

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ФЛОЭМЫ В СТВОЛАХ
ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ

© 2008 г. Г. Ф. Антонова, В. В. Стасова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

E-mail: institute@forest.akadem.ru

Поступила в редакцию 19.04.07 г.

Окончательный вариант получен 10.12.07 г.

Сезонное развитие флоэмы в стволах лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) изучали в течение двух сезонов на 50–60-летних деревьях, растущих в природном насаждении лесостепной зоны Сибири. Деревья в возрасте 20–25 лет использовали для изучения метаболитов в дифференцирующихся и зрелых элементах флоэмы, в зоне камбия и растущих в радиальном направлении клетках ксилемы в периоды формирования ранней и поздней древесины. Развитие флоэмы текущего года в стволах 50–60-летних деревьев начинается в зависимости от погодных условий во второй-третьей декаде мая, за 10–20 сут перед формированием ксилемы, и завершается одновременно с прекращением роста побегов в конце июля. Наблюдения за сезонной активностью камбия, продуцирующего ситовидные клетки флоэмы, и продолжительностью их дифференциации в сравнении с ксилемными производными камбия показали, что максимумы производства флоэмных и ксилемных клеток могут совпадать либо не совпадать по времени сезона, тогда как активность их дифференциации всегда находится в противофазе. Ситовидные клетки ранней флоэмы отделяются от ситовидных элементов поздней флоэмы слоем таниноносных клеток, образование которых совпадает по времени с началом формирования поздней ксилемы. Содержание крахмала в структурных элементах флоэмы зависит от состояния развития годичного слоя ксилемы. Содержание низкомолекулярных углеводов, аминокислот, органических кислот и фенолов в клетках флоэмы, камбиальной зоны и ксилемных производных камбия зависит от специфики клеток, стадии их развития, а также от типа формирующейся древесины – ранней или поздней, отличающихся параметрами клеточных стенок и, следовательно, потребностями в ассимилятах. Отмечены значительные различия в динамике веществ на стадиях развития клеток при расчете на сухой вес и на клетку.

Ключевые слова: онтогенез, флоэма, ситовидные клетки, активность камбия, дифференциация, метаболиты, лиственница сибирская.

Флоэма как структура, отвечающая за транспорт ассимилятов в период роста растений, и древесных в частности, всегда была предметом многочисленных исследований. Исследовали структурные и функциональные особенности флоэмы, анатомическую характеристику ее элементов и их специализацию, а также изменения, возникающие под влиянием внешних факторов (Srivastava, O'Brien, 1966; Alfieri, Evert, 1968; Srivastava, 1969; Еремин, Раскатов, 1971; Paramesvaran, Liese, 1974; Курсанов, 1976; Evert, 1977; Еремин, Сивак, 1978; Эзау, 1980; Гамалей, 1981 а, б; Попова, 1983; Еремин, 1984; Лотова, 1987). Механизм транспорта ассимилятов в растениях и его регуляцию тоже рассматривали многие авторы (Курсанов, 1976, 1984; Гамалей, 1998, 2002; Вилленбринк, 2002). Общим принципам организации транспортной системы в высших растениях, структурно-функциональному разнообразию и роли транспортной

системы в организации растений посвящена фундаментальная монография Гамалея (2004).

Значительно меньше сообщений, посвященных развитию элементов флоэмы у хвойных. Изучали ультраструктурные изменения в ходе дифференциации клеток вторичной флоэмы *Pinus strobes* (Srivastava, O'Brien, 1966; Srivastava, 1969); ультраструктуру стенок флоэмных ситовидных элементов *Pinus silvestris*, *Picea abies* и *Betula pubescens* (Новицкая и др., 1999); развитие вторичной флоэмы *Pinus banksiana* Lamb., *P. resinosa* Ait. и *P. strobes* L. (Alfieri, Evert, 1968); анатомическую структуру коры *Abies alba* Mill. и изменения элементов вторичной флоэмы в ходе ее функционирования (Golinoski, 1971); сезонные изменения в камбии и его производных у пихты бальзамической *Abies balsamea* L. Mill. (Kutsha et al., 1975).

Кроме того, исследовали также изменения в содержании крахмала и ассимилятов (Parkerson,

Whitmore, 1972; Осетрова, 1977; Судачкова, 1977; Sauter, 1988; Sauter, van Clev, 1994; Hansen, Beck, 1994; Sudachkova et al., 2004), а также биохимические и цитологические изменения в клеточных стенках флоэмных и ксилемных производных камбия (Catesson, 1989; Catesson et al., 1994).

Во всех случаях изменение состава отдельных групп ассимилятов всегда рассматривали в связи с годичным циклом или в ходе вегетационного периода, но безотносительно к типу формирующейся древесины. Однако в период вегетации в пределах годичного кольца формируются два типа древесины – ранняя и поздняя, отличающиеся по морфологическим параметрам трахеид и, как следствие, по физико-механическим свойствам. В связи с этим следует, вероятно, ожидать изменения уровня ассимилятов, используемых для развития и построения стенок как флоэмных, так и ксилемных клеток. Кроме того, расчеты всегда выполнялись на сухой вес ткани, однако реальную изменчивость ассимилятов в течение сезона или в зависимости от степени развития клеток может показать только расчет на клетку, так как аккумуляция веществ в стенках в ходе развития клеток увеличивает вес ткани, что относительно уменьшает содержание метаболитов. Информация о распределении зерен крахмала в зависимости от стадии формирования ксилемы тоже отсутствует.

Цель работы – изучение сезонной динамики образования ситовидных элементов флоэмы камбием и продолжительности их развития, распределения крахмальных зерен в структурных элементах флоэмы, а также содержания разных групп метаболитов в развивающейся и зрелой флоэме в связи с формированием ранней и поздней древесины в стволах деревьев лиственницы сибирской.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводили на десяти 50–60-летних деревьях лиственницы сибирской, растущих в лиственнично-сосновом древостое лесостепной зоны Сибири (Красноярский край). Деревья выбирали по числу клеток в годичных слоях ксилемы двух предыдущих сезонов, выбраковывая стволы с выпадающими (относительно гауссовой кривой) значениями среднего числа трахеид в радиальном ряду и с реакционной древесиной. Такой подход был использован ранее при изучении развития флоэмы и ксилемы в стволах сосны обыкновенной из того же насаждения (Антонова, Стасова, 2006), что позволило собрать репрезентативный по отношению к внутреннему развитию тканей дерева материал и, следовательно, избежать индивидуальной изменчивости.

После удаления внешнего слоя коры с помощью специального долота из стволов выкалывали образцы, содержащие зрелую и формирующуюся флоэму (лептом), камбиальную зону, развивающуюся ксилему и зрелую древесину. Сбор материала проводили в течение двух вегетационных периодов, начиная с первой декады мая через 10 сут. Точки отбора располагались вокруг ствола так, чтобы избежать эффекта окольцовывания. Расстояние между точками отбора составляло 15 см. Диаметр образца – 0.8 см. Образцы нумеровали в соответствии с номером дерева и сразу помещали в фиксатор (формалин–уксусная кислота–этанол, 5 : 5 : 90). Срезы окрашивали 0.5%-ным водным раствором крезилового прочного фиолетового (Антонова, Шебеко, 1981) и заключали в глицерин или глицерин-желатину. На срезе (два на каждый образец) в восьми радиальных рядах определяли общее число клеток в камбиальной зоне, включая флоэмные и ксилемные производные камбия, число ситовидных клеток формирующегося слоя проводящей флоэмы, радиальный размер ситовидных клеток, состояние и число клеток флоэмы предыдущих годичных слоев. Дифференцирующиеся и зрелые ситовидные элементы различали по изменению состояния цитоплазмы. Зрелой флоэмой считали клетки с более светлой и прозрачной, по сравнению с предыдущим ее состоянием, цитоплазмой. Кроме того, признаком зрелой флоэмы считали постоянную и одинаковую для обеих сторон клетки толщину клеточной оболочки.

Число делений камбиальных инициалей в сторону флоэмы в отдельные периоды вегетации рассчитывали, как и ранее (Антонова, Стасова, 2006), используя методику Махмуда (Mahmood, 1971), основанную на наблюдениях Ньюмена (Newman, 1956), согласно которым одно деление инициали в сторону флоэмы дает после последующего деления материнской клетки два ситовидных элемента. Продолжительность дифференциации флоэмных элементов рассчитывали как разницу в приросте числа ситовидных клеток в зоне зрелых элементов в текущем и последующем периодах наблюдения, деленную на длину периода.

Для наблюдений за распределением и состоянием зерен крахмала в проводящей флоэме и в близлежащих флоэмных элементах использовали реакцию с йодом.

