

УДК 57.047+58.05+581.4

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.6.33

ВЛИЯНИЕ СТРЕССОВЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ И СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА*

К.Г. Боголицын, д-р хим. наук, гл. науч. сотр.

М.В. Сурсо, д-р с.-х. наук, ст. науч. сотр.

М.А. Гусакова, канд. техн. наук, зав. лаб.

И.Н. Зубов, канд. хим. наук, науч. сотр.

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН, наб. Северной Двины, д. 23, г. Архангельск, Россия, 163002; e-mail: zubov.ivan@bk.ru

Изучено влияние абиотического стресса (зимней физиологической засухи) на образцы древесины можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.), произрастающего в субарктической зоне Российской Федерации. Установлено, что уже на ранних стадиях усыхания в древесине можжевельника происходит резкое снижение годичного прироста и ускорение процессов биосинтеза компонентов, выполняющих защитные функции. Содержание лигнина возрастает от 28,3 до 35,2 %. Скорость образования полисахаридной составляющей, напротив, заметно снижается. Из-за недостатка первичных компонентов возрастает вероятность процессов деструкции полисахаридов до углеводов. Изменение компонентного состава древесины приводит к нарушению термодинамической совместимости компонентов лигноуглеводной матрицы и формированию неустойчивой надмолекулярной структуры древесного вещества клеточной стенки. Древесное вещество, образованное в период стресса, характеризуется меньшей механической прочностью по сравнению со здоровой древесиной, что подтверждают проведенные микроскопические исследования. На сколах подверженной усыханию древесины можжевельника наблюдаются многочисленные трещины и разрушения некоторых оболочек клеточной стенки, а также коалесценция фрагментов деструкции последних на поверхности. На поперечных сколах усыхающей древесины отмечено расслоение вторичной стенки на отдельные слои (S_1 , S_2 и S_3) и отсутствие третичной оболочки – бородавчатого слоя. Вышеперечисленные изменения структуры древесного вещества можжевельника наблюдаются уже на второй год

*Работа выполнена при финансовой поддержке ФАНО России в рамках темы (проекта) № 0410-2014-0029 «Физико-химические основы изучения основных закономерностей фундаментального цикла «строение–функциональная природа–свойства» природных полимерных матриц». Микроскопические эксперименты проведены в рамках проекта УрО РАН № 0410-2015-0021 «Новые подходы к комплексной оценке состояния и эволюции лесных и болотных экосистем западного сегмента Арктики». Исследования выполнены с использованием оборудования ЦКП КТ РФ-Арктика (ИЭПС, ИФПА УрО РАН) и ЦКП НО «Арктика» (САФУ) при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (Уникальный идентификатор работ RFMEFI59414X0004).

Для цитирования: Боголицын К.Г., Сурсо М.В., Гусакова М.А., Зубов И.Н. Влияние стрессовых воздействий на компонентный состав и строение древесины можжевельника // Лесн. журн. 2016. № 6. С. 33–41. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.6.33

усыхания, однако они характерны лишь для вновь образующейся древесной ткани и практически не затрагивают ядровую древесину.

Ключевые слова: можжевельник, абиотический стресс, зимняя физиологическая засуха, клеточная стенка, древесное вещество.

Введение

Вегетативные органы можжевельника, как и других хвойных, подвержены техногенным воздействиям, что ограничивает использование этих видов для озеленения городов с развитой промышленностью и высокой загазованностью [3]. Однако нарушения вегетативной системы могут происходить и в естественных условиях обитания можжевельника. Наиболее распространенными неблагоприятными факторами для большинства видов растений, в том числе можжевельника, являются: засуха, экстремальные температуры, избыток воды и солей в почве, очень высокая или очень низкая освещенность, атмосферное загрязнение и др. [1].

Активное избирательное отношение растительного организма к стрессовым условиям внешней среды выражается в его способности к саморегуляции, оптимизации протекающих в нем процессов, а также адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды на протяжении всего онтогенеза. Физиолого-биохимические изменения в организме растений направлены на усиление их защитных функций и могут приводить к нарушению привычной схемы биосинтеза, компонентного состава и, как следствие, к нарушению структурных особенностей и целостности клеточных оболочек [1, 2].

