

УДК 581.13

ТРАНСПОРТ И ЗАПАСАНИЕ САХАРОВ ВО ФЛОЭМЕ *BETULA PENDULA* ROTH VAR. *PENDULA* И VAR. *CARELICA*

Л. Л. Новицкая, Н. А. Галибина, К. М. Никерова

Институт леса Карельского научного центра РАН

Ранее мы предположили, что причиной формирования узорчатой древесины карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) служит появление избытка сахарозы во флоэме и камбиальной зоне. В основе эффективного механизма сахарочувствительности лежит способность клеток ощущать скорее поток сахаров, чем просто их присутствие во внутри- и внеклеточном пространстве. Поэтому с точки зрения влияния на морфогенез клеток и тканей растения особая роль принадлежит транспортной сахарозе, поток которой воздействует на сенсоры, инициирующие сигналы, передаваемые на сахар-модулируемые гены. Мы исследовали пул сахарозы в тканях ствола обычной березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) и карельской березы, принимая во внимание транспортную и запасную формы дисахарида. Для этого определяли содержание сахарозы и активность расщепляющих ее ферментов (сахарозосинтаза, инвертазы: апопластная вакуолярная, цитоплазматическая). Установлено, что в период камбиального роста у карельской березы, как и у обычной березы, сахароза является практически единственным сахаром флоэмного экссудата, т. е. служит основной транспортной формой углеводов. На основе сопоставления данных по содержанию сахаров и активности ферментов показано, что: (1) сахароза во флоэме березы не выполняет запасную функцию, (2) весь пул сахарозы здесь следует рассматривать как транспортную сахарозу, (3) в период деятельности камбия роль мобильного резерва сахаров во флоэме березы выполняет фруктоза, (4) фруктоза у березы является запасным сахаром в период зимнего покоя, совмещая эту функцию с ролью криопротектора.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; узорчатая древесина; флоэма; активность инвертазы и сахарозосинтазы; содержание сахарозы, глюкозы и фруктозы.

L. L. Novitskaya, N. A. Galibina, K. M. Nikerova. SUGAR TRANSPORT AND STORAGE IN THE PHLOEM OF *BETULA PENDULA* ROTH VAR. *PENDULA* AND VAR. *CARELICA*

We have previously hypothesized that the cause of figured wood formation in Karelian birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) is excessive sucrose supply to the phloem and the cambial zone. The ability of cells to sense the flux of sugars rather than the presence of sugars in the intra- and extracellular space forms the basis of an efficient sugar sensing machinery. Therefore, transport sucrose plays a special role in terms of the impact on the morphogenesis of plant cells and tissues. Sucrose flow affects the sensors that trigger the signals transmitted to sugar-modulated genes. We investigated the pool of sucrose in trunk tissues of common silver birch (*B. pendula* var. *pendula*) and Karelian birch taking into account transport and storage forms of the disaccharide. For this purpose the sucrose content and the activity of enzymes which break it down (sucrose synthase, in-

vertases: apoplastic, vacuolar, cytoplasmic) were determined. It was found that during the period of cambial growth sucrose is almost the only sugar in the phloem exudate of Karelian birch as in common silver birch, i. e. it serves as the main transport form of carbohydrates. Data on sugar content and the activity of enzymes were compared to show that: (1) sucrose in birch phloem does not perform the storage function, (2) the entire sucrose pool here should be regarded as transport sucrose, (3) during the cambial activity period the role of the labile sugar pool in birch phloem is performed by fructose, (4) fructose in birch is the storage sugar during winter dormancy, as well as a cryoprotectant.

Key words: Silver Birch; patterned wood; phloem; activity of invertase and sucrose synthase; content of sucrose, fructose and glucose.

Введение

В соответствии с разрабатываемой нами гипотезой, формирование структурных аномалий ствола карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) индуцируется появлением избытка транспортной сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне. Данный вывод сделан на основе результатов физиолого-биохимических и анатомо-цитологических исследований и постановки экспериментов [Новицкая 1997, 1999, 2008; Novitskaya, 1998; Novitskaya, Kushnir, 2006; Галибина и др., 2012, 2013, 2014, 2015а, б; Галибина, Терехова, 2014].

Морфогенетическая роль сахарозы определяется двумя основными факторами: (1) она является транспортной формой фотоассимилятов у растений и поэтому служит исходным субстратом для синтеза структурных элементов клеток и тканей; (2) сахароза оказывает влияние на экспрессию сахар-модулируемых генов [Graham, 1996; Koch, 1996; Sheen et al., 1999; Smeekens, 1998; Gibson, 2000, 2004], что имеет серьезные метаболические последствия, вплоть до изменения программы развития клеток.

Метаболизм клеток растения во многом зависит от концентрации сахаров, однако содержание сахара само по себе не дает полного представления о сахарном статусе клетки. Считается, что в основе эффективного механизма сахарочувствительности лежит способность клеток ощущать скорее поток сахаров, чем просто их присутствие во внутри- и внеклеточном пространстве [Loreti et al., 2001]. Таким образом, с точки зрения влияния на морфогенез клеток и тканей растения особая роль принадлежит транспортной сахарозе, поток которой воздействует на сенсоры, инициирующие сигналы, передаваемые на сахар-модулируемые гены.

Известно, что у некоторых растений сахароза, помимо участия в транспорте и обмене веществ, выполняет функции запасного соединения. Например, у сахарной свеклы и сахарного

тростника она в больших количествах накапливается в вакуолярном пространстве клеток [Курсанов, 1976]. Запасная сахароза – это метаболит, который временно не участвует в обменных процессах и хранится в вакуолях клеток паренхимы под защитой тонопласта. Поэтому при обсуждении морфогенетического эффекта сахарозы следует знать, в каком виде она присутствует – в виде транспортной или запасной.

Установлено, что у обычной березы повислой в период вегетации сахароза является практически единственным сахаром флоэмного экссудата, лишь осенью здесь появляется небольшое количество раффинозы и стахиозы [Колесниченко, 1985]. Для карельской березы подобные сведения отсутствуют.

В задачи нашего исследования входило: (1) выявить основную транспортную форму сахаров у карельской березы; (2) установить, выполняет ли сахароза у березы повислой только транспортную функцию или является также запасной формой ассимилятов.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования

Объектами исследования были две формы березы повислой: обычная береза повислая (далее – обычная береза) *Betula pendula* Roth var. *pendula*, с прямослойной древесиной, и карельская береза *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, с аномальным строением проводящих тканей ствола. Все опытные растения произрастали в одинаковых почвенно-климатических условиях на Агробиологической станции Карельского научного центра РАН в 2 км от г. Петрозаводска (61°45' с. ш., 34°20' в. д.).

Возраст опытных деревьев 30 лет. Исследования проводили при разных физиологических состояниях дерева: периоды набухания почек (апрель), активного камбиального роста (июнь–июль), подготовки к покою (октябрь) и вынужденного покоя (февраль).

Отбор образцов

Образцы тканей ствола для биохимического анализа брали на высоте 1,3 м от земли. У карельской березы выбирали участки с наибольшей степенью проявления структурных аномалий. Отделяли кору от древесины. С внутренней стороны коры с помощью бритвенного лезвия срезали слои тканей, соответствующие камбиальной зоне, зонам проводящей и непроводящей флоэмы. С поверхности коры удаляли пробку (бересту) и снимали слой, соответствующий феллодерме. С обнаженной поверхности древесины срезали наружные слои ксилемы текущего года. Варианты, обозначенные «флоэма», включали в себя камбиальную зону и зону проводящей флоэмы. Соответствие тканей тем или иным слоям контролировали под микроскопом.

Материал для биохимических исследований фиксировали жидким азотом с последующим лиофильным высушиванием.

Методика сбора ксилемного экссудата в период весеннего сокодвижения («плач» березы). Подсочку опытных деревьев осуществляли в соответствии с принятыми рекомендациями [Орлов, 1963]. С южной стороны дерева на высоте 1,3 м от корневой шейки с помощью бурава просверливали отверстие диаметром 5 мм с небольшим наклоном к земле. Следили, чтобы бурав входил в древесину на глубину 1,5 см. В отверстия вставляли скрученные волокна лишайника уснеи (*Usnea*), концы которых опускали в пробирки. Пробирки с соком помещали в контейнер со льдом.