Содержание метаболитов в развивающихся и зрелых флоэмных производных камбия сравнивали с их содержанием в ксилемных производных в камбиальной зоне и в зоне роста растяжением. Количество углеводов, аминокислот, органических кислот и фенолов определяли в клетках соответствующих зон, собранных со стволов 20–25-летних деревьев в периоды развития ранней (конец июня) и поздней (конец июля – начало августа)

Число делений камбиальных инициалей в сторону флоэмы и ксилемы в стволах лиственницы сибирской

Число делений	Даты регистрации делений								
	1979								
	23/V	1/VI	11/VI	21/VI	30/VI	10/VII	20/VII	30/VII	10/VIII
В сторону: флоэмы	0.8	0.3	1.6	0.8	0.95	0.3	0.5	0.65	–
ксилемы	–	1.0	1.8	2.2	2.60	1.5	0.6	1.20	–
	1980								
	20/V	30/V	10/VI	20/VI	30/VI	10/VII	22/VII	5/VIII	15/VIII
	флоэмы	0.7	1.0	0.30	1.87	0.94	0.35	0.44	0.39
ксилемы	–	–	0.84	2.42	1.20	1.00	1.30	1.60	–

ксилемы. Развивающиеся и сформированные клетки в радиальных рядах годичного слоя соответствовали в эти периоды формированию ранней или поздней ксилемы. Стадию развития клеток определяли с помощью микроскопа, используя гистохимические реакции (Антонова, Шебеко, 1981), начало радиального роста оценивали по видимому увеличению размера клеток. Деревья распиливали на мутовки, внешний слой коры удаляли и скальпелем послойно снимали слои клеток зрелой и дифференцирующейся флоэмы, а также слой камбия, примыкающий к ксилеме, и клетки зоны роста растяжением.

Собранный материал немедленно фиксировали этанолом до концентрации, не превышающей 80%, и хранили при температуре +8°C. Вес собранных тканей рассчитывали с учетом веса спирта, использованного для фиксации. Для определения влажности и количества клеток в 1 г сухой ткани часть материала отбирали без фиксации.

Мацерацию материала проводили по описанным ранее методам (Москалева, 1958; Одинцов и др., 1967). Для подсчета клеток в мацерированной ткани использовали камеру Фукса–Розенталя, а затем их число рассчитывали на г сухого веса ткани.

Обработку спиртовых экстрактов после отделения твердого остатка фильтрованием и анализ метаболитов проводили по указанным методикам (Антонова, Стасова, 2006). Содержание всех веществ (углеводов, фенолов, аминокислот и органических кислот) рассчитывали на сухой вес и на клетку. Аналитические определения проводили в 2–3-кратной повторности.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие флоэмы. Образование текущего годичного слоя флоэмы в условиях лесостепной зоны Сибири начинается с развития двух ситовидных элементов, которые образуются путем деления материнской флоэмной клетки, произведенной камбиальной инициальной в предыдущем сезоне. Присутствие двух недифференцирован-

ных ситовидных клеток отмечали на поперечных срезах образцов, отобранных в раннем мае перед набуханием клеток в камбиальной зоне. С началом активизации ростовых процессов такие недифференцированные флоэмные клетки (один-два слоя) начинали радиально расширяться и после завершения развития становились частью транспортной системы дерева.

Первые флоэмные ситовидные клетки, вновь произведенные камбием, наблюдали в каждом из сезонов во второй декаде мая, за 10–20 сут до появления первых ксилемных производных камбия (таблица).

Продуцирование камбием ситовидных клеток флоэмы зависит от внешних факторов. Май и июнь вегетационных периодов, в течение которых вели наблюдения, отличались по температурам и особенно количеству осадков. В одном из сезонов максимальное количество делений камбиальных инициалей в сторону флоэмы наблюдали в первой декаде июня, тогда как во второй вегетационный период такой максимум приходился на вторую декаду июня (таблица). В первом случае камбиальные инициали продуцировали ситовидные клетки каждые 3 сут, тогда как во втором – каждые 2.3 сут. За два сезона эта была самая высокая интенсивность деления камбия в сторону флоэмы; производство камбием флоэмных клеток завершалось в зависимости от погодных условий сезона в конце июля или в раннем августе.

Число делений веретеновидных камбиальных инициалей в сторону флоэмы или ксилемы в разные периоды сезона различно. При благоприятных погодных условиях (Antonova, Stasova, 1997) за одну декаду камбий продуцировал максимальное число клеток как флоэмы, так и ксилемы. Такие максимумы наблюдали во второй декаде июня второго вегетационного сезона. Интересно, что в это же время число делений камбиальных инициалей в сторону флоэмы и ксилемы было максимальным и у деревьев сосны обыкновенной, растущей в том же насаждении (Антонова, Стасова, 2006). Для тканей обеих пород эти вели-

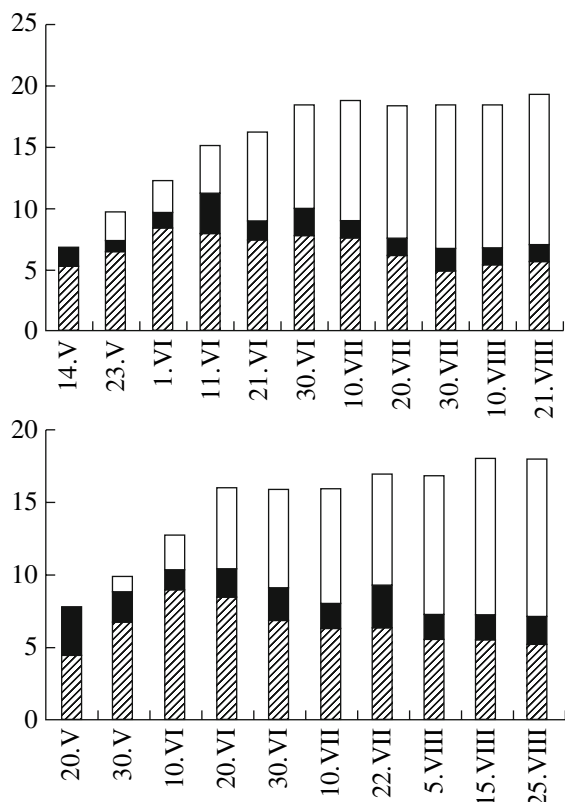


Рис. 1. Изменение числа клеток в зонах камбия (▨), дифференцирующихся ситовидных элементов флоэмы (■) и зрелой ксилемы (□) при формировании годового слоя флоэмы. По оси абсцисс – дата отбора образцов; по оси ординат – число клеток.

чины были одинаковыми: число делений составило в сторону флоэмы – 1.87 и 1.90, а в сторону ксилемы – 2.42 и 2.40.

В основном камбиальные инициалы и листовенницы, и сосны делились в сторону флоэмы реже, чем в сторону ксилемы. Отношение среднего числа делений инициалей в сторону флоэмы и ксилемы у листовенницы в каждом из сезонов составило

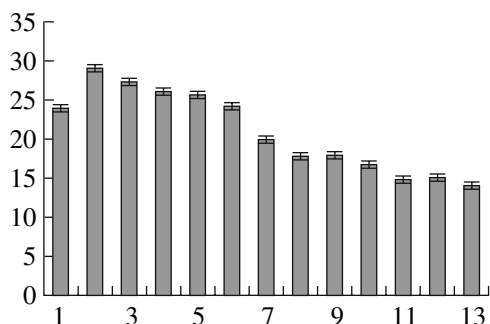


Рис. 2. Размеры зрелых ситовидных элементов вдоль радиального ряда годового слоя флоэмы. По оси абсцисс – номер клетки от начала слоя; по оси ординат – диаметр клетки, мкм.

1 : 3. Именно в таком отношении находятся клетки флоэмы и ксилемы, сформировавшиеся в ходе сезонов.

В каждый из сезонов камбиальные инициалы поделились в сторону флоэмы приблизительно шесть раз, в результате чего годовичное кольцо флоэмы содержало по 12–13 ситовидных элементов. Число ранних и поздних элементов в годовичном слое было примерно равным. Они разделялись слоем паренхимных клеток, содержащих танин и возникавших перед началом формирования поздних трахеид.

Зона дифференциации ситовидных элементов в отличие от ксилемных очень узкая (рис. 1). В начале развития годовичного слоя флоэмы число клеток в зоне дифференциации не превышало двухтрех и варьировало в зависимости от активности их дифференциации и деления камбия. В зоне камбия число клеток нарастало по мере активизации деления инициалей и было максимальным в конце мая или в первой декаде июня в зависимости от погодных условий сезона. В ходе вегетации зона зрелых флоэмных элементов постепенно нарастала, а флоэмные производные камбия дифференцировались в течение 3–15 сут.

