоны до внешней границы годичного кольца текущего года –  $ПР_2$ ). В 2007 г. прирост ксилемы в экспериментах № 2 и № 4 измеряли отдельно в частях, формирование которых проходило (1) в период введения растворов (от барьерной зоны до промежуточного слоя уплотненных клеток –  $ПР_1$ ) и (2) после окончания эксперимента (от слоя уплотненных клеток до внешней границы прироста текущего года –  $ПР_2$ ). В эксперименте № 3 измеренный прирост ксилемы включал зону от начала эксперимента до окончания камбиального роста (от барьерной зоны до внешней границы годичного кольца текущего года –  $ПР_2$ ).

#### *Введение растворов гиббереллина различной концентрации*

В 2006 г. прирост ксилемы, сформировавшейся после начала эксперимента, был значительно выше в вариантах с введением растворов гиббереллина по сравнению с контролем (дистиллированная вода) ( $p < 0,001$ ). В то же время различия между приростами при разных концентрациях гиббереллина отсутствовали ( $p = 0,419$ ) (рис. 3, А).

В 2007 г. из трех деревьев, участвовавших в эксперименте, одно дерево было исключено из анализа в связи с тем, что в ходе исследова-

ния микропрепаратов у него было диагностировано повреждение камбия на стадии изготовления камер. У двух оставшихся деревьев различия между контролем и опытом, как и в предыдущий год, были очень большими ( $p = 0,004$ ) (рис. 3, Б). В разных вариантах опыта прироста ксилемы, сформировавшейся в период введения растворов ( $ПР_1$ ), практически не различались ( $p = 0,283$ ), что также совпадает с результатами 2006 г. Обращает на себя внимание, что величина приростов, сформировавшихся в течение 5 недель эксперимента в 2006 и 2007 гг., имеет близкие значения и колеблется в пределах 1480–2190 и 1330–1780 мкм соответственно. После окончания эксперимента наблюдалась явно выраженная тенденция увеличения прироста ( $ПР_2$ ) по мере роста концентрации гиббереллина в растворе (деревья 4 и 5). К сожалению, подтвердить достоверность наблюдаемых различий не представляется возможным из-за малого объема выборки.

Таким образом, в наших опытах введение гиббереллина  $GA_3$  в ткани ствола взрослых растений березы повислой, произрастающих в естественных условиях, привело к значительному увеличению прироста ксилемы по сравнению с контролем. Полученные результаты согласуются с данными литературы, согласно которым повышение уровня биоактивного гиббереллина в тканях приводит к усилению камбиальной активности и продукции ксилемы у листовых древесных растений [Bradley, Crane, 1957; Wareing, 1958; Digby, Wareing, 1966; Zakrzewski, 1983; Eriksson et al., 2000; Guo et al., 2015; Jeon et al., 2016]. Отсутствие различий между вариантами опыта с разной концентрацией гиббереллина (0,005 % – 0,02 %, 0,05 % – 0,2 %) позволяет предположить, что использованные концентрации вызвали максимально возможный отклик камбиальной зоны в условиях данного метаболического статуса клеток и тканей. В пользу этого свидетельствует «остаточный» эффект более высоких концентраций гиббереллина, который мы наблюдали после окончания эксперимента в виде увеличения прироста ксилемы ( $ПР_2$ ) по мере роста концентрации ранее вводимого раствора (рис. 3, Б).

#### *Введение растворов сахарозы и смеси гиббереллина с сахарозой*

В эксперименте с введением растворов сахарозы у всех деревьев мы наблюдали ярко выраженное уменьшение ширины прироста, сформировавшегося во время эксперимента, с увеличением концентрации сахарозы в растворе ( $p < 0,001$ ) (рис. 3, В). При этом величина