Биохимические исследования

Определение сахаров. Выделение и экстракцию сахаров проводили по методике, которая подробно описана ранее [Галибина и др., 2014]. Углеводы дважды экстрагировали 80%-м этиловым спиртом при 50 °С в течение 30 минут. Спиртовые экстракты объединяли и упаривали на водяной бане при температуре 35–40 °С. Полученный сухой остаток, содержащий моно-, ди- и олигосахариды, растворяли в 3–5 мл (в зависимости от предполагаемого количества углеводов) бидистиллированной воды и фильтровали через бумажные фильтры. Полученный фильтрат подвергали тщательной очистке методом твердофазной экстракции (ТФЭ) для освобождения от посторонних компонентов, таких как пигменты, полисахариды, различные соли и органические кислоты. Для этого растворы образцов пропускали через мембранные фильтры (d = 25 mm, 0.45µm, Nylon) (ProFill, Германия), а потом через

картриджи для ТФЭ (NH₂, 500 mg/6 ml, 55 µm, 70 A) (Phenomemex Strata, США).

Охлажденный ксилемный сок подвергали тщательной очистке методом ТФЭ.

Содержание растворимых углеводов в экстракте анализировали на ВЭЖХ-системе серии «Стайер» (Аквилон, Россия) при следующих условиях: колонка Rezex RCM-Monosaccharide (Phenomemex, США), элюент – бидистиллированная вода, скорость потока элюента 0,6 мл/мин, детектор – рефрактометр. Критерием идентификации пиков служило время удерживания стандартных веществ: сахарозы, глюкозы, фруктозы (Panreac, Испания). Содержание углеводов выражали в мг на г сухой ткани.

Анализ активности ферментов

Транспорт сахарозы в клетках и тканях растения осуществляется по градиенту концентрации, который создается в результате активности расщепляющих ее ферментов. Распад сахарозы происходит с участием ферментов, отличающихся по месту локализации: клеточная стенка – апопластная инвертаза (АпИнв), вакуоль – вакуолярная инвертаза (ВаКИнв), цитозоль – цитоплазматическая инвертаза (ЦитИнв) и сахарозосинтаза (СС).

Активность ферментов определяли по методике, которая описана ранее [Галибина и др., 2015а, б]. Растительные ткани растирали в жидком азоте до однородной массы и гомогенизировали при 4 °С в буфере следующего состава: 50 mM Hepes (pH 7,5), 1 mM ЭДТА, 1 mM ЭГТА, 3 mM ДТТ, 5 mM MgCl₂, 0,5 mM PMSF. После 20-минутной экстракции гомогенат центрифугировали при 10 000 g в течение 20 минут (центрифуга Sigma 2-16PK, Германия). Осадок трехкратно промывали буфером. Осадок и объединенный супернатант диализовали при 4 °С в течение 18–20 часов против буфера для гомогенизации, разбавленного в 10 раз. В осадке определяли АпИнв, в супернатанте – ВаКИнв, ЦитИнв и СС. Активность ферментов определяли после инкубации полученного препарата при 30 °С в течение 30 минут. Инкубационная среда для определения активности инвертазы содержала 100 mM ацетатного буфера, pH 4,7 (апопластный и вакуолярный фермент) или 50 mM Hepes, pH 7,5 (цитоплазматическая инвертаза), концентрация сахарозы – 25 mM. Количество образовавшейся в процессе инкубации глюкозы определяли глюкозооксидазным методом. Инкубационная среда для определения активности сахарозосинтазы содержала 70 mM Hepes (pH 7,4), 5 mM MgCl₂, 1 mM уридиндифосфата, 1 mM пиррофосфата, 1 mM НАДФ, 50 mM сахарозы,

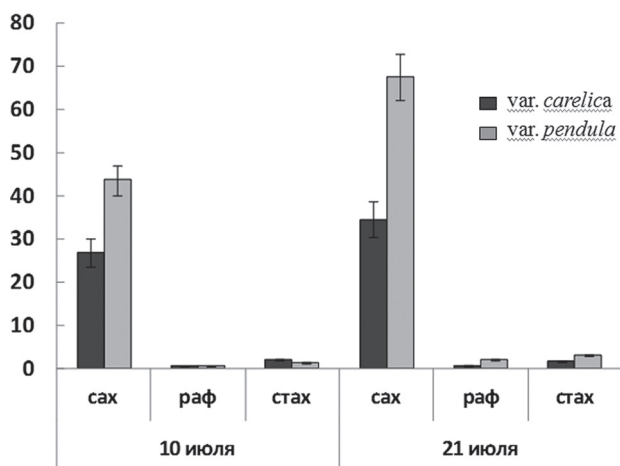


Рис. 1. Содержание транспортных форм сахаров (мг/г сухого веса) во флоэме обычной березы повислой (*var. pendula*) и карельской березы (*var. carelica*)

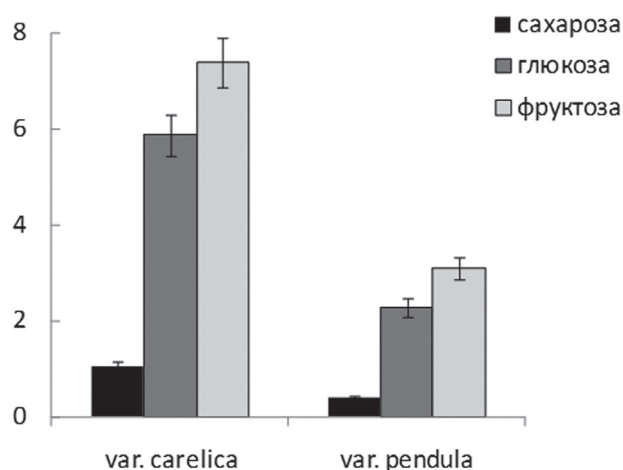


Рис. 2. Содержание сахаров в ксилемном соке (мг/л) обычной березы повислой (*var. pendula*) и карельской березы (*var. carelica*) в период весеннего сокодвижения («плача» берез). 21 апреля

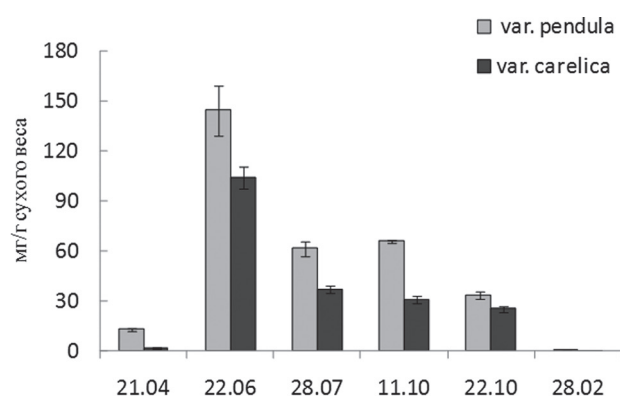


Рис. 3. Содержание сахарозы (мг/г сухого веса) во флоэме обычной березы повислой (*var. pendula*) и карельской березы (*var. carelica*) при разных физиологических состояниях дерева: периоды набухания почек (21 апреля), активного камбиального роста (22 июня, 28 июля), подготовки к покою (11 и 22 октября) и вынужденного покоя (28 февраля)

1 U глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, 2 U фосфоглюкомутазы. Активность СС определяли в направлении распада сахарозы спектрофотометрически по восстановлению НАДФ при $\lambda = 340$ нм (спектрофотометр СФ-2000, Россия). Активность инвертазы и СС выражали в мкмоль распавшейся сахарозы на г сырой ткани.

Все биохимические анализы были выполнены с использованием оборудования центра коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» Института леса КарНЦ РАН.

Статистическая обработка

Данные обработаны статистически с использованием пакета программ Statgraphics for Windows 7.0. Данные представлены в виде средних значений и доверительных интервалов.