Недостаток влаги является одним из самых распространенных абиотических стрессоров для растительных организмов. Как и любое стрессовое воздействие, оказываемое на растение, недостаток влаги запускает комплекс метаболических перестроек [2], что, в свою очередь, приводит к замедлению метаболизма и способствует возникновению как обратимых, так и необратимых изменений в растении.

Целью данной работы является изучение состава и морфологических особенностей древесины можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) при стрессовых воздействиях абиотической природы.

Объект и методы исследования

В качестве объекта исследований выбран можжевельник обыкновенный – один из наиболее распространенных видов рода *Juniperus* L., обладающий высокой стрессоустойчивостью, низкой заболеваемостью и продолжительным периодом жизни [5].

В ходе экспедиционных работ 2011–2013 гг. произведен выбор тестовых площадок (61°40' с. ш. 31°09' в. д.), на которых отмечены повреждения кроны можжевельника обыкновенного. Растения были на различных стадиях усыхания, о чем свидетельствовали частичное или полное отсутствие хвои

и изменение структуры древесины (заболони), отчетливо проявлявшееся на кернях древесины, которые были отобраны возрастным буром Haglof CO300 и использовались для предварительного определения возраста и ориентировочных сроков начала усыхания растений. Показатели опытных растений приведены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика опытных растений можжевельника обыкновенного

Возраст образца *, лет	Предполагаемый год начала усыхания	Продолжительность усыхания, лет
67±5	Здоровое дерево	0
47±5	2012	1
59±5	2011	2
67±5	2010	3

*Здесь и далее, в табл. 2, приведены данные с ошибкой определения.

Радиальные приросты измеряли на поперечных спилах, взятых вблизи шейки корня стволиков. Подсчет годовичных колец производили при помощи бинокулярного микроскопа МБС-10 (увеличение окуляра – ×8, объектива – ×2).

Для изучения влияния усыхания на состав и структурные особенности древесины можжевельника проведен анализ компонентного состава древесины, выявлены морфологические особенности ее строения.

Стружку получали из древесины можжевельника, предварительно высушенной и очищенной от коры и луба. Последующее измельчение проводили на универсальной ротационной ножевой лабораторной мельнице ЛМ-201 с водяным охлаждением (для предотвращения термомеханической модификации древесного вещества). В экспериментах использовали усредненную фракцию опилок размером 1...2 мм.

Компонентный состав древесины можжевельника определяли по стандартным методикам [4] в 4-х параллельных измерениях.

Материал для микроскопических исследований представлял собой радиальные и поперечные сколы образцов древесины можжевельника. Применение метода скалывания вместо традиционного изготовления срезов позволило избежать методических трудностей при подготовке экспериментальных проб (заливание смолой, полирование, вымачивание и т. д.) и иметь образцы с качественной мало деформированной поверхностью. Снимки древесины получали на сканирующем электронном микроскопе Sigma VP (Zeiss). Для повышения контрастности фотографий на поверхность исследуемых образцов наносили золото-палладиевое покрытие толщиной до 5 нм с помощью устройства для подготовки образцов Q150T ES (Quorum).

Результаты исследований и их обсуждение

При длительном усыхании происходит частичный опад ассимилирующих органов, но благодаря переброске питательных веществ из нижних листьев (хвои) сохраняются жизнеспособными более молодые – верхние, что замедляет биосинтетические процессы и, как следствие, снижает годичный прирост.

Для установления точных сроков начала стрессового воздействия нами оценена динамика годичного прироста отобранных образцов древесины можжевельника обыкновенного. Данные об изменении толщины годичного слоя в исследуемых образцах за последние 11 лет жизненного цикла можжевельника представлены на рис. 1.