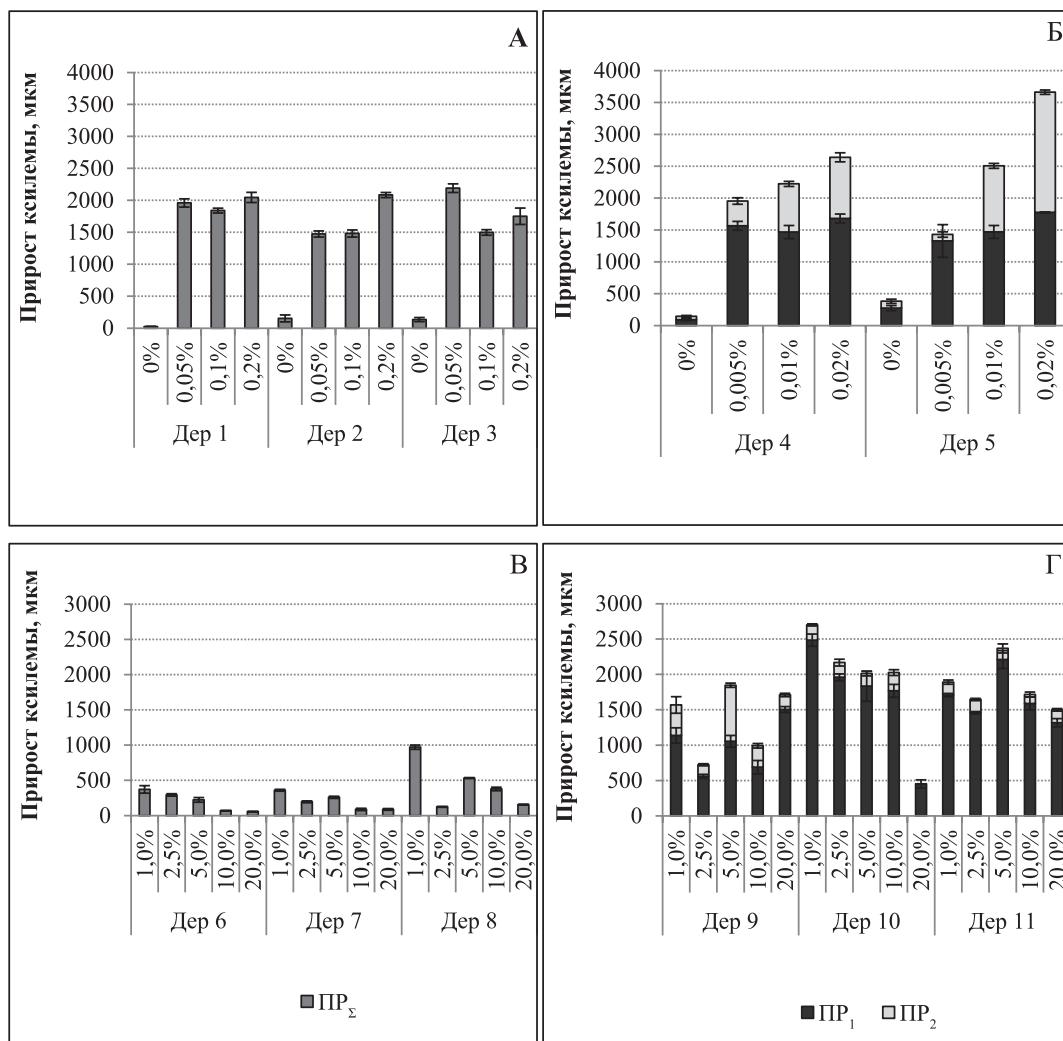


Рис. 3. Приросты ксилемы. А – эксперимент № 1, Б – эксперимент № 2, В – эксперимент № 3, Г – эксперимент № 4. ПР<sub>Σ</sub>, ПР<sub>1</sub> – прирост за период введения растворов, ПР<sub>2</sub> – прирост после введения растворов

Fig. 3. Xylem increments. А – Experiment No. 1, Б – Experiment No. 2, В – Experiment No. 3, Г – Experiment No. 4. ПР<sub>Σ</sub>, ПР<sub>1</sub> – the increment over the period of solution injection, ПР<sub>2</sub> – the increment after solution injection

прироста была небольшой: за исключением одного варианта опыта (дерево 8, сахараза 1 %) она колебалась в пределах 60–530 мкм.