Результаты

Содержание транспортных сахаров во флоэме

Среди транспортных форм сахаров у березы повислой выделяют сахарозу и олигосахара семейства раффинозы (раффиноза, стахиоза, вербаскоза). Поскольку вербаскоза редко встречается у видов березы и только в следовых количествах [Zimmermann, Ziegler, 1975], ее содержание не определяли.

10 июля во флоэме двух форм березы повислой наблюдалось высокое содержание сахарозы, в то время как количество раффинозы и стахиозы было в 20–40 раз меньше (рис. 1). К 21 июля содержание сахарозы возросло ~ в 1,5 раза, а олигосахаридов существенно не изменилось. У карельской березы по сравнению с обычной березой количество сахарозы во флоэме в 1,5–2 раза меньше.

Содержание сахаров в ксилемном соке

У карельской березы суммарное количество сахаров в ксилемном соке (14,4 мг/л) в 2,5 раза больше по сравнению с обычной березой (5,8 мг/л). Среди сахаров у обеих форм березы преобладали моносахара (фруктоза и глюкоза), количество которых было в 5–7 раз больше, чем сахарозы (рис. 2).

Динамика сахарозы во флоэме

С апреля по октябрь содержание сахарозы во флоэме обычной березы было выше, чем у карельской березы. Сезонные колебания сахарозы у обеих берез одинаковые. Так,

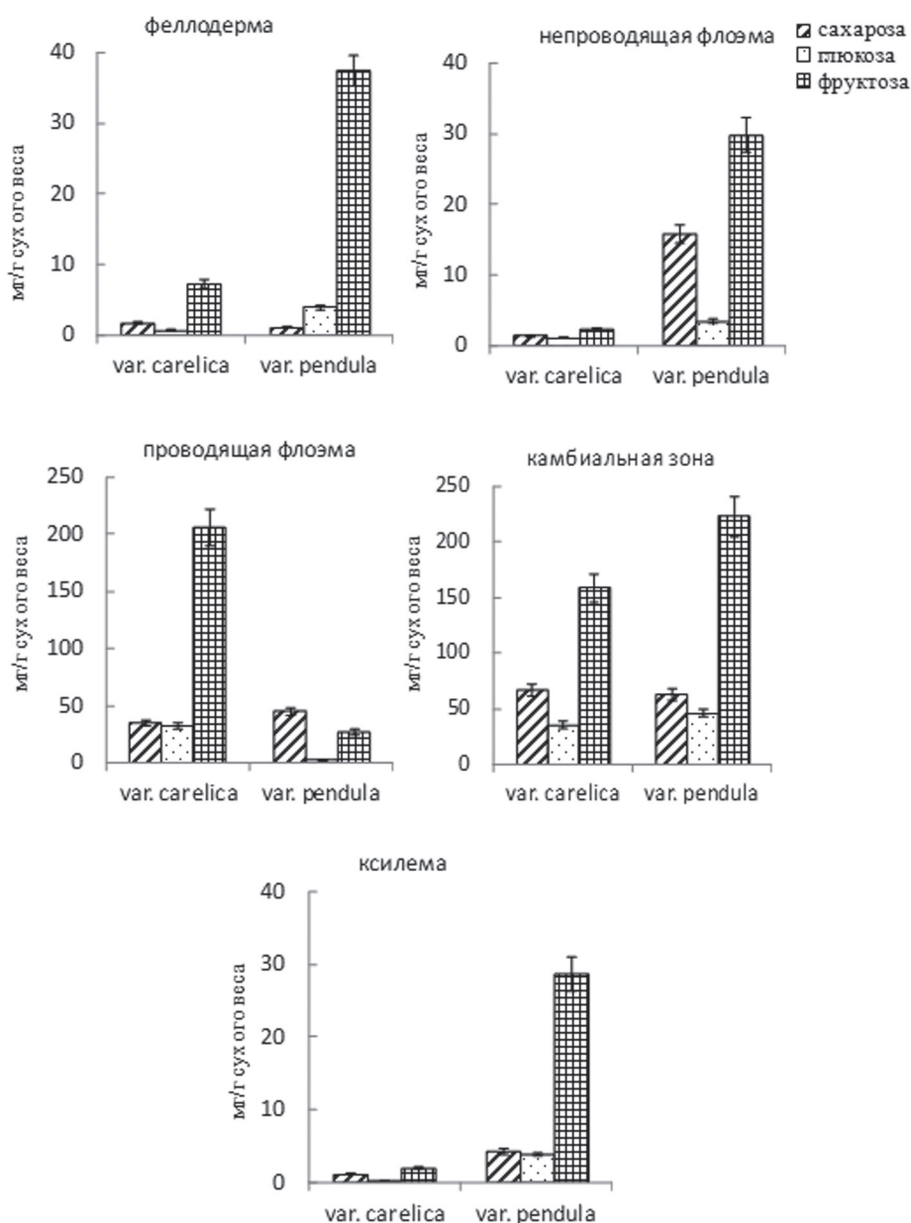


Рис. 4. Содержание сахарозы, глюкозы и фруктозы (мг/г сухого веса) в слоях тканей ствола обычной березы повислой (*var. pendula*) и карельской березы (*var. carelica*) в период камбиального роста (28 июля)

в начале вегетационного периода количество дисахарида увеличивалось, достигая к концу второй декады июня максимального значения – 144,6 и 104,5 мг/г у обычной и карельской березы соответственно. К концу июля содержание сахарозы снизилось в 2,5–3 раза, в октябре оно стало еще ниже, в феврале сахароза практически отсутствовала (рис. 3).

Содержание сахаров в тканях ствола во второй половине периода активного камбиального роста

Изучение распределения сахаров по тканям ствола в конце июля показало, что основное их

количество приходилось на проводящую флоэму и камбиальную зону. Почти во всех тканях (за исключением проводящей флоэмы у обычной березы) содержание фруктозы выше по сравнению с сахарозой и глюкозой (рис. 4). Распределение сахаров по тканям у двух форм березы различалось. В феллодерме содержание сахарозы примерно одинаковое, при этом у обычной березы наблюдалось в 5 раз больше глюкозы и фруктозы. В непроводящей флоэме у обычной березы при большем в 10 раз количестве сахарозы содержание глюкозы и фруктозы было выше в 3 и 10 раз соответственно, а в проводящей флоэме – на фоне близких уровней сахарозы содержание глюкозы

Активность апопластной (АпИнв), вакуолярной (ВакИнв), цитоплазматической (ЦитИнв) инвертазы и сахарозосинтазы (СС) во флоэме обычной березы повислой и карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *pendula* и var. *carelica*).

Дата отбора	Активность фермента, мкмоль на г сырой ткани								% ВакИнв в Σ ВакИнв+ЦитИнв+СС	
	АпИнв		ВакИнв		ЦитИнв		СС		var. <i>pendula</i>	var. <i>carelica</i>
	var. <i>pendula</i>	var. <i>carelica</i>	var. <i>pendula</i>	var. <i>carelica</i>	var. <i>pendula</i>	var. <i>carelica</i>	var. <i>pendula</i>	var. <i>carelica</i>		
21 апреля	12,8 ± 1,1	49,9 ± 4,2	1,05 ± 0,07	1,06 ± 0,07	0,32 ± 0,02	0,60 ± 0,04	0,06 ± 0,004	0,003 ± 0,0002	73	64
22 июня	4,5 ± 0,5	10,7 ± 1,1	0,96 ± 0,06	4,20 ± 0,30	0,95 ± 0,07	1,10 ± 0,08	0,02 ± 0,001	0,01 ± 0,001	50	79
11 октября	5,7 ± 0,61	22,5 ± 2,3	0,85 ± 0,05	1,32 ± 0,09	0	0,21 ± 0,01	0,08 ± 0,005	0,19 ± 0,010	91	76

и фруктозы было ~ в 10 раз меньше. В камбиальной зоне при одинаковом количестве сахарозы содержание глюкозы и фруктозы у обычной березы выше в 1,3 раза. В ксилеме большее в 3,5 раза содержание сахарозы у обычной березы сопровождалось большим в 13 раз количеством глюкозы и фруктозы по сравнению с карельской березой (см. рис. 4).