Радиальный размер ранних ситовидных элементов всегда больше, чем у поздних, увеличивается с 24 до 29 мкм от первой ко второй клетке в начале годовичного слоя флоэмы, а затем уменьшается в сторону поздних элементов, составляя в среднем 26.1 мкм (рис. 2). Размеры поздних элементов уменьшались от 20 до 14 мкм, варьируя в основном от 17.8 до 14.2 мкм, в среднем ширина слоя флоэмы составила 273 мкм.

Распределение крахмала. По нашим наблюдениям, в области камбиальной зоны крахмальные зерна в паренхиме лучей отсутствуют во все сроки вегетации. Не наблюдали их также в лучевой и аксиальной паренхиме вновь образованного слоя флоэмы в июне, хотя в мае они присутствовали в лучевой паренхиме годовичного слоя ксилемы предыдущего года (рис. 3). Это указывает на активное использование растущими ксилемными клетками не только транспортируемых фотоассимилятов, но и запасенного крахмала.

В паренхиме лучей предыдущего года зерна крахмала отсутствовали в начале июля, но появлялись уже к 20-му июля, в это же время их наблюдали в аксиальной паренхиме текущего года (рис. 3). В конце июля число зерен в этих структурах флоэмы увеличивается, в августе продолжает увеличиваться не только число зерен крахмала, но и их размеры. Особенно много зерен крахмала наблюдалось в последней декаде августа. В конце вегетации вдоль всего слоя флоэмы присутствовало мало крахмала и его зерна были мелкими, однако распределялся он по структурам различно. От камбия и до 4–5-годовых слоев флоэмы

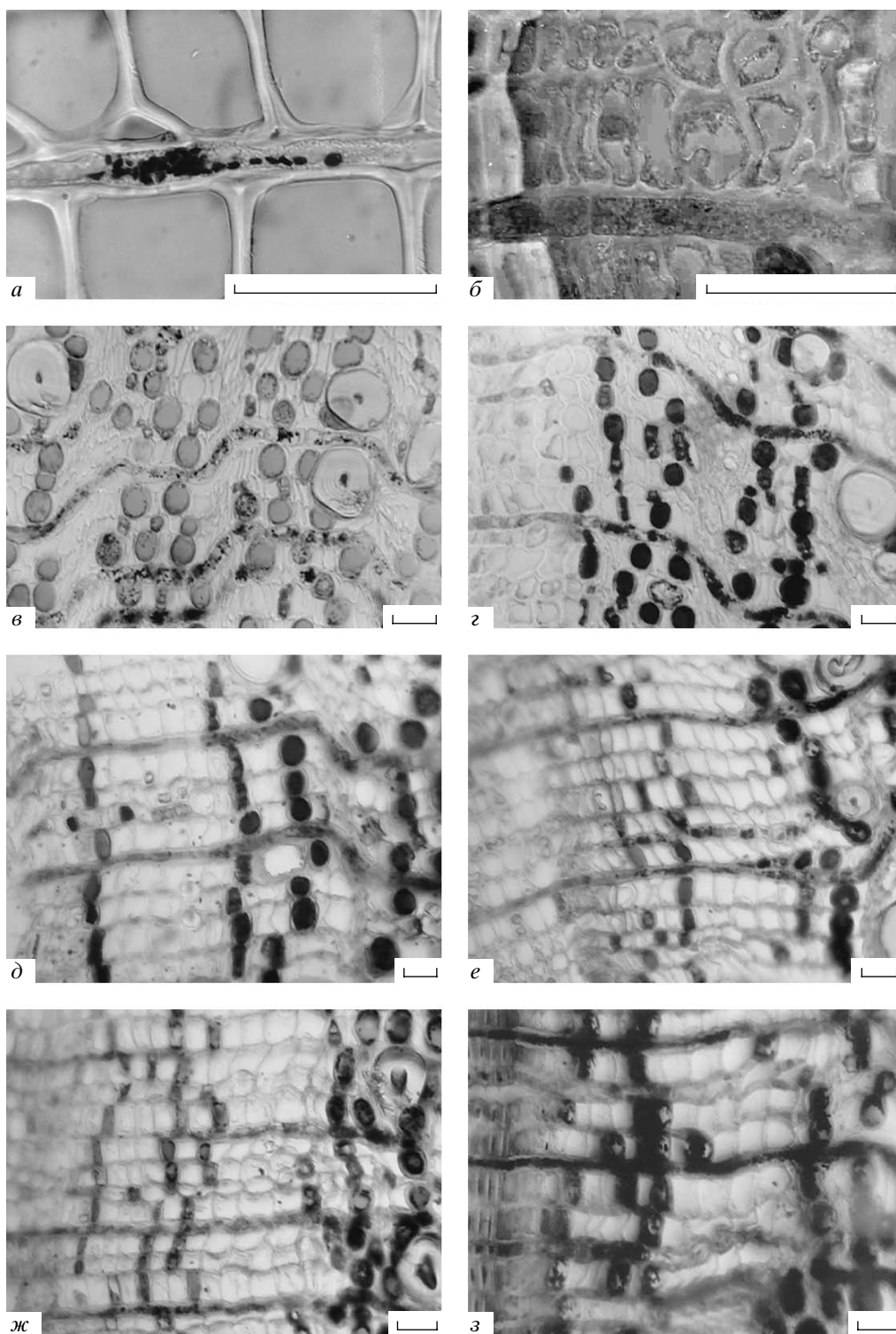


Рис. 3. Распределение крахмала в parenchymных элементах ствола лиственницы сибирской в ходе вегетации : *а-в* – середина мая (*а* – ксилемный луч; *б* – камбиальная зона; *в* – не проводящая флоэма); *г* – конец мая; *д* – конец июня; *е* – конец июля; *ж* – первая декада августа; *з* – конец августа. Масштаб: 50 мкм.

число и размер зерен заметно увеличивались, тогда как в последующих слоях видимых изменений не на-

блюдали. В аксиальной parenchymе число и размер зерен увеличивались от камбия к перидерме.

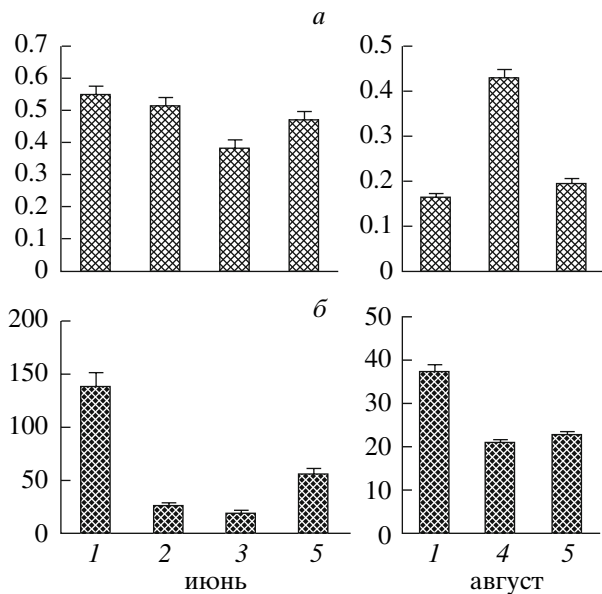


Рис. 4. Содержание углеводов в расчете на сухой вес (г/г; *a*) и на клетку ($\text{г} \times 10^{-6}$; *б*) в зрелой флоэме (1), камбиальных производных флоэмы (2), ксилемы (3) и расширяющихся клетках ранней ксилемы (5) в июне, а также в клетках камбиальной зоны (4), зрелой флоэмы (1) и зоны роста клеток поздней ксилемы (5) в начале августа.

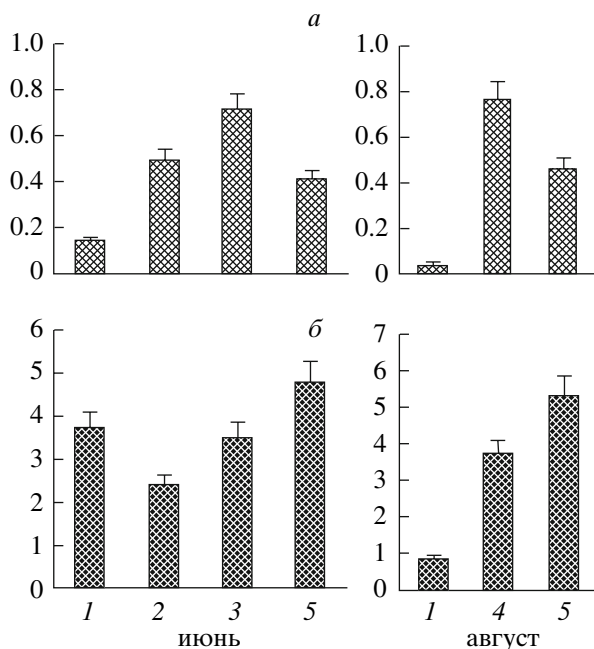


Рис. 5. Содержание аминокислот в расчете на сухой вес (г/г; *a*) и на клетку ($\text{г} \times 10^{-6}$; *б*) в зрелой флоэме (1), камбиальных производных флоэмы (2), ксилемы (3) и расширяющихся клетках ранней ксилемы (5) в июне, а также в клетках камбиальной зоны (4), зрелой флоэмы (1) и зоны роста клеток поздней ксилемы (5) в начале августа.