Сопоставление результатов экспериментов с введением чистой сахарозы (рис. 3, В) и смеси сахарозы с гиббереллином (рис. 3, Г) показывает значительное увеличение приростов ксилемы при добавлении гормона. Это еще раз свидетельствует о стимулирующем действии гиббереллина на формирование ксилемы.

В опыте с введением смеси «гиббереллин + сахароза» статистический анализ не выявил достоверных различий между вариантами с разной концентрацией сахарозы по величине прироста ксилемы, сформировавшегося как во время эксперимента (ПР<sub>1</sub>) ( $p = 0,54$ ), так и после его окончания (ПР<sub>2</sub>) ( $p = 0,406$ ). Тем не ме-

нее в 80 % случаев абсолютные значения приростов были ниже, чем при введении 0,01% гиббереллина без сахарозы (рис. 3, Б, Г). Что касается высоких концентраций сахарозы (10 и 20 %), то отмеченный подавляющий эффект дисахарида наблюдался в 100 % случаев.

Установлено, что конъюгированные гиббереллины содержат гликозильный остаток, который получают от УДФ-глюкозы (УДФГ) [Sembdner et al., 1991]. Была предложена модель, согласно которой экзогенная сахароза может действовать через повышение количества УДФГ, что приводит к увеличению уровня конъюгированных и понижению уровня свободных гиббереллинов [Šimko, 1994]. Синтез УДФГ в растениях происходит при расщеплении сахарозы с участием сахарозосинтазы (сахароза + УДФ ↔

УДФГ + фруктоза) или УДФГ-пирофосфорилазы (глюкозо-1-фосфат + УТФ ↔ УДФГ + ФФн). Ранее мы показали, что (1) введение экзогенной сахарозы в ткани ствола березы приводит к росту активности апопластной инвертазы [Тарелкина и др., 2015], (2) гексозы, образующиеся в инвертазной реакции, могут использоваться на образование глюкозо-1-фосфата (Гл-1-Ф) [Novitskaya et al., 2019]. Исследования на мутантах арабидопсиса продемонстрировали способность инвертазы обеспечивать количество УДФГ, необходимое для нормального роста и развития растения [Barratt et al., 2009]. Это свидетельствует о том, что гексозы, образующиеся в инвертазной реакции, превращаются в Гл-1-Ф, который взаимодействует с пирофосфорилазами клетки, результатом чего становится синтез УДФГ. Таким образом, подавляющий эффект высоких концентраций сахарозы в опыте с введением смеси «гиббереллин + сахароза» может быть следствием конъюгации гиббереллина на фоне повышения уровня УДФГ. С другой стороны, необходимо учитывать, что стимулирующий эффект гиббереллина на ксилогенез проявляется только в присутствии ауксина [Wareing, 1958; Digby, Wareing, 1966; Doley, Leyton, 1968; Zakrzewski, 1983]. Показано, что ауксин вызывает изменение экспрессии 83 % гиббереллин-зависимых генов, что указывает на общность двух путей гормональной регуляции [Björklund et al., 2007]. В связи с этим нельзя исключить, что в нашем эксперименте уменьшение стимулирующего действия гиббереллина в присутствии сахарозы могло быть связано с инактивацией свободного (физиологически активного) ауксина вследствие образования конъюгата ИУК-глюкоза. Тем более что синтез ИУК-глюкозы, как и в случае конъюгации гиббереллина, идет при взаимодействии ауксина с УДФГ [Michalczuk, Bandurski, 1982].

## Заключение

Впервые исследовано влияние гиббереллина на формирование ксилемы у взрослых представителей рода *Betula*. В качестве методического приема использован разработанный нами способ введения экзогенных растворов в ткани ствола древесных растений. Опробовано действие растворов гиббереллина GA<sub>3</sub> в широком диапазоне концентраций; полученные данные будут использованы при выборе условий для максимально эффективной стимуляции камбиального роста в ходе дальнейших исследований.

