

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИПИДОВ В СТВОЛОВОЙ ЧАСТИ ДЕРЕВЬЕВ *BETULA PENDULA* ROTH И *B. PUBESCENS* EHRLH

Т.А. ШУЛЯКОВСКАЯ, *ст. науч. сотрудник, ИЛ КарНЦ РАН, канд. биол. наук*⁽¹⁾,
М.К. ИЛЬИНОВА, *науч. сотрудник ИЛ КарНЦ РАН, канд. биол. наук*⁽¹⁾

tashulyak@gmail.com

⁽¹⁾ФГБУН Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук (ИЛ КарНЦ РАН),
Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

Было изучено содержание суммарных липидов и их фракций в стволовой части карельской березы в сравнении с березой повислой и березой пушистой, выяснены особенности липидного состава тканей ствола при образовании узорчатой древесины. Установлено, что узорчатая древесина карельской березы (40 лет) содержит больше фосфолипидов на единицу массы, чем ее кора или кора и древесина березы повислой и березы пушистой, обладающих прямослойным строением. Кора карельской березы отличается высоким уровнем гликолипидов на единицу массы. Изучение состава липидов в тканях ствола 7-летних саженцев карельской березы в процессе развития узорчатости их древесины продемонстрировало те же закономерности распределения фракций липидов по тканям ствола, что и у взрослых растений. Метаболизм карельской березы с аномальным развитием ствола настроен таким образом, что происходит накопление гликолипидов в коре и фосфолипидов в древесине, причем эта особенность проявляется уже на ранних стадиях формирования ствола дерева у саженцев на втором году жизни, когда еще нет видимых отличий в его строении, но, вероятно, есть потенциальная способность к аномальному развитию. При создании оптимальных условий выращивания таких саженцев можно получить желаемый результат, а именно, стволы с узорчатой древесиной. Во всяком случае, в стволе карельской березы достоверно выше уровень мембранных липидов, чем у других объектов данного рода, что свидетельствует об особенностях строения клеточных мембран тканей, а это может быть связано с составом и активностью мембраносвязанных ферментов, с пропускной способностью мембран клеток для ионов и молекул веществ, что приводит к изменению пути развития тканей ствола и формированию аномальной древесины.

Ключевые слова: карельская береза, береза повислая, береза пушистая, нейтральные липиды, фосфолипиды, гликолипиды, кора, древесина

Betula pendula Roth и *B. pubescens* Ehrh. являются наиболее распространенными видами березы в Карелии. К виду *Betula pendula* Roth принадлежат 2 формы: карельская береза *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin) Ndet-Ahti и береза повислая *Betula pendula* var. *pendula*. Они рассматриваются в сравнении с одновозрастными деревьями другого вида – березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. Карельская береза – ценное и морфологически необычное растение, которое отличается аномальной узорчатой древесиной. Рисунок древесины карельской березы создается благодаря свилеватости волокнистых элементов, наличию темноокрашенных включений паренхимной ткани и извилистости годовичных колец. Наибольшую хозяйственную ценность имеет сильно свилеватая древесина с многочисленными коричневыми включениями [1]. Образование древесины и коры является результатом деятельности камбия, гетеротрофная природа которого делает его полностью зависимым от притока фотосинтатов. По флоэме осуществляется транспорт продуктов фотосинтеза к местам

их потребления и, в частности, в камбиальную зону, являющуюся в период утолщения ствола одним из основных акцепторов ассимилятов [2]. Как известно, сахара – конечный продукт фотосинтеза и важнейшая транспортная форма углеводов в растениях [3]. Существует мнение, что особенности строения карельской березы связаны с накоплением в стволе избытка ассимилятов [2]. При поступлении избыточных количеств сахарозы в клетках растений накапливаются липиды [4]. Синтез жирных кислот и затем жиров происходит из сахаров, образовавшихся в процессе фотосинтеза. Электронно-микроскопические исследования показали, что для всех живых клеток узорчатой древесины карельской березы характерно повышенное (по сравнению с нормой) содержание липидов в течение всего года [5]. Представляет интерес изучение распределения липидов в стволовой части карельской березы в процессе формирования узорчатой древесины.

