

Р.Н. Бабаев, Н.Н. Бессчетнова, В.П. Бессчетнов

**ЛИГНИФИКАЦИЯ КСИЛЕМЫ РАЗНЫХ ВИДОВ БЕРЕЗЫ
ПРИ ИНТРОДУКЦИИ
В УСЛОВИЯХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

Введение. Интродукция лесных древесных растений на сегодняшний момент представляет собой достаточно сложную сферу хозяйственной деятельности и непросто направление научных исследований. Вместе с тем, во всем мире признана её целесообразность и эффективность в решении целого ряда весьма сложных задач, в частности, в плантационном лесоводстве [Паничев, 2014; Carle, 2002]. Признана потребность в дальнейшем развитии теоретической платформы интродукции в России, в разработке принципов её осуществления в региональном и территориальном аспекте и разработке научно обоснованных рекомендаций по формированию адаптированного ассортимента видов экзотов для корректного (с учетом действующих нормативов и регламентов) введения их в состав искусственных насаждений различного целевого назначения и конструкции [Бессчетнова, 1971; 1983; Лапин, 1973; 1979]. Системный подход к решению проблемы интродукции древесных и кустарниковых видов в центральной полосе европейской части Российской Федерации нашел отражение в формировании системы объективных критериев и индикаторов оценки эффективности интродукционных мероприятий в Нижегородской области [Бессчетнов и др., 2013а; Бессчетнова, 2012].

Обширные возможности интродукции в Нижегородской области возможны во многом благодаря тому, что на её территории представлена значительная часть лесотипологического разнообразия России, поскольку регион находится в двух зонах европейской части Российской Федерации: южно-таежная зона и зона хвойно-широколиственных (смешанных) лесов. Ресурсы адаптации видов в такой ситуации неодинаковы, вследствие чего при организации их изучения в число задач выдвигается оценка соответствия их биологии сложившимся в регионе природным условиям в местах расселения. Привлечение для этих целей разнообразных методов гистохимических исследований принято достаточно широко [Бессчетнов и др., 2013а; Бессчетнов и др., 2020; Бессчетнова, 2005; 2011; 2012; 2013а; 2016;

Бессчетнова и др., 2015; 2017; 2020; Kramer, 1956], включая разнообразные характеристики ксилемы [Бессчетнов и др., 2013а; 2014; Бессчетнова, 2005; 2008, 2012; 2016; Бессчетнова и др., 2014; Кулькова и др., 2018б; Jyske et al., 2015; Mayr et al., 2014]. На территории Среднего Поволжья произрастают естественные насаждения берёзы повислой (*Betula pendula* Roth.) и берёзы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), созданы поλεзащитные лесные полосы, лесные культуры и объекты озеленения с участием этой породы. В Нижегородской области площадь земель, покрытых насаждениями с её преобладанием, составляет 1419,6 тыс. га; запас – 202,9 млн м³; средний возраст – 41 год; общий средний прирост 4,9 м³/га. Обладая хозяйственно важными признаками, представители рода берёза (*Betula* L.) подвергаются разноплановым исследованиям [Бабаев, 2019, 2020; Захаров и др., 2019; Eichelmann et al., 2004; Matyssek et al., 2002; Wittmann et al., 2007].

Цель исследования – получение сравнительной оценки различных видов, входящих в таксономическую систему рода берёза, по степени развития и уровню лигнификации ксилемы.

Объектом исследования служила интродукционная коллекция берёзы ботанического сада Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. В ней представлено 10 видов и форм, различающихся своими ареалами, включая 1 аборигенный вид: берёза повислая Юнга (*Betula pendula Youngii* (Th. Moore) Schneid.); берёза повислая пурпурная (*Betula pendula Purpurea* (Andre) Schneid.); берёза Эрмана, или берёза каменная (*Betula ermanii* Cham.); берёза повислая (*Betula pendula* Roth.); берёза карельская (*Betula pendula* var. *carelica* Merckl.); берёза даурская, или берёза чёрная (*Betula dahurica* Pall.); берёза вишнёвая (*Betula lenta* L.); берёза белая китайская (*Betula albosinensis* Burk.); берёза полусердцевидная (*Betula subcordata* (Rydb.) Sarg.); берёза Радде (*Betula raddeana* Trautv.). Им были присвоены условные номерные обозначения «вид» в соответствии с очередностью в вышепредставленном перечне. От каждого из них выделено по 3 экземпляра, с учетом возрастной и параметрической однотипности и сохранности на коллекционном участке. С каждого учетного растения одновременно заготовлено по 3 нормально развитых однолетних побега, равномерно размещенных на периферии среднего яруса хорошо освещенного участка кроны. Всего протестировано 90 образцов.