Введение растворов гиббереллина в ткани ствола деревьев березы повислой вызвало сильное увеличение приростов ксилемы

по сравнению с контролем. Отсутствие различий по величине прироста при разных концентрациях опытного раствора может быть связано с тем, что диапазон использованных концентраций находился выше максимально возможного отклика камбиальной зоны на стимулирующее действие гормона. На это указывает увеличение приростов в вариантах с большей концентрацией гиббереллина, которое наблюдалось после прекращения введения растворов, т. е. в условиях, когда концентрация гормона в тканях резко снизилась.

Впервые показано действие гиббереллина на интенсивность камбиального роста на фоне разных концентраций сахарозы. Поступление в ткани смеси гиббереллина с сахарозой способствовало активизации деятельности камбия в сторону ксилемы, однако абсолютная величина приростов была ниже, чем при введении только гиббереллина. В данном случае подавляющее рост действие сахарозы может быть следствием образования на ее основе большого количества УДФ-глюкозы, взаимодействие которой с гиббереллином приводит к его конъюгации. Кроме того, возможно, что действие сахарозы на гиббереллин имело опосредованный характер, поскольку УДФ-глюкоза участвует также в инактивации ауксина, а присутствие его свободной формы необходимо для стимулирующего эффекта гиббереллина.

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

## Литература

- Колесниченко В. М. Динамика содержания и превращения ассимилятов у древесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1985. 22 с.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
- Тарелкина Т. В., Новицкая Л. Л. Влияние экзогенной сахарозы на формирование флоэмы березы повислой, ольхи серой и осины // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 12. С. 43–54. doi: 10.17076/eb1103
- 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.
- Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы аналитического исследования древесины. М.: АН СССР, 1954. 337 с.