Содержание сахаров в период покоя

В конце февраля содержание сахарозы у карельской березы близко к нулю (см. рис. 3). Уровень фруктозы (31,8 мг/г) превосходил содержание глюкозы (7,2 мг/г) в 4 раза.

Активность ферментов метаболизации сахарозы

У обычной березы повислой во флоэме активность АпИнв была значительно выше по сравнению с другими ферментами, расщепляющими сахарозу (табл.). Во флоэме карельской березы также наибольшей активностью отличалась апопластная инвертаза. В мае у карельской березы значения ее были самыми высокими за весь сезон вегетации (50 мкмоль/г сырой ткани) и в 3,9 раза превысили таковую во флоэме обычной березы. В июне активность АпИнв у карельской березы была выше в 2,4 раза, а в октябре в 4 раза, чем у обычной березы. Еще одна отличительная особенность карельской березы – высокая активность в июне ВакИнв; значения ее были в 4 раза выше по сравнению с обычной березой. В октябре во флоэме активность кислых инвертаз (АпИнв и ВакИнв) была довольно высокой, но ниже, чем в мае.

Обсуждение

Формирование структурных аномалий проводящих тканей в стволе карельской березы подвержено сезонным колебаниям. Обычно после весеннего пробуждения камбия

формируются ткани относительно нормального строения, а с начала июля в коре и древесине дифференцируется большое количество паренхимных клеток, которые в древесине образуют характерный узор [Любавская, 1978; Новицкая, 2008]. Основным источником для формирования структурных элементов тканей ствола являются фотосинтаты. Анализ содержания транспортных сахаров во флоэме исследуемых форм березы в первой и третьей декадах июля показал, что карельская береза не отличается от обычной березы по качественному составу сахаров: в обоих случаях транспортные сахара представлены практически одной сахарозой (см. рис. 1). Полученные результаты совпадают с известными данными для обычной березы повислой [Колесниченко, 1985].

Для поддержания транспорта сахарозы необходимо создание ее концентрационного градиента между донорными и акцепторными клетками и тканями, что обеспечивается интенсивной утилизацией дисахарида в зонах потребления. Во флоэме исследуемых деревьев были обнаружены все ферменты, осуществляющие расщепление сахарозы: АпИнв, ВакИнв, ЦитИнв и СС. Это указывает на распад сахарозы как во внутриклеточных компартментах, так и в апопласте (см. табл.). Известно, что в ситовидных трубках инвертаза отсутствует [Кеппеске et al., 1971; Курсанов, 1976], поэтому выявленную активность трех форм инвертазы следует относить к паренхимным клеткам.

На примере сахарного тростника и сахарной свеклы установлено, что накопление сахарозы в тканях сопряжено с подавлением активности ВакИнв [Hatch, Glasziou, 1963; Энгель, Холодова, 1969]. Поскольку у обеих форм березы активность ВакИнв составила 50–91 % от общей активности внутриклеточных ферментов (см. табл.), можно сделать вывод об интенсивном расщеплении сахарозы в вакуолях паренхимных клеток флоэмы этих растений. Сравнительно высокая активность вакуолярного фермента позволяет заключить, что сахароза не может

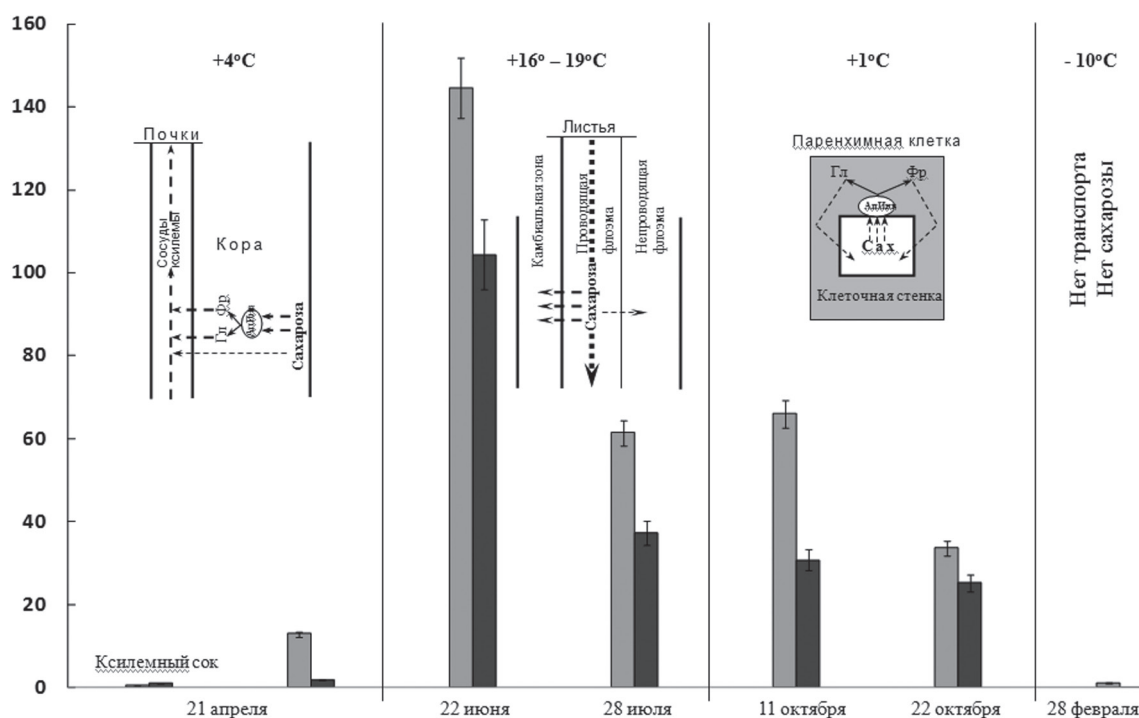


Рис. 5. Содержание сахарозы во флоэме (мг/г сухого веса) и ксилемном соке (мг/л (указан отдельно, собран 21 апреля) обычной березы повислой (*var. pendula*) и карельской березы (*var. carelica*) при разных физиологических состояниях дерева: периоды набухания почек (21 апреля), активного камбиального роста (22 июня, 28 июля), подготовки к покою (11 и 22 октября) и вынужденного покоя (28 февраля).

Светлые столбики – обычная береза, темные столбики – карельская береза. АпИнв – апопластная инвертаза, Гл – глюкоза, Сах – сахароза, Фр – фруктоза

накапливаться во флоэмной паренхиме березы повислой и, следовательно, не выполняет здесь функцию запасного метаболита.

Установлено, что из всех расщепляющих сахарозу ферментов в период вегетации самая высокая активность во флоэме принадлежала апопластной инвертазе (см. табл.). Из этого можно заключить, что во флоэме березы в это время постоянно имеет место транспорт сахарозы из симпласта в апопласт.

В апреле активность АпИнв во флоэме была наибольшей (см. табл.). В это время сахароза в стволе древесных растений образуется в результате гидролиза крахмала [Cortes, Sinclair, 1985; Essiamah, Eschrich, 1985]. Для обычной и карельской березы это хорошо показано в работе Л. А. Барильской [1978]. Известно, что массовый гидролиз крахмала происходит при температурах от 0 до 5 °C [Sauter, Kloth, 1987]. Температура в период отбора образцов была +4 °C, т. е. способствовала расщеплению этого полисахарида. Наибольшее количество крахмала сосредоточено в паренхимных клетках коры. Распад сахарозы во флоэме под действием АпИнв на глюкозу и фруктозу создает высокий градиент ее концентрации, который поддерживает направленный поток дисахарида из периферийных слоев коры в сторону ксилемы (рис. 5).