Предметом исследования явилась изменчивость количества слоев клеток ксилемы годичных побегов и глубина их одревеснения. В пределах опытного участка обеспечивалась элиминация дифференцирующего влияния факторов среды, способных вызвать случайные отклонения в проявлении

ниях анализируемых показателей. Первичная лесоводственная информация получена в ходе реализации полевых стационарных и лабораторных методов исследования. Методика базировалась на принципах единственного логического различия, типичности, пригодности и целесообразности опыта [Андреев и др., 2012; Горелов и др., 2016].

Первичной единицей выборки принят однократный учет временных препаратов поперечных срезов из средней части годичного прироста, которые после окрашивания и фиксации визуировали с помощью микроскопа Микмед-2. Сроки взятия проб – июль 2020 года. Одревеснение клетчатки в стенках клеток ксилемы выявляли с помощью качественной реакции флороглюцина на лигнин-F [Бессчетнов и др., 2013а, 2014; Бессчетнова, 2008, 2012; Кулькова и др., 2018; Прозина, 1960; Brahim et al., 1996]. Корректность визуального определения характера и степени окрашивания сравнивали с образцами-эталоном, которыми выступали срезы, необработанные реагентом. Степень лигнификации ксилемы устанавливали по соотношению ее зон с различным уровнем одревеснения. Интенсивность окрашивания тканей выступала качественным индикатором накопления лигнина и оценивалась в баллах от 0 до 5 [Бессчетнов и др., 2013а, 2014; Бессчетнова, 2008, 2012; Кулькова и др., 2018б]. Это позволило выявить долю клеток с полной лигнификацией (одревесневших: 5 баллов), с частичной лигнификацией (полуодревесневших: 1–4 балла), без лигнификации (неодревесневших: 0 баллов).

В схему опыта были включены признаки непосредственного визуального учета и показатели, полученные путем их преобразования, что традиционно применяется в лесоводственных и биологических исследованиях [Семихов и др., 2007; Бессчетнова и др., 2019; Ершов и др., 2018; Кулькова и др., 2018б]. Признакам были присвоены следующие нумерация и названия: признак 1 – количество клеток ранней ксилемы; признак 2 – количество клеток поздней ксилемы; признак 3 – общее количество рядов клеток при радиальном визуальном учете в зоне ксилемы; признак 4 – количество неодревесневших клеток; признак 5 – общее количество полуодревесневших и одревесневших клеток; признак 6 – абсолютный процент одревеснения как отношение разницы между общим числом рядов клеток и числом неодревесневших клеток к общему числу клеток в процентах.

Анализ сроков полного опадания листвы производился в конце вегетационного периода, который в Нижегородской области приходится на конец сентября – октябрь. Учет деревьев производился не реже одного раза в 48 часов, начиная с 20 сентября 2020 года по 27 октября 2020 года. Фено-

логические наблюдения проводили, основываясь на существующих методических работах [Шульц, 1966, 1981].

Статистическая обработка материала выполнена с учетом общепринятых схем [Бондаренко и др., 2016; Lindley et al., 1984; Neter et al., 1988]. Оценка степени сходства видов дана по индексу неидентичности [Бессчетнова, 2013а, б; 2016; Бессчетнова, 2012, 2013, 2014; Бессчетнова и др., 2015, 2016].

Результаты и обсуждение. Изучаемые образцы березы (*б*) оказались неодинаковыми по числу клеток ксилемы (рис. 1). Наибольшее среднее значение наблюдается у *б. Радде* – $22,9 \pm 0,9$ штук, что в 1,8 раза превышает соответствующий минимум, выявленный у *б. даурской* – $12,8 \pm 0,8$ штук. Достаточно велики оценки деревьев *б. вишневой* – $19,7 \pm 1,4$ штук и *б. полусердцевидной* – $20,8 \pm 0,8$ штук. Оставшаяся часть сравниваемых образцов в той или иной степени приближена к общему среднему значению – $16,4 \pm 0,4$ штук.