Целью данной работы было изучение содержания суммарных липидов и их фракций в стволовой части карельской бе-

резы *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin) Ндмет-Аhti в сравнении с березой повислой *B. pendula* Roth и березой пушистой *B. pubescens* Ehrh., выяснение особенностей липидного состава тканей ствола при образовании узорчатой древесины.

Объектами исследований были взрослые 40-летние деревья березы пушистой, березы повислой и карельской березы, растущие на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН в окрестностях г. Петрозаводска (Республика Карелия). В статье приводятся данные их изучения в 2007 и 2008 гг. В 2008–2009 гг. проводили исследования в однолетних сеянцах этих же видов и форм, выращенных в одной теплице из сертифицированных семян от контролируемого опыления, закупленных в Финляндии в фирме Forelia OY. Из таких же семян были выращены к 2009 г. 7-летние растения карельской березы, а среди них к указанному возрасту выделились особи с аномальным развитием ствола, которое выражалось в появлении утолщений на стволах и узорчатости в древесине. На этих объектах провели исследование участков стволов с разной степенью узорчатости древесины в сравнении. Образцы коры и древесины берез (по три дерева каждого варианта) отбирали в фазу активной деятельности камбия (июль), разрезали на тонкую стружку, фиксировали в жидком азоте, высушивали в лиофильной сушилке. Высушенный материал усредненной навески измельчали на электрической мельнице, просеивали через сито 1 мм. Суммарные липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1 по объему [6]. Фракционирование суммарных липидов осуществляли методом колоночной хроматографии [7]. На колонку с силикагелем (Davisil, Grade 634, pore size 60 Å, 100–200 mesh) переносили липидный экстракт и элюировали растворителями отдельные фракции: хлороформом – нейтральные липиды (НЛ), ацетоном – гликолипиды (ГЛ), метанолом – фосфолипиды (ФЛ). Жирные кислоты липидных фракций исследовали в виде их метиловых эфиров на хроматографе «Хро-

матэк – Кристалл-5000.1» (Йошкар-Ола, Республика Марий Эл). Содержание жирных кислот в липидах определяли с помощью внутреннего стандарта – маргариновой кислоты. Данные были получены с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН.

Проведенное исследование содержания суммарных липидов в ствольной части взрослых деревьев березы пушистой, березы повислой и карельской березы показало значительное преимущество этих соединений в коре карельской березы. Суммарных липидов почти вдвое больше (в расчете на 1 г сухого вещества) в коре карельской березы, чем у березы повислой и березы пушистой. Древесина карельской березы также отличалась более высоким содержанием суммарных липидов, особенно по сравнению с березой пушистой. Сравнение содержания отдельных фракций липидов в древесине берез показывает преобладание нейтральных липидов и фосфолипидов у карельской березы. Напротив, гликолипиды в древесине карельской березы находились в наименьшем количестве (рис. 1 Б). В коре отмечено значительное преимущество нейтральных липидов и заметное преобладание гликолипидов у карельской березы по сравнению с березой пушистой и березой повислой (рис. 1 А). Анализ соотношения содержания отдельных фракций в коре и древесине каждой из берез, показал, что у карельской березы наибольшее преобладание коры над древесиной в нейтральных липидах (в 3,3 раза) и особенно в гликолипидах (в 16 раз), а в фосфолипидах наибольшее преимущество древесины над корой по сравнению с другими березами. Следовательно, у карельской березы больше накапливается запасных липидов (нейтральных липидов) в коре, в мембранах коры выше содержание гликолипидов, а в древесине больше мембранных липидов – фосфолипидов, чем у двух других берез. Если в коре карельской березы гликолипиды составили около половины всех липидов (46,3 % от суммарного количества), а