У карельской березы весной наблюдалось меньшее содержание сахарозы во флоэме, чем у обычной березы (см. рис. 3). Причина этого, очевидно, кроется в намного более высокой у нее (в 3,9 раза) активности апопластной инвертазы (см. табл.). В это время гексозы, образующиеся во флоэме в результате расщепления сахарозы, оттекают в сосуды ксилемы, по которым поднимаются к набухающим почкам (см. рис. 5). Из этого следует, что активность АпИнв должна коррелировать с содержанием моносахаров в ксилемном соке. На рис. 2 видно, что уровень гексоз в ксилемном соке карельской березы был существенно выше, чем у обычной березы повислой. Во многих работах показано, что накопление глюкозы и фруктозы оказывает ингибирующее действие на инвертазу [Glasziou et al., 1967; Lopez et al., 1988; Isla et al., 1991; Burch et al., 1992; Zhang, Wang, 2002], а их удаление способствует поддержанию активности фермента. Из сказанного можно заключить, что максимум активности АпИнв во флоэме в апреле обусловлен оттоком продуктов реакции в ксилему и далее в направлении пробуждающейся кроны. Обобщение полученных в начале вегетации данных позволяет заключить, что весной практически весь пул сахарозы тканей ствола находится в движении:

сахароза транспортируется из более периферических слоев коры во флоэму, где интенсивно расщепляется апопластной инвертазой. Высокая аттрагирующая сила почек обеспечивает быстрое удаление моносахаров в сосуды ксилемы. В результате высокая активность фермента и, следовательно, высокая интенсивность направленного транспорта сахарозы сохраняются в течение продолжительного времени.

В период активного вторичного роста (июнь–июль) сахароза поступает в ткани ствола из фотосинтезирующих листьев. Нисходящий поток сахарозы идет по специализированным каналам дальнего транспорта – ситовидным трубкам проводящей флоэмы. Основным акцептором сахарозы в это время служит камбиальная зона, некоторая часть сахарозы попадает в более периферийные по отношению к проводящей флоэме слои коры (см. рис. 5). В норме разгрузка сахарозы из ситовидных трубок и движение ее к камбиальной зоне происходят по симпласту [Fisher, Oparka, 1996; Oparka, Santa Cruz, 2000]. Это значит, что сахароза движется к камбию по каналам эндоплазматической сети, переходя из клетки в клетку по плазмодесмам [Гамалей, 2004]. Наличие интенсивного симпластного потока ограничивает выход сахарозы в апопласт клеток флоэмы, поэтому активность АпИнв во флоэме исследуемых берез в июне в несколько раз ниже по сравнению с апрелем (см. табл.).

Для обычной березы характерно интенсивное использование сахарозы в процессе формирования древесины, у карельской березы, напротив, метаболизация сахарозы в ксилемной части камбиальной зоны существенно ниже [Галибина и др., 2015а]. Более слабая утилизация сахарозы в ходе ксилогенеза замедляет ее отток из флоэмы. Следствием этого может стать появление во флоэме «лишней» (не используемой в ходе деятельности камбия) сахарозы, результатом чего, в свою очередь, станет уменьшение градиента ее концентрации и ухудшение донорно-акцепторных отношений в системе «лист–ствол». У карельской березы сахароза во флоэме не накапливается в связи с высокой активностью апопластной и вакуолярной инвертаз (см. табл.). Расщепление большого количества сахарозы в апопласте и вакуолях паренхимных клеток способствует уменьшению концентрации дисахарида во флоэме этого древесного растения до уровня даже более низкого, чем у обычной березы (см. рис. 3, 5).

Исходя из представленных данных можно сделать вывод, что в период камбиального роста пул сахарозы во флоэме исследуемых берез существует в виде четырех основных потоков:

- (1) нисходящего потока сахарозы в русле ее дальнего транспорта по ситовидным трубкам,
- (2) радиального межклеточного потока по каналам эндоплазматической сети клеток паренхимы в сторону формирующейся ксилемы,
- (3) потока сахарозы из клеток паренхимы во внеклеточное пространство, где она расщепляется апопластной инвертазой,
- (4) потока сахарозы в вакуоли паренхимных клеток, где она расщепляется вакуолярной инвертазой.

На рис. 4 показано распределение сахарозы и продуктов ее расщепления среди слоев тканей ствола во второй половине периода камбиального роста (28 июля). В это время следовало ожидать наиболее высокого уровня сахарозы в слое проводящей флоэмы, в состав которой входят ситовидные трубки – специализированные каналы дальнего транспорта ассимилятов. Однако самая высокая концентрация дисахарида у обеих форм березы была обнаружена в камбиальной зоне. Объяснение этому факту может быть следующее: представленные данные отражают содержание сахарозы во всем комплексе структурных элементов проводящей флоэмы, где, помимо ситовидных трубок, находится значительная часть клеток паренхимы, в апопласте и вакуолях которых идет интенсивное расщепление сахарозы (см. табл.). Камбиальная зона в период ксилогенеза является мощным акцептором сахарозы, поэтому ее относительно высокий уровень здесь понятен. Акцепторная сила непроводящей флоэмы, по сравнению с камбиальной зоной, намного ниже, поэтому чем дальше к периферии от проводящей флоэмы, тем слабее должен быть поток сахарозы. Это находит отражение в более низком содержании сахарозы в непроводящей флоэме и ее следовых количествах в феллодерме. Сравнительно низкий уровень сахарозы в ксилеме можно связать со снабжением этой ткани по остаточному принципу после камбиальной зоны, клетки которой в период вторичного роста перехватывают основное количество дисахарида. Представленные данные показывают, что количество сахарозы в тканях ствола коррелирует с их акцепторной силой. Последняя определяет направление и интенсивность оттока сахарозы из проводящей флоэмы.

Глюкоза имеет очень высокую метаболическую активность и в зонах интенсивного роста, как правило, не накапливается. Фруктоза входит в метаболические процессы медленнее по сравнению с глюкозой, поэтому в местах активного использования сахарозы содержание фруктозы обычно увеличивается. В данной связи накопление в тканях фруктозы многие авторы рассматривают в качестве индикатора активных

ростовых процессов [Софронова, 1985; Uggla et al., 2001; Magel et al., 2006]. Поскольку у обеих берез в июле камбий продолжал формирование древесины, то высокое содержание фруктозы в камбиальной зоне (см. рис. 4) представляет собой нормальное явление. Причем более низкий уровень фруктозы у карельской березы коррелирует с меньшей интенсивностью ксилогенеза по сравнению с обычной березой повислой. Важной особенностью карельской березы является большой пик фруктозы в проводящей флоэме (см. рис. 4). Исходя из сказанного выше, это может свидетельствовать о том, что при формировании структурных аномалий древесины активные ростовые процессы наблюдаются не только в камбиальной зоне, но и во флоэме. Данный вывод согласуется с результатами наших микроскопических и биохимических исследований [Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008; Галибина и др., 2015а, б]. Аккумуляция большого количества фруктозы в тканях в период деятельности камбия свидетельствует о том, что она временно не участвует в метаболических реакциях. И если сахароза в это время выполняет функцию транспортировки углеводов, то фруктоза, очевидно, выступает в качестве лабильного запаса сахаров.

В октябре, когда листья уже опали, наличие сахарозы в паренхимных клетках тканей ствола является типичным для листовых древесных пород и связано с гидролизом крахмала в ответ на понижение температуры [Sauter, Kloth, 1987; Sauter, van Cleve, 1994; Kasuga et al., 2007; Yamada et al., 2011]. В осенний срок фиксации температура воздуха колебалась от +6 до +1 °С, т. е. соответствовала указанному ранее температурному диапазону, при котором крахмал превращается в сахар. В октябре АпИнв была более активной, чем в июне (у обычной березы в 1,3 и у карельской березы в 2,1 раза) (см. табл.), что указывает на выход большего количества сахарозы в апопласт. Причина этого, скорее всего, связана с невозможностью удаления сахаров из клеток по симпласту (при температуре ниже 8 °С плазмодесмы закрыты) [Гамалей, 2004]. В октябре гексозы, образующиеся в апопласте, возвращаются в клетку, где они через гликолиз, цикл трикарбоновых кислот и пентозофосфатный путь используются для синтеза запасных веществ неуглеводной природы [Курсанов, 1976; Roitsch et al., 1995; Koch, 1996]. Освобождение апопласта от глюкозы и фруктозы в результате их переноса в клетку через плазмолемму происходит намного медленнее, чем при весеннем оттоке моносахаров с ксилемным соком. Можно предположить, что причиной примерно в два раза более низкой

активности апопластной инвертазы в октябре, по сравнению с апрелем (см. табл.), явилось подавление фермента продуктами реакции. У карельской березы осенью активность АпИнв во флоэме была в 4 раза выше, чем у обычной березы, что коррелирует с намного меньшим содержанием у нее сахарозы (см. рис. 3, 5). С точки зрения транспорта веществ высокая активность АпИнв в октябре свидетельствует об интенсивном потоке сахарозы из внутриклеточного пространства в апопласт.