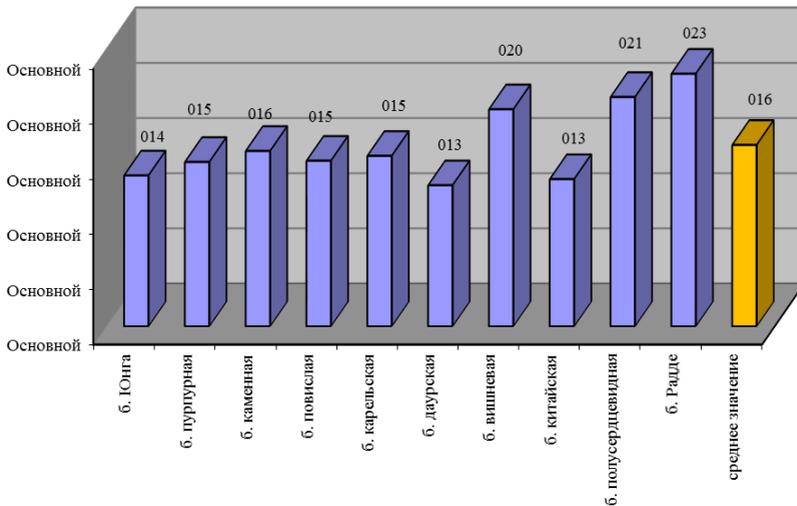


Рис. 1. Число слоев клеток ксилемы
Fig. 1. The number of layers of xylem cells

Различия между исследуемыми деревьями березы, в пределах опытного участка, достаточно контрастно проявились и по числу неодревесневших клеток (рис. 2).

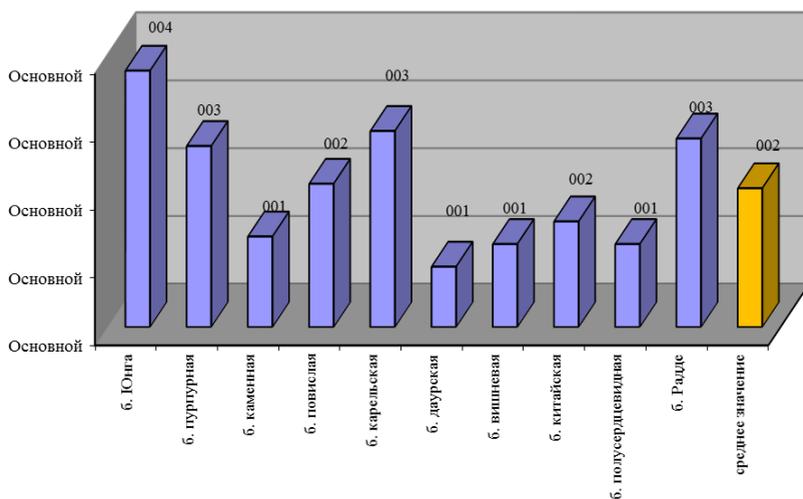


Рис. 2. Число недревесневших клеток ксилемы
Fig. 2. Number of non-woody xylem cells

Разброс средних значений этого параметра составил от $0,9 \pm 0,4$ штук у б. даурской до $3,8 \pm 0,4$ штук у б. Юнга. В определенной мере отмеченные соотношения между сравниваемыми образцами адекватны показателям одревеснения клеток ксилемы (рис. 3).

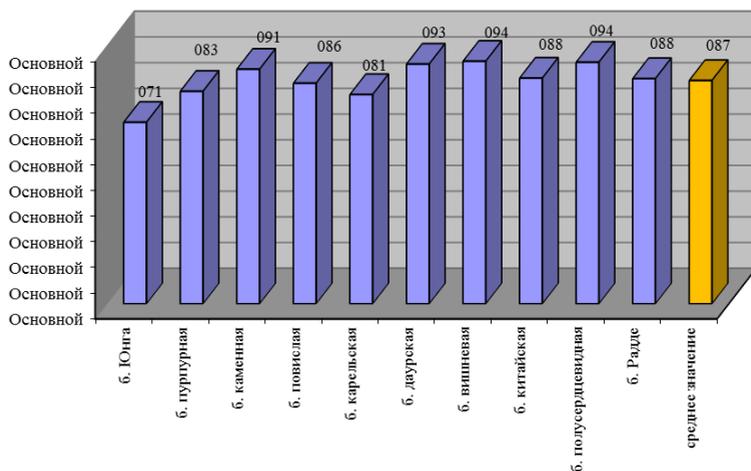


Рис. 3. Абсолютный процент одревеснения
Fig. 3. Absolute percentage of lignification

Как видно на рис. 2 и 3, объекты, обладавшие минимальным числом неодревесневших клеток, имели наиболее высокий уровень их лигнификации: б. даурская – $93,3 \pm 3,1\%$; б. вишневая – $94,4 \pm 2,0\%$; б. полусердцевидная – $94,0 \pm 2,2\%$. Напротив, те из них, которые характеризовались достаточным присутствием неодревесневших клеток, преимущественно демонстрировали меньший процент лигнификации: б. Юнга – $70,6 \pm 4,0\%$. В целом, несоответствие значений одревеснения клеток ксилемы оказалось весьма заметным.