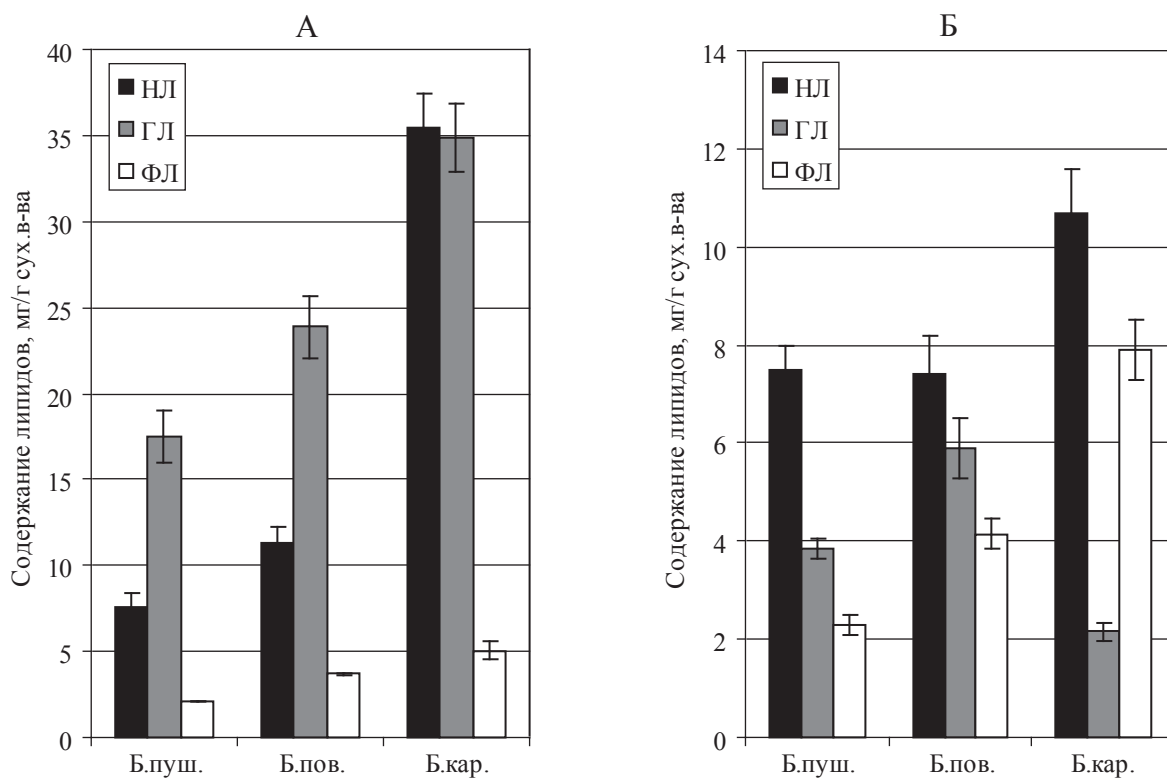


Рис. 1. Содержание фракций липидов в коре (А) и древесине (Б) ствола взрослых деревьев березы разных видов и форм

Fig. 1. The content of lipid fractions in the bark (А) and the timber (Б) of adult stems of birch trees of different kinds and forms