В феврале исследуемые деревья находились в состоянии вынужденного покоя. В день отбора проб температура воздуха была –10 °С. При низких температурах транспорт и обмен веществ сильно заторможены. Содержание сахарозы во флоэме зимой у обеих берез близко к нулю (см. рис. 3, 5). Это указывает на тесную взаимосвязь между транспортными процессами и наличием сахарозы в ткани и подтверждает ее транспортную функцию.

Во флоэме карельской березы наряду с сахарозой в феврале определяли также концентрацию глюкозы и фруктозы. Уровень фруктозы в данном случае превосходил содержание глюкозы в 4 раза. Наличие достаточно большого количества фруктозы во флоэме в период покоя указывает на то, что она у березы является запасным сахаром. При отрицательных температурах сахара в тканях древесных растений выполняют криопротекторную функцию, причем основной сахар, связанный с морозостойкостью растения, у разных видов может быть разным [Lee et al., 2012]. В морозостойкости тканей ствола, например, осины и дуба важную роль играют моносахара – глюкоза и фруктоза [Cox, Stushnoff, 2001; Morin et al., 2007]. Исходя из полученных нами данных можно сделать вывод, что зимой у березы повислой фруктоза совмещает в себе функции запасного соединения и криопротектора.

Заключение

В ходе исследований установлено, что у карельской березы, как и у обычной березы, сахароза является основной транспортной формой углеводов.

В период вегетации во флоэме обеих берез была отмечена активность всех ферментов, расщепляющих сахарозу, – АпИнв, ВакИнв, ЦитИнв и СС. Высокая активность вакуолярной инвертазы (50–91 % суммарной активности внутриклеточных ферментов) свидетельствует о том, что в ткани исследуемых растений сахароза не может выполнять роль запасного метаболита, поскольку в запасующем сахара пространстве клеток (вакуолях) распадается на глюкозу и фруктозу.

Обобщение данных по активности ферментов показало, что в период вегетации сахараза во флоэме березы находится в постоянном движении к зонам ее расщепления, главными из которых являются апопласт и вакуоли клеток флоэмной паренхимы и камбиальная зона, поэтому весь пул сахарозы во флоэме можно рассматривать как транспортную сахарозу. Транспортная функция сахарозы подчеркивается отсутствием дисахарида в клетках березы при зимних отрицательных температурах, когда метаболические процессы и передвижение веществ в растении сильно заторможены.

В ходе вторичного утолщения ствола в камбиальной зоне обеих форм березы и во флоэме карельской березы накапливается большое количество фруктозы. Это свидетельствует о том, что в период деятельности камбия часть фруктозы, образующейся при расщеплении сахарозы, временно не используется в метаболических реакциях и, следовательно, выполняет функцию лабильного резерва. Относительно высокий уровень фруктозы в клетках флоэмы березы в период зимнего покоя подтверждает ее запасную функцию и указывает на то, что при отрицательных температурах она выполняет также роль криопротектора.

Авторы выражают благодарность И. Н. Софроновой за помощь в проведении биохимических анализов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН.

Литература

- Барильская Л. А. Сравнительный структурный анализ древесины березы повислой и карельской березы: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1978. 157 с.
- Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Динамика сахаров в тканях ствола *Betula pendula* (*Betulaceae*) при выходе из зимнего покоя // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, № 4. С. 554–564.
- Галибина Н. А., Целищева Ю. Л., Андреев В. П. и др. Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев березы повислой // Ученые записки ПетрГУ. Серия Естественные и технические науки. 2013. Т. 133, № 4. С. 7–13.
- Галибина Н. А., Терехова Е. Н., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Динамика неструктурных углеводов в органах и тканях двухлетних сеянцев *Betula pendula* и *Betula pubescence* в период вегетации // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 108–116.
- Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиально-го 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., Терехова Е. Н. Физико-химические свойства клеточных стенок тканей ствола деревьев *Betula pendula* Roth // Ученые записки ПетрГУ. Серия Естественные и технические науки. 2014. № 4. С. 19–25.
- Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. 422 с.
- Колесниченко В. М. Динамика содержания и превращения ассимилятов у древесных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1985. 22 с.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
- Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
- Новицкая Л. Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.
- Новицкая Л. Л. О механизмах формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Лесоведение. 1999. № 4. С. 77–80.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
- Орлов И. И. Подсочка березы и клена. Свердловск: Свердловское книжное издательство, 1963. 40 с.
- Софронова Г. И. Углеводный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере / Ред. З. Ф. Сычева. Ленинград: Наука, 1985. С. 30–57.
- Энгель О. С., Холодова В. П. Активность инвертазы и отложение сахарозы в корнях сахарной свеклы // Физиол. раст. 1969. Т. 16, вып. 6. С. 973–980.
- Burch L. R., Davies H. V., Cuthbert E. M. et al. Purification of soluble invertase from potato // Phytochemistry. 1992. Vol. 31. P. 1901–1904. doi: 10.1016/S0031-9422(03)00107-9.
- Cortes P. M., Sinclair T. R. The role of osmotic potential in spring sap flow of mature sugar maple trees (*Acer saccharum* Marsh) // J. Exp. Bot. 1985. Vol. 36. P. 12–24. doi: 10.1093/jxb/36.1.12.
- Cox S. E., Stushnoff C. Temperature-related shifts in soluble carbohydrate content during dormancy and cold acclimation in *Populus tremuloides* // Can. J. For. Res. 2001. Vol. 31. P. 730–737. doi: 10.1139/x00-206.
- Essiamah S., Eschrich W. Changes of starch content in the storage tissues of deciduous trees during winter and spring // IAWA Bulletin n. s. 1985. Vol. 6. P. 97–106.
- Fisher D. B., Oparka K. J. Post-phloem transport: principles and problems // J. Exp. Bot. 1996. Vol. 47. P. 1141–1154.
- Gibson S. I. Plant sugar-response pathways. Part of a complex regulatory web // Plant Physiol. 2000. Vol. 124. P. 1532–1539. doi: 10.1104/124.4.1532.
- Gibson S. I. Sugar and phytohormone response pathways: navigating a signalling network // J. Exp. Bot. 2004. Vol. 55. P. 253–264. doi: 10.1093/jxb/erh048.