- Aloni R. Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution // *Trees*. 2015. Vol. 29. P. 1–16. doi: 10.1007/s00468-014-1070-6
- Barratt D. H. P., Derbyshire P., Findlay K., Pike M., Wellner N., Lunn J., Feil R., Simpson C., Maule A. J., Smith A. M. Normal growth of *Arabidopsis* requires cytosolic invertase but not sucrose synthase // *PNAS*. 2009. Vol. 106. P. 13124–13129. doi: 10.1073/pnas.0900689106
- Björklund S., Antti H., Uddestrand I., Moritz T., Sundberg B. Cross-talk between gibberellin and auxin in development of *Populus* wood: gibberellin stimulates polar auxin transport and has a common transcriptome with auxin // *TPJ*. 2007. Vol. 52. P. 499–511. doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03250.x
- Bradley M. V., Crane J. C. Gibberellin-stimulated cambial activity in stems of apricot spur shoots // *Science*. 1957. Vol. 126. P. 972–973. doi: 10.1126/science.126.3280.972
- Digby J., Wareing P. F. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives // *Ann. Bot.* 1966. Vol. 30. P. 539–550. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a084095
- Doley D., Leyton L. Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus* // *New Phytol.* 1968. Vol. 67. P. 579–594. doi: 10.1111/j.1469-8137.1968.tb05485.x
- Eriksson M. E., Israelsson M., Olsson O., Moritz T. Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fiber length // *Nat. Biotechnol.* 2000. Vol. 18. P. 784–788. doi: 10.1038/77355
- Funada R., Miura T., Shimizu Y., Kinase T., Nakaba S., Kubo T., Sano Y. Gibberellin-induced formation of tension wood in angiosperm trees // *Planta*. 2008. Vol. 227. P. 1409–1414. doi: 10.1007/s00425-008-0712-6
- Guo H., Wang Y., Liu H., Hu P., Jia Y., Zhang C., Wang Y., Gu S., Yang C., Wang C. Exogenous GA3 application enhances xylem development and induces the expression of secondary wall biosynthesis related genes in *Betula platyphylla* // *Int. J. Mol. Sci.* 2015. Vol. 16. P. 22960–22975. doi: 10.3390/ijms160922960
- Hedden P., Thomas S. G. Gibberellin biosynthesis and its regulation // *Biochem. J.* 2012. Vol. 444. P. 11–25. doi: 10.1042/BJ20120245
- IAWA list of microscopic features for hardwood identification // *IAWA Bull.* 1989. Vol. 10. P. 219–332.
- Israelsson M., Sundberg B., Moritz T. Tissue-specific localization of gibberellins and expression of gibberellin-biosynthetic and signaling genes in wood-forming tissues in aspen // *TPJ*. 2005. Vol. 44. P. 494–504. doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02547.x
- Jeon H.-W., Cho J.-S., Park E.-J., Han K.-H., Choi Y.-I., Ko J.-H. Developing xylem-preferential expression of *PdGA20ox1*, a gibberellin 20-oxidase 1 from *Pinus densiflora*, improves woody biomass production in a hybrid poplar // *Plant Biotechnol. J.* 2016. Vol. 14. P. 1161–1170. doi: 10.1111/pbi.12484
- Kijidani Y., Koga S., Sakagami H., Matsunaga H. Effects of application of trans-zeatin on tracheid differentiation in mature sugi (*Cryptomeria japonica*) trees // *J. Wood Sci.* 2016. Vol. 62. P. 370–376. doi: 10.1007/s10086-016-1559-2
- Kijidani Y., Nagai T., Suwashita T., Tsuyama T. Seasonal variations of tracheid formation and amount of auxin (IAA) and gibberellin A4 (GA4) in cambial-region tissues of mature sugi (*Cryptomeria japonica*) cultivar grown in a Nelder plot with different tree densities // *J. Wood Sci.* 2017. Vol. 63. P. 315–321. doi: 10.1007/s10086-017-1626-3
- Michalczyk L., Bandurski R. S. Enzymic synthesis of 1-O-indol-3-ylacetyl-β-D-glucose and indol-3-ylacetyl-myoinositol // *Biochem J.* 1982. Vol. 207. P. 273–281. doi: 10.1042/bj2070273
- Novitskaya L. L., Tarelkina T. V., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Nikolaeva N. N., Nikerova K. M., Podgornaya M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport // *J. Plant Growth Regul.* 2019 (в печати). doi: 10.1007/s00344-019-09989-8
- 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
- Philipson J. J., Coutts M. P. Effects of growth hormone application on the secondary growth of roots and stems in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr // *Ann. Bot.* 1980. Vol. 46. P. 747–755. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085972
- Ridoutt B. G., Pharis R. P., Sands R. Fibre length and gibberellins A1 and A20 are decreased in *Eucalyptus globules* by acylcyclohexanedione injected into the stem // *Physiol. Plant.* 1996. Vol. 96. P. 559–566. doi: 10.1111/j.1399-3054.1996.tb00227.x
- Schneider G., Schliemann W. Gibberellin conjugates: an overview // *Plant Growth Regul.* 1994. Vol. 15. P. 247–260. doi: 10.1007/BF00029898
- Sembdner G., Schliemann W., Schneider G. Biochemical and physiological aspects of gibberellin conjugation // *Gibberellins* / Eds. N. Takahashi, B. O. Phinney, J. MacMillan. Springer-Verlag, New York, 1991. P. 249–263. doi: 10.1007/978-1-4612-3002-1\_24
- Shigo A. L., Dudzik K. R. Response of uninjured cambium to xylem injury // *Wood Sci. Technol.* 1985. Vol. 19. P. 195–200. doi: 10.1007/BF00392048
- Šimko I. Sucrose application causes hormonal changes associated with potato tuber induction // *J. Plant Growth Regul.* 1994. Vol. 13. P. 73–77. doi: 10.1007/BF00210950
- Sorce C., Giovannelli A., Sebastiani L., Anfodillo T. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel patterning in trees // *Plant Cell Reports.* 2013. Vol. 32. P. 885–898. doi: 10.1007/s00299-013-1431-4
- 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
- Wareing P. F. Interaction between indole-acetic acid and gibberellic acid in cambial activity // *Nature*. 1958. Vol. 181. P. 1744–1745. doi: 10.1038/1811744a0
- Zakrzewski J. Hormonal control of cambial activity and vessel differentiation in *Quercus robur*

// *Physiol. Plant.* 1983. Vol. 57. P. 537–542. doi: 10.1111/j.1399-3054.1983.tb02782.x

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. P. 482–503.