Минимальное число неодревесневших клеток ксилемы свидетельствует о большей степени подготовленности растений к неблагоприятному зимнему периоду и соответствует более раннему опаданию листвы (табл. 1).

Таблица 1

Анализ сроков полного опадания листвы у деревьев рода береза
Analysis of the timing of complete leaf fall in trees of the genus birch

| № п/п | Вид (форма) | Дата полного опадания листвы |
|-------|------------------------------------|------------------------------|
| 1 | берёза повислая Юнга | 27.10.2020 |
| 2 | берёза повислая пурпурная | 20.10.2020 |
| 3 | берёза Эрмана, или берёза каменная | 17.10.2020 |
| 4 | берёза повислая | 18.10.2020 |
| 5 | берёза карельская | 18.10.2020 |
| 6 | берёза даурская, или берёза чёрная | 05.10.2020 |
| 7 | берёза вишнёвая | 10.10.2020 |
| 8 | берёза белая китайская | 16.10.2020 |
| 9 | берёза полусердцевидная | 10.10.2020 |
| 10 | берёза Радде | 08.10.2020 |

Как правило, большое количество клеток неодревесневшей ксилемы свойственно образцам с высоким общим числом клеток ксилемы, что свидетельствует о способности камбия формировать клетки ксилемы достаточно долго. При этом минимум лигнификации присущ образцам с общим ограниченным числом слоев клеток ксилемы – их камбий прекратил работу раньше, и большинство клеток успели завершить процесс лигнификации. Они более приспособлены к сложившимся в Нижегородской области природным условиям.

Поскольку выявленные различия проявились на выровненном экологическом фоне при соблюдении принципа единственного логического различия, то причину их возникновения можно связать с наследственной спе-

цифкой сравниваемых растений. Существенность обнаруженных различий между исследуемыми видами по анализируемым показателям состояния ксилемы подтвердил однофакторный дисперсионный анализ (табл. 2).

Таблица 2

Оценки существенности различий между видами рода береза по степени развития и уровню одревеснения ксилемы¹

Assessment of the significance of differences between species of the genus birch in the degree of development and level of lignification of xylem¹

| Признаки | Критерий Фишера $F_{оп}$ | Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_h^2$) | | | | Критерии различий | |
|-----------|--------------------------|--|-------------|--------------|-------------|-------------------|-----------------|
| | | по Плохинскому | | по Снедекору | | НСР ₀₅ | D ₀₅ |
| | | h^2 | $\pm s_h^2$ | h^2 | $\pm s_h^2$ | | |
| Признак 1 | 3,92 | 0,3059 | 0,0781 | 0,2448 | 0,0850 | 1,78 | 3,20 |
| Признак 2 | 19,94 | 0,6917 | 0,0347 | 0,6779 | 0,0362 | 1,72 | 3,10 |
| Признак 3 | 15,39 | 0,6339 | 0,0412 | 0,6152 | 0,0433 | 2,44 | 4,40 |
| Признак 4 | 4,58 | 0,3401 | 0,0742 | 0,2846 | 0,0805 | 1,23 | 2,21 |
| Признак 5 | 15,24 | 0,6316 | 0,0415 | 0,6127 | 0,0436 | 2,59 | 4,67 |
| Признак 6 | 6,41 | 0,4190 | 0,0654 | 0,3755 | 0,0703 | 8,00 | 14,44 |

¹ Показатели: $F_{оп}$ – опытный критерий Фишера ($F_{05/01} = 1,97/2,59$); h^2 – доля влияния организованного фактора; $\pm s_h^2$ – ошибка доли влияния фактора; НСР₀₅ – наименьшая существенная разность D₀₅ – критерий Тьюки.