- Glasziou K. T., Waldron J. C., Most B. H.* Glucose regulation of enzyme synthesis in sugar cane stem tissue // *Phytochemistry*. 1967. Vol. 6. P. 769–775. doi: 10.1016/S0031-9422(00)86021-5.
- Graham I. A.* Carbohydrate control of gene expression in higher plants // *Res. Microbiology*. 1996. Vol. 147. P. 572–580. doi: 10.1016/0923-2508(96)84014-9.
- Hatch M. D., Glasziou K. T.* Sugar accumulation cycle in sugar-cane. II. Relationship of invertase activity to sugar content and growth rate in storage tissue of plant grown in controlled environments // *Plant Physiol*. 1963. Vol. 38. P. 344–348.
- Isla M. I., Vattuone M. A., Sampietro A. R.* Modulation of potato invertase activity by fructose // *Phytochemistry*. 1991. Vol. 30. P. 423–426. doi: 10.1016/0031-9422(91)83697-J.
- Kasuga J., Arakawa K., Fujikawa S.* High accumulation of soluble sugars in deep supercooling Japanese white birch xylem parenchyma cells. *New Phytol*. 2007. Vol. 174. P. 569–579. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02025.x.
- Kennecke M., Ziegler H., de Fekete M. A. R.* Enzymaktivitäten im Siebröhrensaft von *Robinia pseudoacacia* L. und anderer Baumarten // *Planta*. 1971. Vol. 98. S. 330–356.
- Koch K. E.* Carbohydrate-modulated gene expression in plants // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 1996. Vol. 47. P. 509–540. doi: 10.1146/annurev.arplant.47.1.509.
- Lee J. H., Yu D. J., Kim S. J. et al.* Intraspecies differences in cold hardiness, carbohydrate content and β -amylase gene expression of *Vaccinium corymbosum* during cold acclimation and deacclimation // *Tree Physiology*. 2012. Vol. 32, iss. 12. P. 1533–1540. doi: 10.1093/treephys/tps102.
- Lopez M. E., Vattuone M. A., Sampietro A. R.* Partial purification and properties of invertase from *Carica papaya* fruits // *Phytochemistry*. 1988. Vol. 27. P. 3077–3081. doi: 10.1016/0031-9422(88)80004-9.
- Loreti E., De Bellis L., Alpi A., Perata P.* Why and how do plant cells sense sugars // *Ann. Bot*. 2001. Vol. 88. P. 803–812. doi: 10.1006/anbo.2001.1526.
- Magel E., Kruse S., Lütje G., Liese W.* Soluble carbohydrates and acid invertases involved in the rapid growth of developing culms in *Sasa palmata* (Bean) Camus // *Bamboo Science and Culture: J. Amer. Bamboo Soc*. 2006. Vol. 19, No 1. P. 23–29.
- Morin X., Ameglio T., Ahas R. et al.* Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species // *Tree Physiol*. 2007. Vol. 27. P. 817–825. doi: 10.1093/treephys/27.6.817.
- Novitskaya L. L.* Regeneration of bark and formation of abnormal birch wood // *Trees*. 1998. Vol. 13. P. 74–79. doi: 10.1007/s004680050189.
- 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.
- Oparka K. J., Santa Cruz S.* The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 2000. Vol. 51. P. 323–347. doi: 10.1146/annurev.arplant.51.1.323.
- Roitsch T., Bittner M., Godt D. E.* Induction of apoplastic invertase of *Chenopodium rubrum* by D-glucose and a glucose analog and tissue-specific expression suggest a role in sink-source regulation // *Plant Physiol*. 1995. Vol. 108. P. 285–294. doi: 10.1104/pp.108.1.285.
- Sauter J. J., Kloth S.* Changes in carbohydrates and ultrastructure in xylem ray cells of populus in response to chilling // *Protoplasma*. 1987. Vol. 137. P. 45–55. doi: 10.1007/BF01281175.
- Sauter J. J., van Cleve B.* Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat on the ray storage tissue of poplar trees // *Trees*. 1994. Vol. 8. P. 297–304. doi: 10.1007/BF00202674.
- Sheen J., Zhou L., Jang J. C.* Sugars as signalling molecules // *Curr. Opin. Plant Biol*. 1999. Vol. 2. P. 410–418. doi: 10.1016/S1369-5266(99)00014-X.
- Smeekens S.* Sugar regulation of gene expression in plants // *Curr. Opin. Plant Biol*. 1998. Vol. 1. P. 230–234. doi: 10.1016/S1369-5266(98)80109-X.
- Uggla C., Magel E., Moritz T., Sundberg B.* Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine // *Plant Physiol*. 2001. Vol. 125. P. 2029–2039. doi: 10.1104/pp.125.4.2029.
- Yamada Y., Awano T., Fujita M., Takabe K.* Living wood fibers act as large-capacity «single-use» starch storage in black locust (*Robinia pseudoacacia*) // *Trees*. 2011. Vol. 25. P. 607–616. doi: 10.1007/s00468-010-0537-3.
- Zhang D., Wang Y.* Post-translational inhibitory regulation of acid invertase induced by fructose and glucose in developing apple fruit // *Science in China. Series C: Life Sciences*. 2002. Vol. 45. P. 309–321. doi: 10.1360/02yc9034.
- Zimmermann M. H., Ziegler H.* List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates // In: Zimmermann M. H., Milburn J. A. (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology, NS, Vol. 1. Transport in Plants: Phloem Transport*. Springer, New York, P. 480–503.

Поступила в редакцию 25.06.2015

References

Baril'skaya L. A. Sravnitel'nyi strukturnyi analiz drevesiny berezy povisloi i karel'skoi breezy [Comparative analysis of common silver birch and Karelian birch wood structure]: dis. ... kand. biol. nauk [PhD Diss. (Biol.)]. Petrozavodsk, 1978. 157 p.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Sofronova I. N. Dinamika sakharov v tkanyakh stvola *Betula pendula* (Betulaceae) pri vykhode iz zimnego pokoya [Dynamics of sugars in trunk tissues of *Betula pendula* (Betulaceae) during dormancy breaking]. *Rastitel'nye*

resursy [Plant resources]. 2012. Vol. 48, No 4. P. 554–564.

Galibina N. A., Tselishcheva Yu. L., Andreev V. P., Sofronova I. N., Nikerova K. M. Aktivnost' peroksidazy v organakh i tkanyakh derev'ev berezy povisloi [Peroxidase activity in organs and tissues of silver birch]. *Uchenye zapiski PetrGU. Seriya Estestvennyye i tekhnicheskije nauki [Proceedings of PetrSU. Ser. Natural and engineering sciences]*. 2013. Vol. 133, No 4. P. 7–13.

Galibina N. A., Terebova E. N., Novitskaya L. L., Sofronova I. N. Dinamika nestrukturnykh uglevodov v organakh i tkanyakh dvukhletnykh seyantsev *Betula pendula* i *Betula pubescence* v period vegetatsii [Dynamics of nonstructural carbohydrates in organs and tissues of two-year-old seedlings of *Betula pendula* and *Betula pubescence* during the growing season]. *Trudy KarNTs RAN [Transactions of KarRC RAS]*. 2014. No 5. P. 108–116.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Aktivnost' sakharozosintazy v tkanyakh stvola karel'skoi berezy v period kambial'nogo rosta [Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2015a. Vol. 62, No 3. P. 410–419. doi: 10.7868/S0015330315030057.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Aktivnost' invertazy v tkanyakh stvola karel'skoi berezy [Invertase activity in trunk tissues of Karelian birch]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2015b. Vol. 62, No 6. P. 804–813. doi: 10.7868/S0015330315060068.

Galibina N. A., Terebova E. N. Fiziko-khimicheskie svoistva kletochnykh stenok tkanei stvola derev'ev *Betula pendula* Roth [Physical-chemical properties of *Betula pendula* Roth trunk tissue cell walls]. *Uchenye zapiski PetrGU. Seriya Estestvennyye i tekhnicheskije nauki [Proceedings of PetrSU. Ser. Natural and engineering sciences]*. 2014. No 4. P. 19–25.

Gamalei Yu. V. Transportnaya sistema sosudistykh rastenii [Transport system of vascular plants]. St. Petersburg: St. Petersburg university, 2004. 422 p.

Kolesnichenko V. M. Dinamika soderzhaniya i prevrashcheniya assimilyatov u drevesnykh rastenii [Dynamics of assimilate content and transformation in woody plants]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [PhD Diss. (Biol.)]. Voronezh, 1985. 22 p.

Kursanov A. L. Transport assimilyatov v rastenii [Assimilate transport in plants]. Moscow: Nauka, 1976. 646 p.

Lyubavskaya A. Ya. Karel'skaya bereza [Karelian birch]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1978. 158 p.

Novitskaya L. L. O vozmozhnoi prichine formirovaniya strukturnykh anomalii stvola karel'skoi berezy [On probable causes of structural anomalies of wood in Karelian birch]. *Bot. zhurn.* 1997. Vol. 82, No 9. P. 61–66.