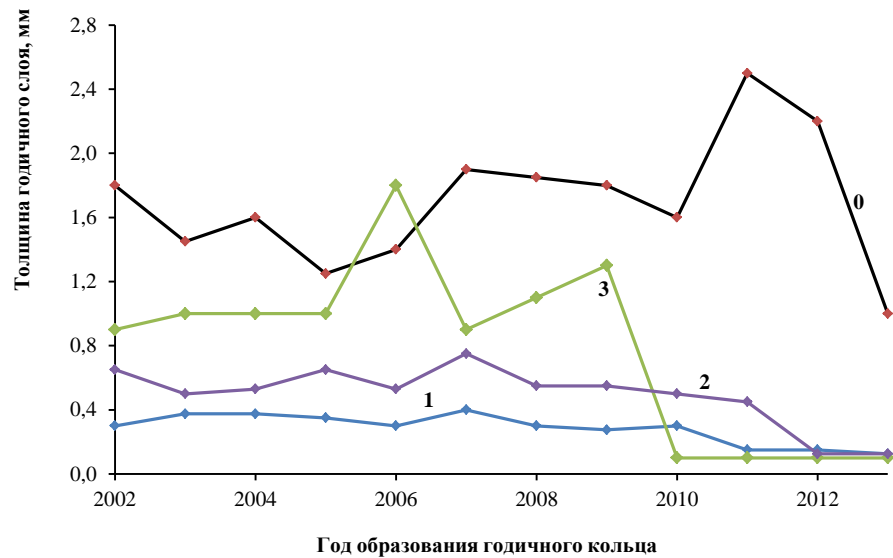


Рис. 1. Изменение толщины годичного слоя образцов древесины можжевельника (номера образцов с 0 по 3 соответствуют продолжительности усыхания (табл. 1))

Как видно из рис. 1, для всех исследуемых образцов можжевельника характерно снижение годичного прироста, совпадающее по времени с предполагаемыми сроками усыхания исследуемых деревьев. Анализ климатических характеристик района отбора образцов, проведенный по данным близлежащих станций Росгидромета за последние 10 лет, позволяет предполагать, что одним из наиболее вероятных стрессовых факторов является зимняя физиологическая засуха. Так, в 2009–2010 гг. период перехода среднемесячных температур в область отрицательных значений сопровождался малым (менее 50 мм) количеством осадков при среднемесячной температуре декабря $-13,4$ °С, что могло привести к более глубокому промерзанию почв. Постепенное увеличение длительности светового дня и рост интенсивности солнечной радиации в весенний период способствовали усилению транспирации и снижению количества влаги в растениях. Как следствие, у всех изученных образцов наблюдалось снижение годичного прироста за 2010 г., а для образца 3 эти воздействия оказались критическими и привели к опадению хвои.

Годичный прирост снижается за счет уменьшения как количества клеток в годичном кольце, так и их диаметра. При этом древесное вещество,

образовавшееся в период стресса, характеризуется меньшей механической прочностью по сравнению со здоровой древесиной. Данный факт, вероятно, обусловлен изменением структуры клеточных оболочек и подтверждается проведенными микроскопическими исследованиями. Снимки, полученные на сканирующем электронном микроскопе Sigma VP (Zeiss), демонстрируют значительные изменения целостности клеточных оболочек трахеид можжевельника в процессе усыхания (рис. 2).