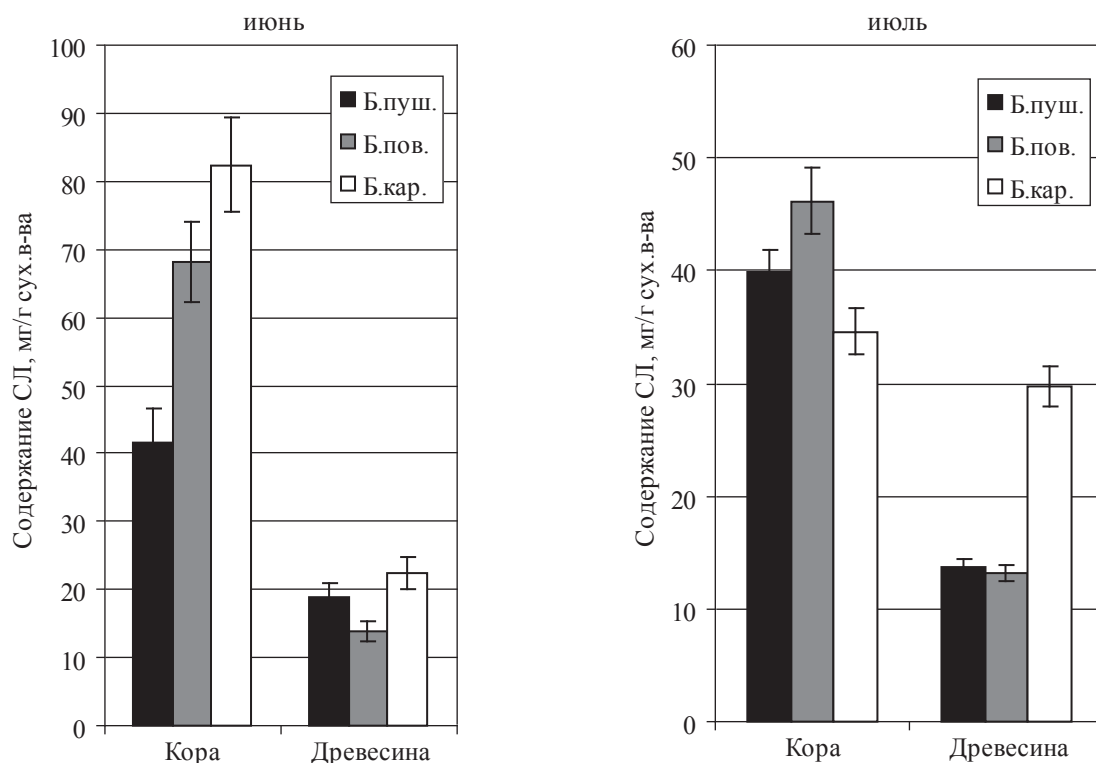


Рис. 2. Содержание суммарных липидов (СЛ) в коре и древесине стволиков 1-летних сеянцев берез в июне и июле 2008 года

Fig. 2. The content of total lipids in the bark and timber of stems of 1-year-old birch seedlings in June and July, 2008

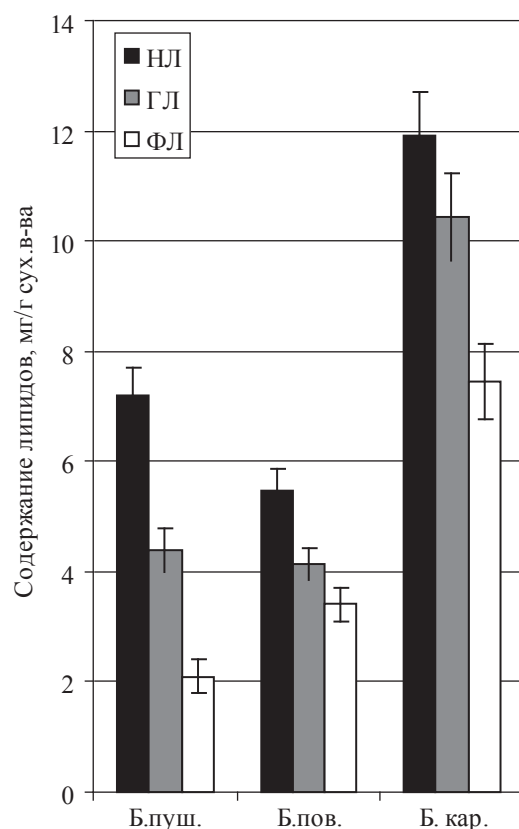


Рис. 3. Содержание фракций липидов в древесине стволиков 1-летних сеянцев берез в июле 2008 года

Fig. 3. The content of lipid fractions in the timber of Stalks 1-year-old birch seedling stems in July 2008