Различия между сравниваемыми представителями рода берёза (экзотами и аборигенами), в пределах опытного участка, оказались существенными и достоверными по всем исследуемым признакам (см. табл. 2). Опытные критерии Фишера превосходят соответствующие табличные величины на 5%-м и на 1%-м уровне значимости. Наименьшая существенная разность и D-критерий Тьюки (НСР₀₅ и D₀₅) обозначают порог существенности различий и позволяют установить, между какими объектами он будет превышен (см. рис. 1–3). В частности, аборигенный вид б. повислая в оценках по критерию НСР₀₅ имел существенные различия по числу клеток ранней ксилемы (признак 1) только с одним видом интродуцентов – б. вишневой, которая, при этом, имела фактическую разность значений выше указанного уровня с 7 другими видами. В оценках по D-критерию Тьюки количество существенных превышений заметно снизилось и у б. повислой составило 0 (отсутствие существенных различий), а у б. вишневой – только 3. Другие характеристики состояния ксилемы демонстрировали несколько иное соотношение между сравниваемыми видами при сохранении общих тенденций.

Доля влияния организованных факторов, определённых в нашем случае принадлежностью к тому или иному виду берёзы, при оценках по методу Плохинского составляла от $30,59 \pm 7,81\%$ (признак 1) до $69,17 \pm 3,47\%$ (признак 2). Полученный результат свидетельствует о заметной генотипической обусловленности различий между исследуемыми видами и формами березы по их способности формировать ксилему и темпам ее лигнификации. Достигнутые оценки соответствуют представлению о выровненности условий произрастания видов на территории ботанического сада и минимизации в соответствии с этим влияния внешних факторов на дифференциацию анализируемых растений по учитываемому показателю. Вместе с тем неорганизованные факторы, к которым можно отнести и факторы среды, продемонстрировали влияние близкое к 31% и выше. Таким образом, выявлена заметная чувствительность растений к влиянию внешних условий, проявившаяся в способности формировать в побегах разнообразное количество слоев клеток ксилемы и обеспечивать их лигнификацию. Данное обстоятельство способно упразднить разницу в показателях, которые имеют генотипическую природу, и предсказывает возможность изменений в фенотипических проявлениях признака на фоне пестроты проявления экологических условий.

Эффективность раздельного действия каждого из организованных факторов, вызывающих различия между видами и формами берёзы по степени развития и уровню лигнификации клеток ксилемы, установил двухфакторный иерархический дисперсионный анализ (табл. 3).

По всем тестируемым признакам различия между представителями рода берёза (фактор А) оказались существенными. Опытные критерии Фишера, принимая значения от 3,61 (признак 1) до 17,46 (признак 2), превышают соответствующие минимально допустимые пределы на 5%-м и 1%-м уровне значимости. Влияние указанного фактора достоверно и достаточно велико: от $30,59\% \pm 10,41\%$ (по Плохинскому) и $24,48 \pm 11,33\%$ (по Снедекору) у признака 1 до $69,17 \pm 4,62\%$ (по Плохинскому) и $67,50 \pm 4,88\%$ (по Снедекору) у признака 2. Влияние различий между учетными деревьями в составе какого-либо вида или формы (фактор В) оказалось недостоверным по всем вариантам опыта. Это указывает на выраженное сходство в характеристиках развития ксилемы и уровне её лигнификации представителей одного таксона. Сила действия фактора В (при недостоверных оценках показателя доли влияния) во много раз меньше влияния фактора высшей иерархии. Возникновение данного эффекта связано с неизбежной и выраженной в той или иной степени неоднородностью посадочного материала, использованного при создании коллекции. Наблюдается значительное влияние случайных нерегулируемых

условиями опыта факторов, вызывающих возникновение остаточной дисперсии (фактор Z), что традиционно связывают с пестротой локальных проявлений условий среды. Данный эффект достигает оценок от 22,02% (признак 2) до 50,82% (признак 4) и 50,57% (признак 1). Это свидетельствует о неодинаковой чувствительности разных характеристик состояния ксилемы исследуемых растений к воздействию факторов среды.

Таблица 3

Двухфакторный дисперсионный анализ по степени развития и уровню лигнификации ксилемы разных видов березы^{1,2}