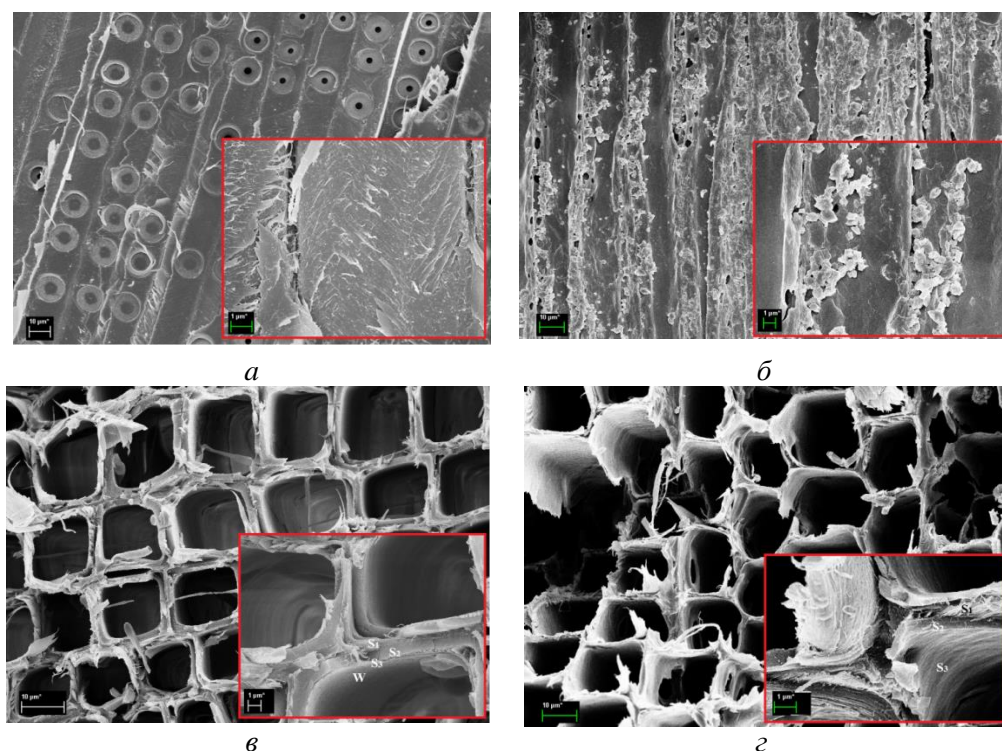


Рис. 2. Радиальный и продольный сколы здоровой (а, б) и усохшей в 2012 г. (в, г) древесины можжевельника

Продольный скол здоровой древесины, как правило, проходит по межклеточному веществу весенних трахеид (рис. 2, а), так как этот участок древесной ткани является наименее плотным и самым неустойчивым к скалыванию. В усыхающей древесине можжевельника продольные сколы проходят в области как ранних (весенних), так и поздних (осенних) трахеид. Подтверждением этому может служить практически полное отсутствие пор на поверхности таких трахеид (рис. 2, б). Это характерно, в первую очередь, для поздних клеточных образований, выполняющих механическую функцию. Направления скола в области осенних клеток свидетельствуют о снижении механической прочности клеточной стенки последних, что, вероятно, обусловлено значительными изменениями компонентного состава матрицы в результате стресса.

Поэтому даже при незначительных механических воздействиях на сколах древесины наблюдаются многочисленные трещины клеточных стенок трахеид, а также частичное (или полное) разрушение некоторых оболочек клеточной стенки (рис. 2, б) и коалесценция фрагментов деструкции последних на поверхности осенних трахеид.

Подобные явления, но только в большей степени, проявляются на поперечных сколах образцов древесины (рис. 2, в, г). В результате усыхания древесины и изменения компонентного состава древесного вещества происходит разделение вторичной стенки на отдельные слои S_1 , S_2 и S_3 , что способствует снижению механической устойчивости клеточных оболочек и проявляется в многочисленных разрывах и деформациях при подготовке образца. Более того, древесина заболони некоторых образцов становится настолько хрупкой, что даже при незначительных механических воздействиях происходит ее разрушение и разволокнение.

Для усыхающей древесины можжевельника характерно отсутствие третичной оболочки – бородавчатого слоя (рис. 2, г), придающего дополнительную прочность клеточной стенке изнутри. Перечисленные выше изменения структуры древесного вещества можжевельника наблюдаются уже на второй год усыхания, однако они характерны только для вновь образующейся древесной ткани и практически не затрагивают ядровую древесину.

Наблюдаемые модификации клеточных оболочек, вероятно, обусловлены изменением хода биосинтеза и соотношением основных компонентов клеточной стенки. Для подтверждения происходящих изменений нами проведен анализ компонентного состава образцов древесины можжевельника.

Приведенные в табл. 2 данные свидетельствуют о значительных количественных изменениях содержания основных компонентов древесины можжевельника. Уже на ранних стадиях стрессового воздействия (зона тревоги) в растительном организме происходят сдвиги в гормональном балансе, тормозящие деление и рост клеток [1]. В результате реакции на первичные изменения происходит запуск основных механизмов адаптации, которые характеризуются снижением активности гидролитических и катаболических реакций и усилением биосинтеза компонентов, выполняющих защитные функции [8].

Таблица 2

**Компонентный состав (% к абс. сухой древесине)
древесины можжевельника на различных стадиях усыхания**

Продолжительность усыхания, лет	Зольность	Вещества, экстрагируемые			Целлюлоза	Лигнин
		горячей водой	этанолом	диэтиловым эфиром		
0	0,16±0,01	2,53±0,08	4,67±0,02	3,50±0,04	44,0±0,05	28,3±0,89
1	0,37±0,01	5,33±0,03	3,93±0,07	1,80±0,07	43,4±0,12	32,9±0,04
2	0,23±0,01	2,97±0,06	4,18±0,02	3,10±0,11	42,4±0,05	34,8±0,91
3	0,20±0,02	3,48±0,04	5,19±0,01	4,40±0,05	41,5±0,29	35,2±0,20

Как следствие, уже в первый год наблюдается повышение скорости биосинтеза лигнина, выполняющего протекторные функции, что подтверждается значительным ростом содержания лигнинных компонентов (4,5 %). Однако недостаток влаги и питательных веществ приводит к постепенному необратимому усыханию всех вегетативных органов и древесины, после чего темпы роста заметно снижаются и постепенно сходят на нет.