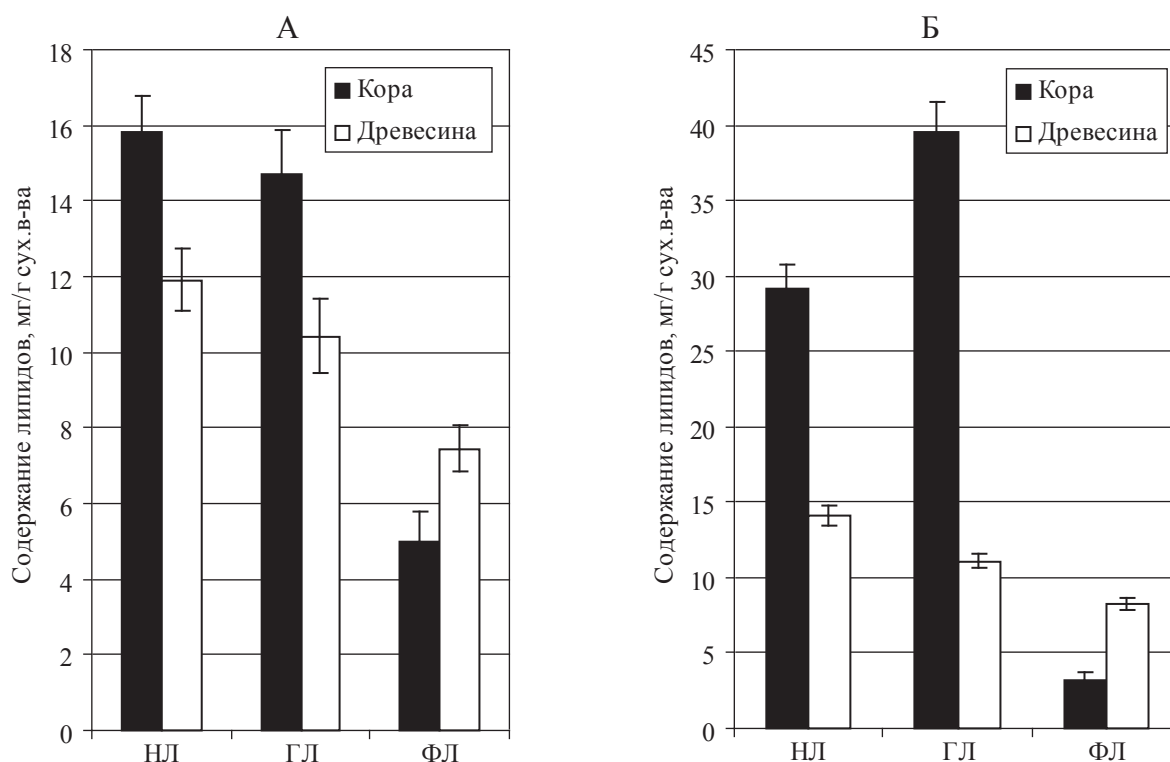


Рис. 4. Содержание фракций липидов в коре и древесине стволика 1-летних сеянцев карельской березы (А) и в узорчатой части ствола 7-летних деревьев карельской березы (Б)

Fig. 4. The content of lipid fractions in the bark and timber of the stems of 1-year-old seedlings of Karelian birch (А) and the patterned part of the stem of 7-year-old trees of Karelian birch (Б)

фосфолипиды лишь 6,7 %, то в древесине картина иная: гликолипиды – 10,4 %, а фосфолипиды – 38 % от общей суммы. Т. е. у карельской березы из мембранных липидов в коре выше доля гликолипидов, а в древесине – фосфолипидов. Кроме того, что кора у карельской березы имеет значительную толщину, она еще содержит большое количество нейтральных (запасных) липидов и гликолипидов (мембранных) в расчете на единицу сухой массы по сравнению с двумя другими березами.