Что касается других структур флоэмы, характерных для лиственницы – склереид, они появлялись в предыдущем годичном слое флоэмы в конце июня и развивались до конца сезона.

Ассимиляты флоэмы. В период образования ранней древесины количество ассимилятов изучали во флоэмных и ксилемных производных камбия, а также в структурах, прилежащих к камбиальной зоне, т.е. в клетках функционирующей флоэмы и в клетках зоны роста растяжением ксилемы. В период формирования поздней ксилемы количество ассимилятов изучали в клетках камбиальной зоны, проводящей флоэмы и в зоне роста растяжением поздних трахеид. Содержание всех изученных групп метаболитов зависело от природы клеток, произведенных камбием, степени их развития и типа формирующейся древесины.

В период формирования ранней древесины в июне в расчете на сухой вес содержание углеводов в ксилемных производных камбия понижено по сравнению с клетками флоэмы, ксилемных производных камбия и зоны роста растяжением, которые по уровню сахаров отличаются между собой слабо (рис. 4, *a*). Напротив, согласно расчету на клетку, уровень сахаров в камбиальных производных флоэмы и ксилемы очень низок, но увеличивается почти в три раза в зоне роста растяжением и в семь раз – во флоэме (рис. 4, *б*).

В начале августа, в период формирования поздней древесины, наблюдались такие же различия. Расчет на сухой вес показал очень высокий уровень сахаров в камбии, а их содержание во флоэме и зоне роста растяжением было более чем в два раза ниже, чем в камбии (рис. 4, *a*). При расчете на клетку уровень сахаров самым высоким был во флоэме, тогда как клетки камбия и зоны роста растяжением содержали углеводов в два раза меньше (рис. 4, *б*).

Содержание аминокислот во флоэмных и ксилемных клетках тоже зависело от степени развития и времени сезона. В июне максимальный уровень аминокислот наблюдался в камбиальных клетках со стороны ксилемы. Их содержание в камбиальных клетках флоэмы и во флоэме было ниже более чем в семь раз, а в клетках зоны роста растяжением – в два раза (рис. 5, *a*). В расчете на клетку максимальное содержание аминокислот было в зоне радиального роста, а минимальное – в камбиальных клетках со стороны флоэмы (рис. 5, *б*).

В начале августа содержание аминокислот в расчете на сухой вес было максимальным в камбии, а минимальное – во флоэме (рис. 5, *a*). Расчет на клетку показал другое распределение аминокислот в тканях: пул аминокислот повышался от флоэмы к зоне роста растяжением поздних трахеид (рис. 5, *б*).

Количество органических кислот, рассчитанное на сухой вес и на клетку, тоже зависело от природы клеток, их развития и типа формирующейся древесины (рис. 6). В июне органических кислот во флоэме было в два раза меньше, чем во флоэмной части камбиальной зоны, тогда как в расчете на клетку, наоборот, в два раза больше. Клетки ксилемной части зон камбия и особенно роста растяжением содержали больше органических кислот, чем флоэмная часть камбиальной зоны и особенно клетки флоэмы как на сухой вес, так и на клетку. По сравнению с камбиальной зоной уровень органических кислот в растущих ксилемных клетках в расчете на клетку был выше.

В ходе формирования поздней древесины в начале августа наибольшее содержание органических кислот на сухой вес наблюдалось в камбии (рис. 6, а). Почти в два раза меньше кислот содержалось в зоне радиального роста поздних клеток и в восемь раз меньше – во флоэме. В расчете на клетку количество органических кислот увеличивалось последовательно от флоэмы к зоне роста растяжением (рис. 6, б).

Наибольшее содержание фенолов на сухой вес в июне наблюдали во флоэме. Клетки флоэмной части камбиальной зоны содержали меньше фенолов (рис. 7, а), в растущих клетках ксилемы количество фенолов было минимальным. Расчет на клетку тоже показал самый высокий уровень фенолов во флоэме и очень низкое их содержание во флоэмной и ксилемной частях зоны камбия, а также в зоне роста ранних трахеид (рис. 7, б).

В начале августа наибольшее количество фенолов на сухой вес наблюдали в камбии, немного меньше их было во флоэме, а в растущих клетках ксилемы их было в три раза меньше, чем в камбии. В расчете на клетку самый высокий уровень оказался во флоэме, тогда как в камбии и в зоне роста растяжением поздних трахеид он был значительно ниже (рис. 7, а и б соответственно).

В состав фенолов входили свободные и связанные фенолоксилоты с постоянным доминированием последних (рис. 8). Количество обеих фракций зависело от природы клеток. Так, в июне содержание свободных фенолов было наибольшим в клетках камбия, в клетках флоэмы их было в четыре, а в клетках зоны роста растяжением в три раза меньше. В начале августа в камбиальной зоне и в зоне роста растяжением содержание свободных фенолов было практически равным и по сравнению с флоэмой в десять раз более высоким.

ОБСУЖДЕНИЕ

Образование вторичной флоэмы. Образование текущего годичного слоя флоэмы начинается с расширения двух перезимовавших ситовидных

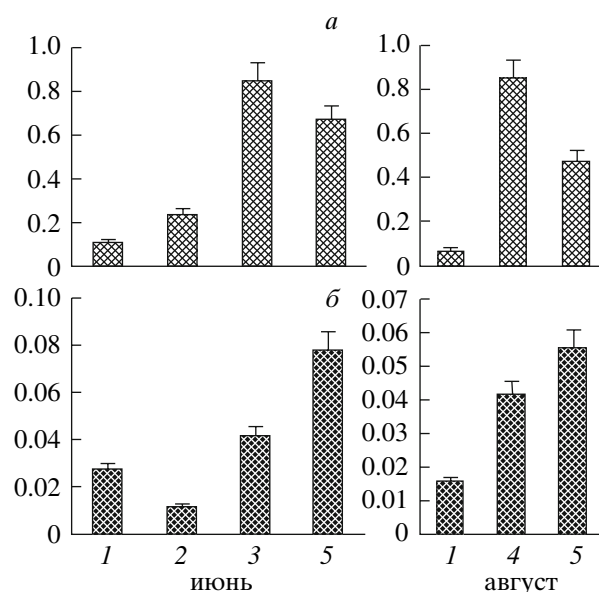


Рис. 6. Содержание органических кислот в расчете на сухой вес (г/г; а) и на клетку (г × 10⁻⁶; б) в зрелой флоэме (1), камбиальных производных флоэмы (2), ксилемы (3) и расширяющихся клетках ранней ксилемы (5) в июне, а также в клетках камбиальной зоны (4), зрелой флоэмы (1) и зоны роста клеток поздней ксилемы (5) в начале августа.

элементов. Они появляются в предыдущем сезоне после деления материнской флоэмной клетки в результате деления веретеновидной

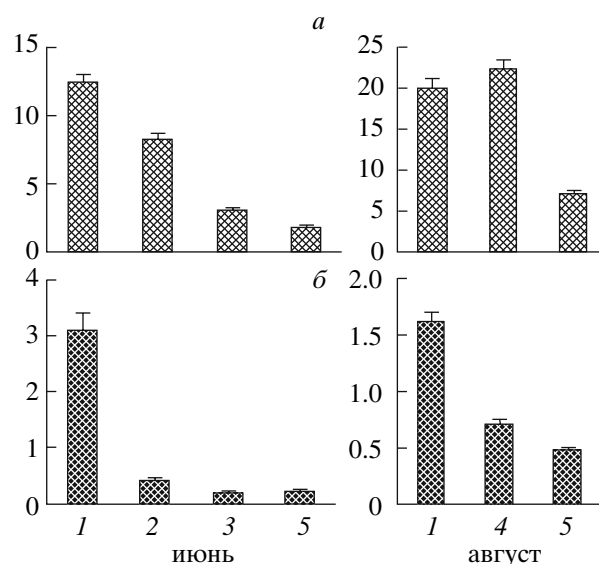


Рис. 7. Содержание фенолов в расчете на сухой вес (г/г; а) и на клетку (г × 10⁻⁶; б) в зрелой флоэме (1), камбиальных производных флоэмы (2), ксилемы (3) и расширяющихся клетках ранней ксилемы (5) в июне, а также в клетках камбиальной зоны (4), зрелой флоэмы (1) и зоны роста клеток поздней ксилемы (5) в начале августа.