Процессы биосинтеза полисахаридов лигнина и экстрактивных веществ тесно связаны и являются конкурирующими [3, 6]. Следовательно, рост интенсивности одних должен сопровождаться замедлением или полным прекращением процессов образования других. Так, при усыхании постепенно снижается количество целлюлозы в древесном веществе можжевельника от 44,9 до 43,4 % в первый год и до 41,5 % к третьему году. Это может быть связано с замедлением скорости синтеза данного полисахарида, что косвенно подтверждается снижением годичного прироста исследуемых образцов. Как известно, целлюлоза является основным компонентом клеточных оболочек и именно интенсивность ее синтеза во многом определяет величину годичного прироста. Еще одной причиной снижения содержания целлюлозы может служить процесс ее деструкции. Протекание подобных процессов отмечают многие авторы, в частности в работе [7]. Так, в случае недостатка первичных компонентов (углеводов) в клеточной стенке возможно протекание деполимеризации и деструкции низкомолекулярных полисахаридов и дальнейшее вовлечение в процесс вновь образовавшихся углеводов, что приведет к снижению содержания полисахаридов. При этом на начальных стадиях усыхания основная часть углеводов, образующихся как в ходе фотосинтеза, так и в результате деструкции полисахаридов, участвует в ферментативном синтезе фенолпропаноидных соединений (путь коричной кислоты), который через активированные производные коричной кислоты приводит к трем коричневым спиртам и некоторым экстрактивным веществам. В первый год усыхания можжевельных деревьев экстрактивные вещества ароматической природы не образуются, напротив, наблюдается снижение содержания компонентов, экстрагируемых горячей водой, этанолом, ацетоном и другими растворителями, о чем свидетельствуют данные компонентного состава (табл. 2).

Таким образом, на ранних стадиях усыхания в древесине можжевельника происходит переориентация биосинтеза основных компонентов древесной матрицы, а именно: ускоряется синтез лигнина и экстрактивных веществ, выполняющих защитные функции. Изменение состава приводит к нарушению термодинамической совместимости компонентов лигноуглеводной матрицы и формированию неустойчивой надмолекулярной структуры древесного вещества клеточной стенки. Изменения структуры древесного вещества древесины можжевельника наблюдаются уже на второй год усыхания, однако характерны они лишь для вновь образующейся древесной ткани и практически не затрагивают ядровую древесину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алехина Н.Д., Балнокин Ю.М., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В., Мейчик Н.В., Носов А.М., Полеская О.Г., Харитоновичи Е.В., Чуб. В.В. Физиология растений / Под ред. И.П. Ермакова. М.: ИЦ «Академия», 2005. 635 с.
2. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
3. Неверова О.А. Применение фитоиндикации в оценке загрязнения окружающей среды // Биосфера. 2009. Т. 1, № 1. С. 82–92.
4. Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Экология, 1991. 320 с.
5. Adams R.P. *Juniperus of the World: The Genus Juniperus*. Vancouver, 2008. 430 p.
6. Bogolitsyn, K.G., Zubov, I.N., Gusakova, M.A., Krasikova A.A., Chukhchin D.G. Juniper Wood Structure Under the Microscope. *Planta*, 2015, vol. 241, no. 5, pp. 1231–1239.
7. Fagerstedt K.V., Mellerowicz E., Gorshkova T., Ruel K., Joseleau J.-P. Cell Wall Polymers in Reaction Wood. *The Biology of Reaction Wood. Springer Series in Wood Science*. Ed. by B. Gardiner, J. Barnett, P. Saranpää, J. Gril. Berlin, 2014, pp. 37–106.
8. MacAdam J.N. Peroxidase Activity and Termination of Cell Elongation in Tall Fescue Leaf Blades. *J. Cell. Biochem.*, 1993, suppl. 17A, p. 29.