Исследования тканей стволика однолетних сеянцев берез показали, что в период завершения роста листовых пластинок и активного оттока ассимилятов в ствол в конце июня в коре карельской березы накапливалось значительно больше суммарных липидов, чем у березы повислой и березы пушистой, в то же время в древесине сеянцев карельской березы отмечалось незначительное преимущество липидов по сравнению с березами двух видов (рис. 2). В середине июля, когда происходил активный рост стволиков в толщину, наблюдалось возрастание уровня липидов в древесине карельской березы при снижении их количества в коре. Именно карельская береза на раннем этапе онтогенеза показывала накопление суммарных липидов в начале (в июне) в коре, а потом в древесине (июль). Разделение суммарных липидов на фракции в июльских образцах древесины сеянцев показало преимущество карельской березы над двумя другими березами по содержанию всех трех фракций: нейтральных липидов, гликолипидов и фосфолипидов у нее было в 2 с лишним раза больше, чем у других объектов (рис. 3). Только в сеянцах карельской березы наблюдалось преобладание древесины над корой по содержанию фосфолипидов (рис. 4 А). Скорей всего, происходило перемещение сахарозы из коры в древесину и превращение ее там в липиды. В итоге на втором году жизни, когда еще не было видимого отличия в строении стволиков сеянцев березы разных видов и форм, происходили метаболические процессы в тканях стволика, приво-

дившие к накоплению липидов в древесине карельской березы.

Были проведены исследования 7-летних деревьев карельской березы с различной степенью узорчатости древесины по стволу: в верхней части ствола под кроной слабая узорчатость, в нижней части – хорошо выраженная, т. е. сверху вниз по стволу узорчатость древесины возрастала. Образцы древесины и коры проанализированы в июле, когда происходил активный рост ствола в толщину. С увеличением узорчатости древесины ствола наблюдался рост содержания нейтральных липидов (запасных) и мембранных липидов в ней [8]. Древесина нижней части ствола, где узорчатость была наивысшей, содержала больше нейтральных липидов в живых клетках, которыми являются паренхимные клетки. Именно в узорчатых частях ствола содержится больше паренхимных клеток, они и создают уникальный рисунок древесины карельской березы. Параллельно росту уровня нейтральных липидов в древесине сверху вниз по стволу происходило снижение количества запасных липидов в коре. Вероятно, сахароза накапливалась сразу под кроной дерева в коре, переходя в запасные формы липидов, а затем ниже по стволу перемещалась в большей степени в древесину и запасалась в ней в виде нейтральных липидов. На протяжении ствола возникало такое распределение запасных липидов: сразу под кроной их количество наибольшее в коре, а ниже – в древесине. Наблюдалось повышенное содержание мембранных липидов в узорчатой древесине по сравнению с безузорчатыми участками того же ствола деревьев карельской березы. В коре узорчатых участков отмечено возрастание содержания гликолипидов при снижении уровня фосфолипидов. Сравнение коры и древесины узорчатых участков ствола продемонстрировало преимущество коры по содержанию гликолипидов в 3,6 раза по сравнению с древесиной тех же участков и древесины над корой по содержанию фосфолипидов в 2,6 раза (рис. 4 Б). По аналогии со взрослыми деревьями, среди которых карельская береза отличалась повышенным содержанием гли-

колипидов в коре ствола, а фосфолипидов в древесине, 7-летние деревья карельской березы с формирующейся узорчатостью ствола показывали такое же распределение фракций липидов между участками с разной степенью узорчатости.

Таким образом, у взрослых сформировавшихся растений карельской березы обнаружено накопление нейтральных липидов и гликолипидов в коре ствола, а также нейтральных липидов и фосфолипидов в древесине. Узорчатая древесина карельской березы содержит больше фосфолипидов на единицу массы, чем ее кора или кора и древесина березы повислой и березы пушистой, обладающих прямослойным строением. Кора карельской березы отличается высоким уровнем гликолипидов на единицу массы. Сравнение однолетних сеянцев второго года жизни тех же видов и форм, что и у взрослых растений, показало, что при отсутствии видимых различий в строении их стволиков есть особенности метаболизма в тканях, приводящие к накоплению суммарных липидов вначале в коре карельской березы, а затем в ее древесине. При этом в растениях карельской березы отмечено накопление гликолипидов в коре, а фосфолипидов в древесине по сравнению с двумя видами березы. Изучение состава липидов в тканях ствола 7-летних саженцев карельской березы в процессе развития узорчатости их древесины продемонстрировало те же закономерности распределения фракций липидов по тканям ствола, что и у взрослых растений: преобладание количества гликолипидов в коре и фосфолипидов в древесине узорчатой части ствола деревьев. Значит, метаболизм карельской березы с аномальным развитием ствола настроен таким образом, что происходит накопление гликолипидов в коре и фосфолипидов в древесине, причем эта особенность проявляется уже на ранних стадиях формирования ствола дерева, когда еще нет видимых отличий в его строении, но, вероятно, есть потенциальная способность к аномальному развитию. При создании оптимальных условий выращивания таких сеянцев можно получить желаемый результат, а