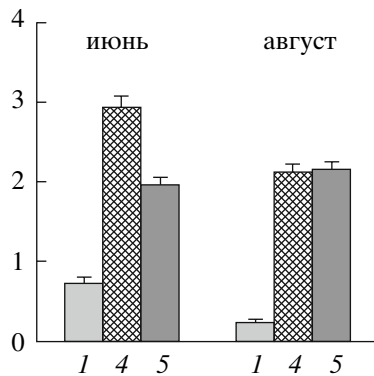


Рис. 8. Содержание свободных фенолов в клетках зрелой флоэмы (1), камбиальной зоны (4) и расширяющейся ксилемы (5) в конце июня и начале августа, % от суммы свободных и связанных фенолоксилов.

камбиальной инициали (Эзау, 1980). Присутствие таких флоэмных производных камбия и их радиальное расширение в начале вегетации наблюдалось для различных видов сосен (Alfieri, Evert, 1968), в ходе образования флоэмы в побегах и стволах *Abies balsamea* (Kutsha et al., 1975) и *Abies alba* Mill. (Golinowski, 1971). Интересно, что местное нагревание ствола (*Abies sachalinensis*) приводит к реактивации камбия и дифференциации его производных со стороны флоэмы (Oribe et al., 2003).

В лиственнице первые деления веретеновидных камбиальных инициалей в текущем году происходят также со стороны флоэмы (таблица). Образование в радиальном ряду двух-трех ситовидных клеток наблюдалось перед появлением новых ксилемных производных камбия у *Pinus strobus* L., *P. banksiana*, *P. resinosa*, (Wilson, 1966; Alfieri, Evert, 1968; Murmanis, Sachs, 1969), *Abies balsamea* (Riding, Little, 1984).

Предполагается, что эндогенным стимулом к делению камбиальных инициалей со стороны флоэмы является отношение сахара/ауксин (Wetmore et al., 1964; Digby, Wareing, 1966). Основываясь на опубликованных данных (Jeffs, Northcote, 1967), Курсанов (1976) рассматривал сахарозу в качестве индуктора для образования проводящих флоэмных элементов, которые обеспечивают быструю эвакуацию ассимилятов, что в свою очередь ведет к нормальному функционированию фотосинтетического аппарата. Влияние концентрации сахара на природу дифференциации клетки отмечалось многими авторами (Savidge, Wareing, 1981; Zakrzewski, 1983; Savidge, 1983, 1991, 1996; Wilson et al., 1994). Высокий морфогенетический эффект сахара проявляется в возникновении узорчатых структур в стволах карельской березы (Новицкая, 1997). Повышение уровня индолилуксусной кислоты (ИУК) в свою очередь положительно влияет на продукцию камбием трахеид в *Pinus contorta*, *Larix laricina* и побегах *Pinus*

sylvestris (Savidge, 1983, 1991; Sundberg, Little, 1990; Little, Sundberg, 1991).

Внешним стимулом образования элементов флоэмы в начале вегетации могут быть низкие положительные температуры, которые не являются препятствием для фотосинтеза (Fry, Phillips, 1977; Суворова и др., 2002). Согласно биохимическим анализам и фенологическим наблюдениям, в Средней Сибири первый максимум концентрации сахара во флоэме лиственницы сибирской наблюдали в фазе распускания почек (Осетрова, 1977). В том же насаждении образование годичного слоя в этой фазе не наблюдали (Елагин, 1976), т.е. ассимиляты на основные ростовые процессы не расходуются. Естественно, что при низких положительных температурах уровень сахара повышается (Sauter, 1988), в то время как содержание ИУК снижается (Зауралов, Жидкин, 1982) и ее транспорт подавляется (Morris, 1979), а активность ИУК-оксидазы резко увеличивается (Omran, 1989). Все это должно привести к повышению отношения сахара/ИУК и в свою очередь стимулировать деление веретеновидных камбиальных инициалей со стороны флоэмы (Digby, Wareing, 1966; Jeffs, Northcote, 1967). Это предположение подтверждается увеличением отношения клеток флоэмы и ксилемы в лиственницах даурской (*Larix daurica*) (Еремин, Сивак, 1978), Гмелина (Стасова, неопубл. данные), в разных видах сосен (Еремин, 1984) и ели (Еремин, Раскатов, 1971), растущих в северных широтах, по сравнению с южными насаждениями.

Таким образом, можно утверждать, что направленность делений веретеновидных камбиальных инициалей регулируется температурой. Например, во втором сезоне в раннем июне мы отмечали довольно низкие положительные температуры (+4...5°C), что не помешало, однако, производству камбием ситовидных флоэмных элементов.

Динамика формирования нового годичного слоя флоэмы в стволах лиственницы сибирской, растущей в Средней Сибири, во многом подобна динамике развития слоя флоэмы в стволах сосны обыкновенной, растущей в том же древостое (Антонова, Стасова, 2006), за развитием которой наблюдали в те же периоды. В условиях Средней Сибири дифференциация ситовидных клеток в лиственнице происходит вскоре после их образования камбием, опережая появление ранних трахеид. После развития перезимовавших ситовидных клеток камбиальные инициали начинают производить, как видно из данных таблицы, сначала флоэмные, а затем и ксилемные клетки с переменной активностью. Интенсивность их образования по времени сезона может либо совпадать, либо нет, что зависит от общей активности ростовых процессов. Эти особенности в динамике раз-

вития слоя флоэмы являются общими для лиственницы и сосны, растущих в одном древостое, различия отмечаются лишь во времени распределения процессов. У лиственницы образование новых клеток как ксилемы, так и флоэмы начинается позже, чем у сосны. В лиственнице слой ранних ситовидных элементов образуется со второй половины мая до конца июня, а поздних – с конца июня до конца июля–начала августа. В сосне слой ранней флоэмы образуется к третьей декаде июня, а поздней – в конце июня–начале июля. Окончание формирования слоя флоэмы текущего года в обоих случаях завершается практически с окончанием роста побегов, но в лиственнице это наблюдалось в конце июля, а в сосне – в начале июля.

Ранние и поздние ситовидные клетки разделяются одним слоем таниноносной паренхимы, который формируется перед образованием камбия поздних трахеид. Иногда образуется более чем один слой таких клеток; Еремин (1981), например, наблюдал присутствие в лиственнице двух паренхимных слоев и рассматривал эту особенность как характеристику вида. На наш взгляд, их появление является результатом формирования в стволе ложных годичных слоев ксилемы. По крайней мере, на тех же деревьях, не содержащих ложные кольца в трех последних годичных слоях древесины, мы наблюдали присутствие только одного слоя таниноносной паренхимы в каждом из слоев сформированной флоэмы.

Дифференциация флоэмных ситовидных элементов проходила в сравнении с трахеидами очень быстро, тогда как развитие ксилемных клеток длится от 20 (ранние трахеиды) до 55 сут (клетки поздней древесины) (Антонова, Стасова, 1988; Антонова, 1999). Быстрое развитие клеток соответствует очень узкой зоне дифференциации флоэмных элементов (рис. 1) и широкой (до 20 клеток) – у ксилемных клеток (Антонова, Стасова, 1988). Активность дифференциации флоэмных клеток зависит от погодных условий и, как правило, находится в противофазе дифференциации ксилемных производных камбия. Когда активность дифференциации ксилемных клеток благодаря оптимальным температуре и осадкам (Antonova, Stasova, 1997) была наивысшей, процесс развития ситовидных элементов задерживался во времени. И, наоборот, торможение роста и развития трахеид сопровождалось ускоренным развитием ситовидных элементов. Можно предположить, что это связано с эндогенной координацией процессов содержания ассимилятов и, в частности, сахарозы, уровень которой повышается из-за торможения ее использования.

Радиальный размер ситовидных элементов по годичному слою флоэмы достигает максимума во

второй клетке радиального ряда, а затем уменьшается. Размер поздних ситовидных клеток может быть в два раза меньше максимального размера ранних элементов. Соотношение радиальных размеров ранних и поздних ситовидных клеток годичного слоя флоэмы в стволах лиственницы и сосны обыкновенной (Антонова, Стасова, 2006) оказались подобны. Поскольку образование поздней древесины связано с внутренним водным стрессом (Zahner, 1963; Антонова, 1999), такие изменения, очевидно, вызваны адаптацией к дефициту влаги, что наблюдается при переходе от ранней к поздней ксилеме и снижает возможность возникновения эмболии (Domec, Gartner, 2002). Визуальные наблюдения показали, что ширина стенок ситовидных элементов непроводящей флоэмы лиственницы меньше, чем у клеток активно функционирующей флоэмы. Ту же особенность отмечали и для сосен, растущих в одном насаждении с лиственницей (Антонова, Стасова, 2006). Это согласуется с наблюдениями Новицкой и др. (1999) для сосны и ели, согласно которым оболочки ситовидных клеток расширяются благодаря появлению перламутрового слоя. Такой слой, по мнению авторов, может принимать участие в транспорте ассимилятов через апопласт, а также регулировать сам транспорт, аккумулируя сахарозу. При уменьшении размеров ситовидных элементов в стволах деревьев такая структурная адаптация может иметь большое значение.