Поступила в редакцию 16.08.2019

## References

Kolesnichenko V. M. Dinamika sodержaniya i prevrashcheniya assimil'yatov 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.

Novitskaya L. L. Karel'skaya bereza: mekhanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalii [The Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural anomalies]. Petrozavodsk: Verso, 2008. 144 p.

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

Tarelkina T. V., Novitskaya L. L. Vliyanie ekzogennoi sakharozy na formirovanie floemy berezy povislui, ol'khi seroi i osiny [Exogenous sucrose effect on phloem formation in silver birch, grey alder and aspen]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2019. No. 12. P. 43–54. doi: 10.17076/eb1103

Weakley B. Elektronnaya mikroskopiya dlya nachinayushchikh [A beginner's handbook in biological electron microscopy]. 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.

Aloni R. Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution. *Trees*. 2015. Vol. 29. P. 1–16. doi: 10.1007/s00468-014-1070-6

Barratt D. H. P., Derbyshire P., Findlay K., Pike M., Wellner N., Lunn J., Feil R., Simpson C., Maule A. J., Smith A. M. Normal growth of Arabidopsis requires cytosolic invertase but not sucrose synthase. *PNAS*. 2009. Vol. 106. P. 13124–13129. doi: 10.1073/pnas.0900689106

Björklund S., Antti H., Uddestrand I., Moritz T., Sundberg B. Cross-talk between gibberellin and auxin in development of *Populus* wood: gibberellin stimulates polar auxin transport and has a common transcriptome with auxin. *TPJ*. 2007. Vol. 52. P. 499–511. doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03250.x

Bradley M. V., Crane J. C. Gibberellin-stimulated cambial activity in stems of apricot spur shoots. *Science*. 1957. Vol. 126. P. 972–973. doi: 10.1126/science.126.3280.972

Digby J., Wareing P. F. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. *Ann. Bot.* 1966. Vol. 30. P. 539–550. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a084095

Doley D., Leyton L. Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus*. *New Phytol.* 1968. Vol. 67. P. 579–594. doi: 10.1111/j.1469-8137.1968.tb05485.x

Eriksson M. E., Israelsson M., Olsson O., Moritz T. Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fiber length. *Nat. Biotechnol.* 2000. Vol. 18. P. 784–788. doi: 10.1038/77355

Funada R., Miura T., Shimizu Y., Kinase T., Nakaba S., Kubo T., Sano Y. Gibberellin-induced formation of tension wood in angiosperm trees. *Planta*. 2008. Vol. 227. P. 1409–1414. doi: 10.1007/s00425-008-0712-6

Guo H., Wang Y., Liu H., Hu P., Jia Y., Zhang C., Wang Y., Gu S., Yang C., Wang C. Exogenous GA3 application enhances xylem development and induces the expression of secondary wall biosynthesis related genes in *Betula platyphylla*. *Int. J. Mol. Sci.* 2015. Vol. 16. P. 22960–22975. doi: 10.3390/ijms160922960

Hedden P., Thomas S. G. Gibberellin biosynthesis and its regulation. *Biochem. J.* 2012. Vol. 444. P. 11–25. doi: 10.1042/BJ20120245

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

Israelsson M., Sundberg B., Moritz T. Tissue-specific localization of gibberellins and expression of gibberellin-biosynthetic and signaling genes in wood-forming tissues in aspen. *TPJ*. 2005. Vol. 44. P. 494–504. doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02547.x

Jeon H.-W., Cho J.-S., Park E.-J., Han K.-H., Choi Y.-I., Ko J.-H. Developing xylem-preferential expression of *PdGA20ox1*, a gibberellin 20-oxidase 1 from *Pinus densiflora*, improves woody biomass production in a hybrid poplar. *Plant Biotechnol. J.* 2016. Vol. 14. P. 1161–1170. doi: 10.1111/pbi.12484