именно, стволы с узорчатой древесиной. Во всяком случае, в стволе карельской березы достоверно выше уровень мембранных липидов, чем у других объектов данного рода, что свидетельствует об особенностях строения клеточных мембран тканей, а это может быть связано с составом и активностью мембраносвязанных ферментов, с пропускной способностью мембран клеток для ионов и молекул веществ [9–11], что приводит к изменению программы развития тканей ствола и формированию красивой аномальной древесины. Велика роль мембран в восприятии сигналов из внешней среды и реакции на них, позволяющей клетке приводить характер и интенсивность метаболизма в соответствии с условиями среды [12].

Библиографический список

1. Коровин, В.В. Структурные аномалии стебля древесных растений / В.В. Коровин, Л.Л. Новицкая, Г.А. Курносов. – М.: МГУЛ, 2003. – 280 с.
2. Новицкая, Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий / Л.Л. Новицкая. – Петрозаводск: Verso, 2008. – 144 с.
3. Гамалей, Ю.В. Транспортная система сосудистых растений / Ю.В. Гамалей. – СПб.: С.-Петербургский университет, 2004. – 422 с.
4. Курсанов, А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях / А.Л. Курсанов. – М.: Наука, 1976. – 646 с.
5. Барильская, Л.А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы / Л.А. Барильская // Ботанический журнал. – 1978. – Т. 63. – № 6. – С. 805–811.
6. Folch, J. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues / J. Folch, M. Lees, G.H. Stanley // J. Biol. Chem. – 1957. – V. 226. – N 1. – P. 497–509.
7. Simola, L.K. Comparison of Glycolipids and Plastids in Callus Cells and Leaves of *Alnus* and *Betula* / L.K. Simola, K. Koskimies-Soininen // Plant and Cell Physiol. – 1984. – № 25 (8). – P. 1329–1340.
8. Шуляковская, Т.А. Липидный состав ствольной части и формирование узорчатой древесины *Betula pendula* var. *carelica* / Т.А. Шуляковская, М.К. Ильинова, Г.К. Канюкова // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96. – № 7. – С. 895–905.
9. Геннис, Р. Биомембраны: Молекулярная структура и функции / Р. Геннис. – М.: Мир, 1997. – 622 с.
10. Гринштейн, С.В. Структурно-функциональные особенности мембранных белков / С.В. Гринштейн, О.А. Кост // Успехи биологической химии. – 2001. – Т. 41. – С. 77–104.
11. Somerville, C. Plant Lipids: Metabolism, Mutants and Membranes / C. Somerville, J. Browse // Science. – 1991. – Vol. 252. – pp. 80–87.
12. Болдырев, А.А. Введение в биохимию мембран / А.А. Болдырев. – М.: Высшая школа, 1986. – 112 с.