Введение ситовидных клеток после их дифференциации в слой зрелой флоэмы одновременно сопровождается сжатием клеток предыдущего года, что ведет к потере их транспортных функций. Наоборот, паренхимные клетки увеличиваются в размерах. Деформация ранних ситовидных клеток происходит из-за потери тургора под влиянием расширяющихся паренхимных клеток (Лотова, 1987), что в свою очередь связано с отложением каллозы в оболочках клеток (Alfiery, Evert, 1968). Облитерация флоэмных клеток предыдущего года происходит постепенно, по мере образования клеток нового годичного слоя и перехода к ним транспортных функций.

Распределение крахмала. Кроме транспортных функций флоэма запасает вещества в аксиальной и лучевой паренхиме. Согласно Лотовой (1987), аксиальная паренхима проводящей флоэмы обычно содержит танины, а непроводящая, кроме того, крахмал и жиры.

Наши гистохимические наблюдения за локализацией крахмала во флоэме в ходе сезона соответствуют динамике его содержания, определенного прямыми методами. Согласно таким исследованиям (Parkerson, Whitmore, 1972; Судачкова, 1977; Sauter, 1988; Sauter, van Clev, 1994; Hansen, Beck, 1994), количество крахмала на сухой вес

ткани максимально в начале вегетации перед формированием годичного кольца ксилемы, затем уменьшается и снова повышается в конце года. В живой коре норвежской ели содержание крахмала уменьшалось от начала камбиальной активности до конца лета (Egger et al., 1996).

Мы проследили за изменением числа крахмальных зерен и их локализацией в элементах функционирующей флоэмы и флоэмных элементах, сформированных в предыдущие годы, в зависимости от типа формирующейся древесины. Согласно нашим наблюдениям, существуют значительные различия в размерах зерен крахмала и их локализации, связанные с активностью процесса образования ранней и поздней ксилемы. В июле зона флоэмы, прилежащая к камбию, содержит минимальное количество крахмала. Вероятно, это обусловлено его использованием наравне с фотосинтетатами на формирование вторичных стенок трахеид ранней древесины в стволе (Антонова, Стасова, 1992; Antonova, Stasova, 2002), вторичной ксилемы в побегах (Стасова, Антонова, 1989), а также на дыхание в условиях подавления фотосинтеза из-за высокой температуры и/или водного дефицита. Мобилизация крахмала из флоэмных структур шла центрипетально. В августе фотосинтез у лиственницы обычно увеличивается из-за благоприятных погодных условий (Голомазова, 1978; Щербатюк и др., 1990). Так как в это время основные ростовые процессы в дереве уже завершаются, за исключением развития вторичных стенок поздних трахеид (Антонова, Стасова, 1992; Антонова, 1999; Antonova, Stasova, 2002), часть ассимилятов начинает откладываться в запас в виде крахмала и его содержание в паренхиме увеличивается к концу месяца. Аккумуляция крахмала на этот раз происходит в противоположном направлении. Сначала он появляется в лучах, а затем в аксиальной паренхиме.

В течение всего сезона крахмал в лучевой паренхиме камбиальной зоны лиственницы мы не наблюдали. Однако его присутствие в камбии отмечали для вечнозеленых хвойных, например, в стволах сосны обыкновенной на севере Сибири (неопубл. данные) или в стволах ели перед вегетацией после нагревания секций стволов поздней зимой и ранней весной на Хоккайдо (Oribe et al., 2003). В последнем случае это может быть связано с поглощением CO_2 при температурах чуть выше нуля, когда формирования ксилемы еще не наблюдается (Fry, Phillips, 1977; Troeng, Linder, 1982; Болондинский, 1983; Суворова и др., 2002).

Метаболиты в ходе развития флоэмы. Варьирование в уровне метаболитов может быть вызвано не только изменением метаболизма клеток, но и воздействием окружающих факторов на ассимиляционный аппарат, систему дальнего транспорта, а также водный потенциал дерева.

Известно, что внутренний дефицит влаги в дереве вызывает образование поздней ксилемы (Zahner, 1963). Возникать такой дефицит может вследствие внешнего водного дефицита, высокой температуры воздуха, повышенной солнечной радиации и транспирации, поэтому изменения в ассимилятах можно рассматривать также как индуцированные водным статусом дерева.

В позднем июне при развитии ранней древесины камбиальная зона со стороны флоэмы и ксилемы содержала в расчете на клетку минимальное количество углеводов, аминокислот, органических кислот по сравнению со зрелой флоэмой и расширяющимися клетками ксилемы. Как отмечала Холодова (1978), в делящихся клетках запасной фонд углеводов очень мал или совсем отсутствует. Вероятно, это объясняет низкое содержание метаболитов в камбиальной зоне по сравнению с соседними тканями, поскольку поступающие сахара и аминокислоты сразу же расходуются на внутриклеточный синтез и энергетические затраты.

В пределах камбиальной зоны содержание всех групп ассимилятов зависит от специализации клеток. Ксилемные клетки камбиальной зоны содержат больше аминокислот и органических кислот, но меньше фенолов и углеводов, чем флоэмные клетки зоны. Это означает, что метаболизм клеток, разных по природе тканей, отличается уже на ранних стадиях дифференциации. Тканеспецифические различия в пиридин-нуклеотидной системе и в активности дегидрогеназ были установлены в ксилемных и флоэмных производных камбия *Robinia pseudoacacia* L. (Magel et al., 1996).

После созревания ситовидных элементов флоэмы и встраивания их в общую транспортную систему содержание углеводов в них значительно увеличивается. Рост растяжением трахеид как поглощающая зона имеет другие особенности. Содержание углеводов в растущих клетках ксилемы выше, чем в таких же клетках камбиальной зоны, но ниже, чем во флоэме, что указывает на повышенный расход сахаров на внутриклеточный синтез и синтез компонентов клеточных стенок, несмотря на аттрагирующий эффект зоны роста.

Рассматривая структурные особенности радиального транспорта в направлении флоэма-ксилема и ксилема-флоэма, Ван Бел (Van Bel, 1990) указывал на специфическую роль камбиальной зоны. Согласно Ван Белу, разгрузка флоэмы происходит главным образом через апопласт, изменяясь в специальных условиях на симпластный путь, но радиальный транспорт к ксилеме идет через лучи по симпласту. Однако лучевая паренхима является результатом делений лучевых инициалей (Esay, 1980), и неясно, возникают ли плазмодесмы в ходе деления лучевых инициалей. В сосне (*Pinus radiata*), например, плазмодесменные

связи и поровые поля не наблюдали ни в веретеновидных инициалах, ни в радиальных стенках недифференцированных камбиальных клеток (Barnett, Harris, 1975). Они возникали только с ростом клеток растяжением. Из этого следует, что путем для транспорта в радиальном направлении от флоэмы к ксилеме служит, по-видимому, не только симпласт лучевой паренхимы, но и ее апопласт, а также, возможно, апопласт радиальных стенок клеток веретеновидных инициалей и их производных. Химической основой для транспорта веществ по апопласту могут служить заряженные группы веществ матрикса (Анисимов и др., 1981) и, в частности, кислые пектины, преимущественно локализованные в камбиальной зоне в радиальных стенках (Catesson et al., 1994). Именно радиальные стенки служат, по мнению авторов, апопластным путем через камбиальную зону. Высокую метаболическую активность апопласта и его участие в регуляции транспорта ассимилятов отмечали также Чиков и Багирова (2004). Участие апопласта в загрузке и разгрузке ассимилятов может контролироваться его водным потенциалом (Wolswinkel, 1985). Предполагается, например, что зеркальное изменение водного потенциала клетки и ее апопласта является физической основой пульсаций скорости роста трахеид сосны обыкновенной (Antonova et al., 1995).

В июне зрелые клетки флоэмы содержат меньше аминокислот, чем растущие клетки ксилемы, а флоэмные производные камбия – меньше, чем ксилемные. Это, очевидно, объясняется как радиальным градиентом содержания аминокислот, транспортируемых от ксилемы к флоэме, так и разной интенсивностью их метаболизации и уровнем синтеза белка в зонах флоэмы и ксилемы.