Поступила 29.03.16

UDC 57.047+58.05+581.4

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.6.33

The Influence of Stresses on the Component Composition and Structure of Juniper Wood

K.G. Bogolitsyn, Doctor of Chemical Sciences, Chief Research Scientist

M.V. Surso, Doctor of Agricultural Sciences, Senior Research Officer

M.A. Gusakova, Candidate of Engineering Sciences, Chief of Laboratory

I.N. Zubov, Candidate of Chemical Sciences, Research Officer

Federal Research Center for Integrated Study of the Arctic of the Russian Academy of Sciences, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; e-mail: zubov.ivan@bk.ru

The influence of abiotic stress on wood of common juniper (*Juniperus communis* L.) grown in the subarctic zone of the Russian Federation is studied in the paper. The sharp decrease of annual growth and the acceleration of biosynthesis processes of protective components take place in the early stages of juniper wood desiccation. The lignin content increases from 28.3 to 35.2 %. On the contrary, the rate of formation of the polysaccharide part is significantly reduced. Due to the lack of primary components the possibility of polysaccharide degrada-

For citation: Bogolitsyn K.G., Surso M.V., Gusakova M.A., Zubov I.N. The influence of Stresses on the Component Composition and Structure of Juniper Wood. *Lesnoy zhurnal*, 2016, no. 6, pp. 33–41. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.6.33

tion to the carbohydrates increases. Changes of the component composition of wood lead to the destruction of the thermodynamic compatibility of components of lignin-carbohydrate matrix, and the formation of an unstable supramolecular structure of the wood substance of a cell wall. As a result, the wood substance formed in the stress period is characterized by the less mechanical strength compared with sound wood, which is proved by the microscopic investigation. We can observe a lot of cracks and destruction of some layers of a cell wall at the splits of damaged wood, as well as the coalescence of fragments of their destruction on the surface. Delamination of the secondary cell wall into the separate layers (S_1 , S_2 , S_3) and the absence of a tertiary wall – a warty layer are observed on the cross-sectional splitting of desiccated wood. The above-mentioned changes in the structure of the juniper wood substance are observed even in the second year of desiccation, but they are typical only for the newly formed wood substance and do not affect heartwood.

Keywords: juniper, abiotic stress, winter physiological drought, cell wall, wood substance.

REFERENCES

1. Alekhina N.D., Balnokin Yu.M., Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V., Meychik N.V., Nosov A.M., Polesskaya O.G., Kharitonoshvili E.V., Chub V.V. *Fiziologiya rasteniy* [Plant Physiology]. Ed. by I.P. Ermakov. Moscow, 2005. 635 p.
2. Genkel' P.A. *Fiziologiya zharo- i zasukhoustoychivosti rasteniy* [Physiology of Heat- and Drought Resistance of Plants]. Moscow, 1982. 280 p.
3. Neverova O.A. Primenenie fitoindikatsii v otsenke zagryazneniya okruzhayushchey sredy [Application of Phytoindication in the Estimation of Environmental Pollution]. *Biosfera* [Biosphere], 2009, vol. 1, no. 1, pp. 82–92.
4. Obolenskaya A.V., El'nitskaya Z.P., Leonovich A.A. *Laboratornye raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy* [Laboratory Works on Chemistry of Wood and Cellulose]. Moscow, 1991. 320 p.
5. Adams R.P. *Juniperus of the World: The Genus Juniperus*. Vancouver, 2008. 430 p.
6. Bogolitsyn, K.G., Zubov, I.N., Gusakova, M.A., Krasikova A.A., Chukhchin D.G. Juniper Wood Structure Under the Microscope. *Planta*, 2015, vol. 241, no. 5, pp. 1231–1239.
7. Fagerstedt K.V., Mellerowicz E., Gorshkova T., Ruel K., Joseleau J.-P. Cell Wall Polymers in Reaction Wood. *The Biology of Reaction Wood. Springer Series in Wood Science*. Ed. by B. Gardiner, J. Barnett, P. Saranpää, J. Gril. Berlin, 2014, pp. 37–106.
8. MacAdam J.N. Peroxidase Activity and Termination of Cell Elongation in Tall Fescue Leaf Blades. *J. Cell. Biochem.*, 1993, suppl. 17A, p. 29.

Received on March 29, 2016