LIPID DISTRIBUTION IN THE TRUNK OF *BETULA PENDULA*
ROTH AND *B. PUBESCENS* EHRH. TREES

Shulyakovskaya T.A., FRI KarRC RAS, Ph.D. (Biol.)⁽¹⁾; Ilyinova M.K., FRI KarRC RAS, Ph.D. (Biol.)⁽¹⁾

tashulyak@gmail.com

⁽¹⁾Forest Research Institute of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences (FRI KarRC RAS), Pushkinskaya st. 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910

The aim was to study the levels of total lipids and their fractions in the trunk of Karelian (curly) birch as compared to silver birch and downy birch, and to identify the distinctive features of the lipid composition of trunk tissues during figured wood formation. Figured wood of adult Karelian birch (40 years old) contains more phospholipids per unit of weight than its own bark or the bark and wood of straight-grained silver birch and downy birch. Karelian birch bark features has an elevated content of glycolipids per unit weight. An investigation of the lipid composition in trunk tissues of 7 year-old Karelian birch saplings during figured wood formation demonstrated the same patterns in the distribution of lipid fractions across trunk tissues as in adult plants. The metabolism in Karelian birch plants with abnormal trunk development is such that glycolipids are accumulated in bark and phospholipids are accumulated in wood, and this pattern appears already at early stages of trunk formation in the second-year seedlings, where no visible distinctions in trunk structure are yet discernible, but a potential capacity for abnormal development is probably present. If optimal growth conditions are generated for such seedlings, one can get the desirable outcome, i.e. trunks with figured grain. Anyhow, the level of membrane lipids in Karelian birch trunk is reliably higher than in other members of this genus, indicating a characteristic structure of cell membranes, which may be associated with the composition and activity of membrane-bound enzymes, the throughput capacity of cell membranes for ions and molecules of substances, generating a trunk tissues development pathway that results in the formation of abnormal wood.

Keywords: karelian birch, silver birch, downy birch, neutral lipids, phospholipids, glycolipids, bark, wood.

References

1. Korovin V.V., Novitskaya L.L., Kurnosov G.A. *Strukturnye anomalii steblya drevesnykh rasteniy* [Structural abnormalities of the stem in woody plants]. Moscow: MSFU, 2003, 280 p.
2. Novitskaya L.L. *Karel'skaya bereza: mekhanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalii* [Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities]. Petrozavodsk: Verso Publ., 2008, 144 p.
3. Gamaley Yu.V. *Transportnaya sistema sosudistyykh rasteniy* [Transport system of vascular plants]. Saint-Petersburg: Izdatel'stvo S.-Peterburgskogo universiteta, 2004, 422 p.
4. Kursanov A.L. *Transport assimilyatov v rastenii* [Transport of assimilates in the plant]. Moscow: Nauka Publ., 1976, 646 p.
5. Baril'skaya L.A. Strukturnyi analiz uzorchatoy drevesiny karel'skoy berezy [Structural analysis of patterned wood of karelian birch]. Botanical magazine. 1978, V. 63, N 6, pp. 805-811.
6. Folch J., Lees M., Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem., 1957, V. 226, N 1, P. 497-509.
7. Simola L.K., Koskimies-Soininen K. Comparison of Glycolipids and Plastids in Callus Cells and Leaves of *Alnus* and *Betula*. Plant and Cell Physiol. 1984, № 25 (8), pp. 1329-1340.
8. Shulyakovskaya T.A., Ilyinova M.K., Kanyuchkova G.K. *Lipidnyi sostav stvolovoy chasti i formirovanie uzorchatoy drevesiny Betula pendula var. carelica* [Lipid composition of the trunk and formation of patterned wood in *Betula pendula* var. *carelica*]. Botanical magazine. 2011, V. 96, N 7, pp. 895-905.
9. Gennis R. *Biomembrany: Molekulyarnaya struktura i funktsii* [Biomembranes: molecular structure and functions]. Moscow: Mir Publ., 1997, 622 p.
10. Grinshteyn S.V., Kost O.A. *Strukturno-funktsional'nye osobennosti membrannykh belkov* [Structural and functional features of membrane proteins]. Advances in biological chemistry. 2001, V.41, pp. 77-104.
11. Somerville C., Browse J. Plant Lipids: Metabolism, Mutants and Membranes. Science. 1991, Vol. 252, pp. 80-87.
12. Boldyrev A.A. *Vvedenie v biokhimiyu membran* [Introduction to membrane biochemistry]. Moscow: Vysshaya shkola, 1986, 112 p.