Novitskaya L. L. O mekhanizmach formirovaniya strukturnykh anomalii stvola karel'skoi berezy [Mechanisms of formation of structural abnormalities of wood in Karelian birch]. *Lesovedenie [Forestry]*. 1999. No 4. P. 77–80.

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

Orlov I. I. Podsochka berezy i klena [Tapping birch and maple trees]. Sverdlovsk: Sverdlovskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1963. 40 p.

Sofronova G. I. Uglevodnyi obmen [Metabolism of carbohydrates]. *Fiziologo-biokhimicheskie osnovy rosta i adaptatsii sosny na Severe* [Physiological and biochemical basics of pine growth and adaptation in northern regions] / Red. Z. F. Sycheva. Leningrad: Nauka, 1985. P. 30–57.

Burch L. R., Davies H. V., Cuthbert E. M., Marchray G. C., Hyedley P., Waugh R. Purification of soluble invertase from potato. *Phytochemistry*. 1992. Vol. 31. P. 1901–1904. doi: 10.1016/S0031-9422(03)00107-9.

Cortes P. M., Sinclair T. R. The role of osmotic potential in spring sap flow of mature sugar maple trees (*Acer saccharum* Marsh). *J. Exp. Bot.* 1985. Vol. 36. P. 12–24. doi: 10.1093/jxb/36.1.12.

Cox S. E., Stushnoff C. Temperature-related shifts in soluble carbohydrate content during dormancy and cold acclimation in *Populus tremuloides*. *Can. J. For. Res.* 2001. Vol. 31. P. 730–737. doi: 10.1139/x00-206.

Essiamah S., Eschrich W. Changes of starch content in the storage tissues of deciduous trees during winter and spring. *IAWA Bulletin n. s.* 1985. Vol. 6. P. 97–106.

Fisher D. B., Oparka K. J. Post-phloem transport: principles and problems. *J. Exp. Bot.* 1996. Vol. 47. P. 1141–1154.

Gibson S. I. Plant sugar-response pathways. Part of a complex regulatory web. *Plant Physiol.* 2000. Vol. 124. P. 1532–1539. doi: 10.1104/124.4.1532.

Gibson S. I. Sugar and phytohormone response pathways: navigating a signalling network. *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55. P. 253–264. doi: 10.1093/jxb/erh048.

Glasziou K. T., Waldron J. C., Most B. H. Glucose regulation of enzyme synthesis in sugar cane stem tissue. *Phytochemistry*. 1967. Vol. 6. P. 769–775. doi: 10.1016/S0031-9422(00)86021-5.

Graham I. A. Carbohydrate control of gene expression in higher plants. *Res. Microbiology*. 1996. Vol. 147. P. 572–580. doi: 10.1016/0923-2508(96)84014-9.

Hatch M. D., Glasziou K. T. Sugar accumulation cycle in sugar-cane. II. Relationship of invertase activity to sugar content and growth rate in storage tissue of plant grown in controlled environments. *Plant Physiol.* 1963. Vol. 38. P. 344–348.

Isla M. I., Vattuone M. A., Sampietro A. R. Modulation of potato invertase activity by fructose. *Phytochemistry*. 1991. Vol. 30. P. 423–426. doi: 10.1016/0031-9422(91)83697-J.

Kasuga J., Arakawa K., Fujikawa S. High accumulation of soluble sugars in deep supercooling Japanese white birch xylem parenchyma cells. *New Phytol.* 2007. Vol. 174. P. 569–579. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02025.x.

Kennecke M., Ziegler H., de Fekete M. A. R. Enzymaktivitäten im Siebröhrensaft von *Robinia pseudoacacia* L. und anderer Baumarten. *Planta*. 1971. Vol. 98. P. 330–356.

Koch K. E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1996. Vol. 47. P. 509–540. doi: 10.1146/annurev.arplant.47.1.509.

Lee J. H., Yu D. J., Kim S. J., Choi D., Lee H. J. Intraspecific differences in cold hardiness, carbohydrate

content and β -amylase gene expression of *Vaccinium corymbosum* during cold acclimation and deacclimation. *Tree Physiology*. 2012. Vol. 32, iss. 12. P. 1533–1540. doi: 10.1093/treephys/tps102.

Lopez M. E., Vattuone M. A., Sampietro A. R. Partial purification and properties of invertase from *Carica papaya* fruits. *Phytochemistry*. 1988. Vol. 27. P. 3077–3081. doi: 10.1016/0031-9422(88)80004-9.

Loreti E., De Bellis L., Alpi A., Perata P. Why and how do plant cells sense sugars. *Ann. Bot.* 2001. Vol. 88. P. 803–812. doi: 10.1006/anbo.2001.1526.

Magel E., Kruse S., Lütje G., Liese W. Soluble carbohydrates and acid invertases involved in the rapid growth of developing culms in *Sasa palmata* (Bean) Camus. *Bamboo Science and Culture: J. Amer. Bamboo Soc.* 2006. Vol. 19, No 1. P. 23–29.

Morin X., Ameglio T., Ahas R., Kurz-Besson C., Lanta V., Lebourgeois F., Miglietta F., Chuine I. Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species. *Tree Physiol.* 2007. Vol. 27. P. 817–825. doi: 10.1093/treephys/27.6.817.

Novitskaya L. L. Regeneration of bark and formation of abnormal birch wood. *Trees*. 1998. Vol. 13. P. 74–79. doi: 10.1007/s004680050189.

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.

Oparka K. J., Santa Cruz S. The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 2000. Vol. 51. P. 323–347. doi: 10.1146/annurev.arplant.51.1.323.

Roitsch T., Bittner M., Godt D. E. Induction of apoplastic invertase of *Chenopodium rubrum* by D-glucose and a glucose analog and tissue-specific expression

suggest a role in sink-source regulation. *Plant Physiol.* 1995. Vol. 108. P. 285–294. doi: 10.1104/pp.108.1.285.

Sauter J. J., Kloth S. Changes in carbohydrates and ultrastructure in xylem ray cells of populus in response to chilling. *Protoplasma*. 1987. Vol. 137. P. 45–55. doi: 10.1007/BF01281175.

Sauter J. J., van Cleve B. Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat on the ray storage tissue of poplar trees. *Trees*. 1994. Vol. 8. P. 297–304. doi: 10.1007/BF00202674.

Sheen J., Zhou L., Jang J. C. Sugars as signalling molecules. *Curr. Opin. Plant Biol.* 1999. Vol. 2. P. 410–418. doi: 10.1016/S1369-5266(99)00014-X.

Smeekens S. Sugar regulation of gene expression in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 1998. Vol. 1. P. 230–234. doi: 10.1016/S1369-5266(98)80109-X.

Uggla C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during early-wood/latewood transition in Scots pine. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 125. P. 2029–2039. doi: 10.1104/pp.125.4.2029.

Yamada Y., Awano T., Fujita M., Takabe K. Living wood fibers act as large-capacity «single-use» starch storage in black locust (*Robinia pseudoacacia*). *Trees*. 2011. Vol. 25. P. 607–616. doi: 10.1007/s00468-010-0537-3.

Zhang D., Wang Y. Post-translational inhibitory regulation of acid invertase induced by fructose and glucose in developing apple fruit. *Science in China. Series C: Life Sciences*. 2002. Vol. 45. P. 309–321. doi: 10.1360/02yc9034.

Zimmermann M. H., Ziegler H. List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates. In: Zimmermann M. H., Milburn J. A. (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology, NS, Vol. 1. Transport in Plants: Phloem Transport*. Springer, New York, P. 480–503.

Received June 25, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Новицкая Людмила Людвиговна

зав. лаб. физиологии и цитологии древесных растений,
д. б. н.

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: novits@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 568216

Галибина Наталия Алексеевна

зав. аналитической лабораторией, к. б. н.

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: galibina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Никерова Ксения Михайловна

старший химик аналитической лаборатории

Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: knikerova@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Novitskaya, Lyudmila

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

Galibina, Nataliya

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

Nikerova, Kseniya

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