Что касается органических кислот, их содержание во флоэмных клетках меньше, чем в ксилемных производных камбия, особенно в растущих клетках ксилемы. Органические кислоты могут быть одним из осмотических веществ, способствующих росту клеток. Уровень фенолов изменяется в противоположном направлении.

В начале августа, в период развития поздней ксилемы, количество ассимилятов в клетках тоже зависит от их специфики и стадии развития. В зрелой флоэме уровень углеводов и фенолов увеличивается, а аминокислот и органических кислот – понижается. Напротив, растущие клетки ксилемы содержат меньше углеводов и фенолов, но больше аминокислот и органических кислот по сравнению со зрелой флоэмой. Довольно низкий пул растворимых углеводов в зоне роста трахеид может быть результатом повышенного расхода ассимилятов на развитие клеточных стенок поздних трахеид. По сравнению с июнем функционирующие клетки флоэмы содержат в период

формирования поздней ксилемы меньшее количество углеводов, органических кислот, аминокислот и фенолов. Клетки камбиальной зоны в августе (по сравнению с июнем) содержат несколько больше углеводов и больше фенолов и почти одинаковые количества органических кислот и аминокислот.

Уровни органических кислот и фенолов в августе, как и в июне, имеют противоположные тренды, что указывает на использование кислот в синтезе фенолов. Увеличение содержания фенолов в зрелой флоэме соответствует присутствию паренхимного слоя, содержащего танины. В растущих трахеидах фенольные соединения, по-видимому, аккумулируются как предшественники лигнина.

Как отмечалось выше, в составе фенолов присутствуют главным образом связанные феноло-кислоты, а свободные занимают не более 3.5%. В камбиальной зоне свободных феноло-кислот было больше в июне, чем в августе, а в растущих клетках ксилемы больше, чем в зрелой флоэме. Связанные фенолы в зрелой флоэме могут быть результатом соединения с некоторыми углеводными полимерами или белками, как это наблюдалось между крахмалом и белковыми фракциями в пластидах флоэмных клеток гипокотилей ели (Dexheimer et al., 1997). В клетках ксилемы связанные феноло-кислоты могут находиться в виде конъюгатов с полисахаридами как резервный фонд для последующей лигнификации.

Таким образом, образование камбием клеток флоэмы, скорость их дифференциации и встраивания в общую транспортную систему дерева, а также содержание в них метаболитов зависит от погодных условий и направленности ростовых процессов в ксилеме (ранняя или поздняя древесина).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова Г.Ф. Рост клеток хвойных. Новосибирск: Наука, 1999. 227 с.
- Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Образование и развитие трахеид в годичном приросте древесины в стволах *Larix sibirica* (Penaceae) // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1130–1140.
- Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Формирование годичного слоя древесины стволов сосны обыкновенной и лиственницы сибирской // Лесоведение. 1992. № 5. С. 19–27.
- Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Сезонное развитие флоэмы в стволах сосны обыкновенной // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 5. С. 368–382.
- Антонова Г.Ф., Шебеко В.В. Использование крезилового прочного фиолетового при изучении образования древесины // Химия древесины. 1981. № 4. С. 102–105.

- Анисимов А.А., Гордей В.Н., Олюнина Л.Н. Роль белок-углеводных комплексов в транспорте веществ у растений // Биохимия и биофизика транспорта веществ у растений. Горький: Изд-во Горьковск. ун-та, 1981. С. 38–46.
- Болондинский В.К. Экофизиологические исследования динамики фотосинтеза у сосны обыкновенной // Экофизиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1983. С. 27–37.
- Вилленбринк И. Транспорт ассимилятов во флоэме. Регуляция и механизм // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 1. С. 13–21.
- Гамалей Ю.В. Структура и развитие клеток флоэмы. 1. Ситовидные элементы // Ботан. журн. 1981а. Т. 66. № 8. С. 1081–1098.
- Гамалей Ю.В. 2. Паренхимные элементы // Там же. 1981б. Т. 66. № 9. С. 1233–1243.
- Гамалей Ю.В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 4. С. 614–631.
- Гамалей Ю.В. Транспорт и распределение ассимилятов в растениях. Направления, подходы, методы исследований // Там же. 2002. Т. 49. № 1. С. 22–39.
- Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПб. госун-та, 2004. 422 с.
- Голомазова Г.М. Оптимальные условия для фотосинтеза лиственницы (*Larix sibirica* Ldb.) // Физиолого-биохимические процессы у хвойных. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины СО СССР, 1978. С. 24–34.
- Елагин И.Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1976. 230 с.
- Еремин В.М. Анатомия коры рода *Larix* (Ренасеа) Советского Союза // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1595–1605.
- Еремин В.М. Сравнительная анатомия коры сосновых: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Кишинев: Госун-т, 1984. 47 с.
- Еремин В.М., Раскатов П.Б. Различия в микроструктуре коры елей, произрастающих на Сахалине // Лесн. журн. 1971. № 1. С. 10–12.
- Еремин В.М., Сивак С.В. О влиянии географического положения на анатомическую структуру коры лиственницы даурской // Там же. 1978. № 4. С. 143–145.
- Зауралов О.А., Жидкин В.И. Влияние охлаждения на содержание ауксинов и абсцизовой кислоты в растениях проса // Физиология растений. 1982. Т. 29. № 3. С. 605–607.
- Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 647 с.
- Курсанов А.Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно-акцепторных отношения у растений // Физиология растений. 1984. Т. 31. № 3. С. 579–595.
- Лотова Л.И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 152 с.
- Москалева В.Е. Формирование трахеид сосны // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1958. Т. 37. С. 254–265.
- Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 61–66.
- Новицкая Л.Л., Житкова Е.А., Бумагина З.Д. Ультраструктура оболочек ситовидных элементов сосны, ели и березы // Там же. 1999. Т. 84. № 5. С. 20–30.
- Одинцов П.П., Каткевич Р.Г., Пендере М.К., Каткевич Ю.Ю. Уроновые кислоты в молодых побегах ели // Изв. АН ЛатвССР. Сер. хим. 1967. № 3. С. 632–639.
- Осетрова Г.В. Динамика углеводов в прикамбиальной зоне сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в период вегетации // Обмен веществ и продуктивность хвойных. Новосибирск: Наука, 1977. С. 30–52.
- Попова А.Р. Характеристика элементов вторичной флоэмы сосны обыкновенной // Лесн. журн. 1983. № 5. С. 27–30.
- Стасова В.В., Антонова Г.Ф. Динамика пластических веществ годичного слоя ксилемы побегов сосны // Лесоведение. 1989. № 5. С. 58–63.
- Суворова Г.Г., Щербатюк А.С., Янькова Л.С., Копытова Л.Д. Фотосинтетическая продуктивность *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Larix sibirica* // Ботан. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 99–109.
- Судачкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 230 с.
- Холодова В.П. Компартиментация сахаров в тканях растений // Рост растений. Первичные механизмы. М.: Наука, 1978. С. 253–277.
- Чиков В.И., Багирова Г.Г. Участие апопласта в регуляции транспорта ассимилятов, фотосинтеза и продуктивности растений // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 3. С. 466–478.
- Щербатюк А.С., Янькова Л.С., Русакова Л.В. Эколого-физиологические особенности газообмена хвойных // Лесоведение. 1990. № 4. С. 3–10.
- Эзю К. Анатомия растений. Т. 1. М.: Мир, 1980. 218 с.
- Alfieri F.J., Evert R.F. Seasonal development of secondary phloem in *Pinus* // Amer. J. Bot. 1968. V. 55. P. 518–528.
- Antonova G.F., Stasova V.V. Effect of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems // Trees. 1997. V. 11. P. 462–468.
- Antonova G.F., Stasova V.V. Seasonal distribution of processes responsible for radial diameter and wall thickness of larch (*Larix sibirica* Ldb.) tracheids. Improvement of larch (*Larix* sp.) for better growth, stem form and wood quality // Proc. Intern. Symp. Auvergne-Limousin, France, 2002. P. 369–377.
- Antonova G.F., Cherkashin V.P., Stasova V.V., Varaksina T.N. Daily dynamics in xylem cell radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Trees. 1995. V. 10. P. 24–30.
- Barnett J.R., Harris J.M. Early stages of bordered pit formation in radiate pine // Wood Sci. Technol. 1975. V. 9. P. 233–241.
- Catesson A.M. Specific characters of vessel primary walls during the early stages of wood differentiation // Biol. Cell. 1989. V. 67. P. 221–226.
- Catesson A.M., Funada R., Robert-Baby D. et al. Biochemical and cytochemical cell wall changes across the cambium zone // IAWA J. 1994. V. 15. P. 91–101.