Kijidani Y., Koga S., Sakagami H., Matsunaga H. Effects of application of trans-zeatin on tracheid differentiation in mature sugi (*Cryptomeria japonica*) trees. *J. Wood Sci.* 2016. Vol. 62. P. 370–376. doi: 10.1007/s10086-016-1559-2

Kijidani Y., Nagai T., Suwashita T., Tsuyama T. Seasonal variations of tracheid formation and amount of auxin (IAA) and gibberellin A4 (GA4) in cambial-region tissues of mature sugi (*Cryptomeria japonica*) cultivar grown in a Nelder plot with different tree densities. *J. Wood Sci.* 2017. Vol. 63. P. 315–321. doi: 10.1007/s10086-017-1626-3

Michalczyk L., Bandurski R. S. Enzymic synthesis of 1-O-indol-3-ylacetyl- $\beta$ -D-glucose and indol-3-ylacetyl-myoinositol. *Biochem. J.* 1982. Vol. 207. P. 273–281. doi: 10.1042/bj2070273

Novitskaya L. L., Tarelkina T. V., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Nikolaeva N. N., Nikerova K. M., Podgornaya M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport. *J. Plant Growth Regul.* 2019. (In press). doi: 10.1007/s00344-019-09989-8

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

Philipson J. J., Coutts M. P. Effects of growth hormone application on the secondary growth of roots and stems in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *Ann. Bot.* 1980. Vol. 46. P. 747–755. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085972

Ridoutt B. G., Pharis R. P., Sands R. Fibre length and gibberellins A1 and A20 are decreased in *Eucalyptus globules* by acylcyclohexanedione injected into the stem. *Physiol. Plant.* 1996. Vol. 96. P. 559–566. doi: 10.1111/j.1399-3054.1996.tb00227.x

Schneider G., Schliemann W. Gibberellin conjugates: an overview. *Plant Growth Regul.* 1994. Vol. 15. P. 247–260. doi: 10.1007/BF00029898

Sembdner G., Schliemann W., Schneider G. Biochemical and physiological aspects of gibberellin conjugation. *Gibberellins*. Eds. N. Takahashi, B. O. Phinney, J. MacMillan. New York: Springer-Verlag, 1991. P. 249–263. doi: 10.1007/978-1-4612-3002-1\_24

Shigo A. L., Dudzik K. R. Response of uninjured cambium to xylem injury. *Wood Sci. Technol.* 1985. Vol. 19. P. 195–200. doi: 10.1007/BF00392048

Šimko I. Sucrose application causes hormonal changes associated with potato tuber induction. *J. Plant*

*Growth Regul.* 1994. Vol. 13. P. 73–77. doi: 10.1007/BF00210950

Sorce C., Giovannelli A., Sebastiani L., Anfodillo T. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel patterning in trees. *Plant Cell Reports.* 2013. Vol. 32. P. 885–898. doi: 10.1007/s00299-013-1431-4

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

Wareing P. F. Interaction between indole-acetic acid and gibberellic acid in cambial activity. *Nature.* 1958. Vol. 181. P. 1744–1745. doi: 10.1038/1811744a0

Zakrzewski J. Hormonal control of cambial activity and vessel differentiation in *Quercus robur*. *Physiol. Plant.* 1983. Vol. 57. P. 537–542. doi: 10.1111/j.1399-3054.1983.tb02782.x

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. P. 482–503.

Received August 16, 2019

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### 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

### 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

### Николаева Надежда Николаевна

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

## CONTRIBUTORS:

### 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

### 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

### Nikolaeva, Nadezhda

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

**Иванова Диана Сергеевна**

ведущий биолог 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  
тел.: (8142) 568216

**Семенова Людмила Игоревна**

ведущий биолог 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  
тел.: (8142) 568216

**Ivanova, Diana**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
tel.: (8142) 568216

**Semenova, Ludmila**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
tel.: (8142) 568216