- Dexheimer J., Gerard J., Ayatti H., Chambaaja J.* Evolution of plastids in phloem cambial derivatives of spruce hypocotyl cuttings (*Picea abies* (L.) Karst). Ultrastructural study and microanalysis by electron energy loss spectroscopy (EELS) // *Phytomorphology*. 1997. V. 47. P. 77–86.
- Digby J., Wareing P.E.* The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives // *Ann. Bot.* 1966. V. 30. P. 118–200.
- Domec J.C., Gartner B.L.* How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? // *J. Exp. Bot.* 2002. V. 53. P. 2369–2379.
- Egger B., Einig W., Schlereth A. et al.* Carbohydrate metabolism in one- and two-year-old spruce needles, and stem carbohydrates from three months before until three months after bud break // *Physiol. Plant.* 1996. V. 96. P. 91–100.
- Evert R.F.* Phloem structure and histochemistry // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1977. V. 28. P. 199–222.
- Fry D.J., Phillips L.D.J.* Photosynthesis of conifers in relation to annual growth cycles and dry matter production. II. Seasonal photosynthetic capacity and mesophyll ultrastructure in *Abies grandis*, *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla* and *Larix leptolepis* growing in S.W.England // *Physiol. Plant.* 1977. V. 40. P. 300–306.
- Golinowski W.O.* The anatomical structure of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. 1. Development of bark tissues // *Acta Soc. Bot. Pol.* 1971. V. 40. P. 149–181.
- Hansen J., Beck E.* Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees // *Trees*. 1994. V. 8. № 4. P. 172–182.
- Jeffs R.A., Northcote D.H.* The influence of indolacetic acid and sugar on the pattern of induced differentiation in plant tissue culture // *J. Cell Sci.* 1967. V. 2. P. 77–87.
- Kutscha N.P., Hyland F., Schwarzmam J.M.* Certain seasonal changes in Balsam fir cambium and its derivatives // *Wood Sci. Technol.* 1975. V. 9. P. 175–188.
- Little C.H.A., Sundberg B.* Tracheid production in response to indol-3-acetic acid varies with internode age in *Pinus sylvestris* stems // *Trees*. 1991. V. 5. P. 101–106.
- Magel E., Bleuel H., Hampp R., Ziegler H.* Piridin nucleotide levels and activities of dehydrogenases in cambial derivatives of *Robinia pseudoacacia* L. // *Ibid.* 1996. V. 10. P. 325–330.
- Mahmood A.* Numbers of initial cell division as the measure of activity in early cambial growth pattern in *Pinus* // *Pak. J. For.* 1971. V. 21. № 1. P. 27–42.
- Morris D.A.* The effect of temperature on the velocity of exogenous auxin transport in intact chilling-sensitive and chilling-resistant plants // *Planta*. 1979. V. 146. P. 603–605.
- Murmanis L., Sachs J.B.* Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L. // *Wood Sci. Technol.* 1969. V. 3. P. 177–193.
- Newman I.C.* Pattern in meristems of vascular plants. 1. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells // *Phytomorphology*. 1956. V. 6. P. 1–19.
- Omran R.G.* Peroxide levels and activities of catalase, peroxidase and indolacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings // *Plant Physiol.* 1989. V. 65. P. 407–408.
- Oribe Y., Funada R., Kubo T.* Relationship between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters // *Trees*. 2003. V. 17. P. 185–192.
- Paramesvaran N., Liese W.* Variation of cell length in bark and wood of tropical trees // *Wood Sci. Technol.* 1974. V. 8. P. 81–90.
- Parkerson R.H., Whitmore F.W.* A correlation of stem sugars, starch and lipid with wood formation in eastern white pine // *Forest Sci.* 1972. V. 18. P. 178–183.
- Riding R.T., Little C.H.A.* Anatomy and histochemistry of *Abies balsamea* cambial zone cells during the onset and breaking of dormancy // *Can. J. Bot.* 1984. V. 62. P. 2570–2579.
- Sauter J.J.* Temperature-induced changes in starch and sugars in the stem of *Populus x canadensis robusta* // *Plant Physiol.* 1988. V. 132. P. 608–612.
- Sauter J.J., van Clev B.* Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees // *Trees*. 1994. V. 8. P. 297–304.
- Savidge R.A.* The role of plant hormones in higher plant cellular differentiation. II. Experiments with vascular cambium, sclereids and tracheid differentiation in the pine, *Pinus contorta* // *Hystochem. J.* 1983. V. 15. P. 447–466.
- Savidge R.A.* Seasonal cambial activity in *Larix laricina* saplings in relation to endogenous indol-3-acetic acid, sucrose, and coniferin // *Forest Sci.* 1991. V. 37. P. 953–958.
- Savidge R.A.* Xylogenesis, genetic and environmental regulation. A review // *IAWA J.* 1996. V. 17. P. 269–310.
- Savidge R.A., Wareing P.F.* A tracheid-differentiation factor from pine needles // *Planta*. 1981. V. 153. P. 395–404.
- Srivastava L.M.* On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. III. The secondary walls of the sieve elements of *Pinus strobus* // *Amer. J. Bot.* 1969. V. 56. P. 345–361.
- Srivastava L.M., O'Brien T.P.* On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. II. Secondary phloem of *Pinus strobus* L. // *Protoplasma*. 1966. V. 61. P. 277–293.
- Sudachkova N.E., Milutina I.L., Romanova L.I., Semanova G.P.* The annual dynamics of reserve compounds and hydrolytic enzymes activity in the tissues of *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. The metabolism of reserve compounds in the tissues of Siberian conifers // *Eur. J. For. Res.* 2004. V. 7. P. 1–10.
- Sundberg B., Little C.H.A.* Tracheid production in response to changes in the internal level of indole-3-acetic acid in 1-year-old shoots of Scots pine // *Plant Physiol.* 1990. V. 94. P. 1721–1727.
- Troeng E., Linder S.* Gas exchange in a 20-year-old stand of Scots pine (net photosynthesis of current and one-year-old shoots within and between seasons // *Physiol. Plant.* 1982. V. 56. P. 33–59.
- Van Bel A.J.E.* Xylem-phloem exchange via the rays: the undervalued rout of transport // *J. Exp. Bot.* 1990. V. 41. P. 631–644.
- Wetmore R.H., Maggio A.E., Rier J.P.* Contemporary outlook on the differentiation of vascular tissues // *Phytomorphology*. 1964. V. 14. P. 203–217.
- Wilson B.F.* Mitotic activity in the cambial zone of *Pinus strobes* // *Amer. J. Bot.* 1966. V. 53. P. 364–372.
- Wilson J.W., Keys W.M.S., Wilson P.M.W., Roberts L.M.* Effects of auxin on the spatial distribution of cell division and

xylogenesis in lettuce pith explants // *Protoplasma*. 1994. V. 183. P. 162–181.

Wolswinkel P. Phloem unloading and turgor-sensitive transport: Factors involved on sink control of assimilate partitioning // *Physiol. Plant*. 1985. V. 65. P. 331–339.

Zahner R. Internal moisture stress and wood formation in conifers // *For. Prod. J.* 1963. V. 13. P. 240–247.

Zakrzewski J. Hormonal control of cambial activity and vessel differentiation in *Quercus robur* // *Physiol. Plant*. 1983. V. 57. P. 537–542.

Seasonal Development of Phloem in Siberian Larch Stems

G. F. Antonova and V. V. Stasova

*Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036 Russia
e-mail: institute@forest.akadem.ru*

Abstract—The seasonal development of phloem in the stems of Siberian larch (*Larix sibirica* Ldb.) was studied over two seasons on 50–60-year-old trees growing in a natural stand in the Siberian forest–steppe zone. Trees at the age of 20–25 years were used to study metabolites in differentiating and mature phloem elements, cambial zone, and radially growing xylem cells in the period of early and late wood formation. The development of the current-year phloem in the stems of 50–60-year-old trees started, depending on climatic conditions, in the second–third decades of May, 10–20 days before the xylem formation, and ended together with the shoot growth cessation in late July. Monitoring of the seasonal activity of cambium producing phloem sieve cells and the duration of their differentiation compared to the xylem derivatives in the cambium demonstrated that the top production of phloem and xylem cells could coincide or not coincide during the season, while their differentiation activity was always in antiphase. Sieve cells in the early phloem are separated from those in the late phloem by a layer of tannin-containing cells, which are formed in the period when late xylem formation starts. The starch content in the structural elements of phloem depends on the state of annual xylem layer development. The content of low molecular weight carbohydrates, amino acids, organic acids, and phenols in phloem cells, cambial zone, and xylem derivatives of the cambium depends on the cell type and developmental stage as well as on the type of forming wood (early or late) differing by the cell wall parameters and, hence, by the requirement for assimilates. Significant differences in the dynamics of substances per dry weight and cell were observed during cell development.

Key words: ontogeny, phloem, sieve cells, cambial activity, differentiation, metabolites, Siberian larch.