Two-way ANOVA by the degree of development and level of xylem lignification of different birch species^{1,2}

| Признак | Источник дисперсии | Критерий Фишера $F_{оп}$ | Доля влияния фактора ($h^2 \pm s_h^2$) | | | |
|-----------|--------------------|--------------------------|--|-------------|--------------|-------------|
| | | | по Плохинскому | | по Снедекору | |
| | | | h^2 | $\pm s_h^2$ | h^2 | $\pm s_h^2$ |
| Признак 1 | виды (A) | 3,61 | 0,3059 | 0,1041 | 0,2448 | 0,1133 |
| | деревья (B) | 1,12 | 0,1884 | 0,2705 | 0,0285 | 0,3238 |
| | остаток (Z) | – | 0,5057 | 0,4943 | 0,7267 | 0,2733 |
| Признак 2 | виды (A) | 17,46 | 0,6917 | 0,0462 | 0,6750 | 0,0488 |
| | деревья (B) | 1,20 | 0,0881 | 0,3040 | 0,0203 | 0,3266 |
| | остаток (Z) | – | 0,2203 | 0,7798 | 0,3047 | 0,6953 |
| Признак 3 | виды (A) | 12,15 | 0,6339 | 0,0549 | 0,6098 | 0,0585 |
| | деревья (B) | 1,39 | 0,1159 | 0,2947 | 0,0449 | 0,3184 |
| | остаток (Z) | – | 0,2502 | 0,7498 | 0,3454 | 0,6546 |
| Признак 4 | виды (A) | 4,98 | 0,3401 | 0,0990 | 0,2849 | 0,1073 |
| | деревья (B) | 0,90 | 0,1518 | 0,2828 | -0,0258 | 0,3419 |
| | остаток (Z) | – | 0,5082 | 0,4918 | 0,7409 | 0,2591 |
| Признак 5 | виды (A) | 14,05 | 0,6316 | 0,0553 | 0,6110 | 0,0584 |
| | деревья (B) | 1,12 | 0,0999 | 0,3000 | 0,0146 | 0,3285 |
| | остаток (Z) | – | 0,2685 | 0,7315 | 0,3745 | 0,6255 |
| Признак 6 | виды (A) | 6,83 | 0,4190 | 0,0872 | 0,3762 | 0,0936 |
| | деревья (B) | 0,92 | 0,1363 | 0,2879 | -0,0172 | 0,3391 |
| | остаток (Z) | – | 0,4447 | 0,5553 | 0,6410 | 0,3590 |

¹ Факторы влияния: А – организованный фактор высшей иерархии, действие которого связано с различиями между видами и формами; В – организованный фактор низшей иерархии, действие которого связано с различиями между учетными деревьями; Z – остаточная дисперсия (остаток) или случайное влияние не учитываемых в опыте факторов среды.

² Показатели: $F_{оп}$ – опытный критерий Фишера; F_{05}/F_{01} – значения критерия Фишера на 5%-м и 1%-м уровнях значимости (фактор А – 2,39/3,45; фактор В – 1,75/2,20); h^2 – показатель силы влияния фактора; $\pm s_h^2$ – статистическая ошибка показателя силы влияния фактора.

Заключение. Опытным путем выявлено, что различные виды и формы берёзы, в пределах опытного участка, существенно различаются по способности формировать ксилему в годичных побегах. Отмеченная разнообразность в большей мере обусловлена генотипически, что подтвердили результаты одно- и двухфакторного дисперсионного анализа.

Библиографический список

Андреев Г.И., Барвиненко В.В., Верба В.С. Основы научной работы и методология диссертационного исследования. М.: ФиС, 2012. 296 с.

Бабаев Р.Н. Содержание крахмала в тканях побегов разных видов березы в условиях интродукции // Российская национальная научно-практическая интернет-конференция для обучающихся и молодых ученых «Рост и воспроизводство научных кадров в сельском и лесном хозяйстве». Н. Новгород, 18–19 декабря 2019 года.

Бабаев Р.Н. Сравнительная морфология листовых пластин березы карельской и березы повислой на территории Нижегородской области // Современное лесное хозяйство – проблемы и перспективы: матер. Всерос. науч.-практ. конф., посв. 50-летию «ВНИИЛГИСбиотех» 3-4 декабря 2020 года. Воронеж: ФГБУ «ВНИИЛГИСбиотех», 2020. С. 22–25.

Бессчетнов П.В., Бессчетнова Н.Н. Видоспецифичность тополей по содержанию жиров в тканях побегов // Вестник Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии. 2020. № 3 (27). С. 13–23.

Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н. Образование и лигнификация ксилемы плюсовых деревьев сосны обыкновенной // ИВУЗ. Лесной журнал. 2013а. № 2 / 332. С. 45–52.

Бессчетнов В.П., Бессчетнова Н.Н., Яханова Е.А., Горелова З.В., Соколова А.А., Кентбаев Е.Ж., Кентбаева Б.А., Шабалина М.В. Развитие ксилемы и лигнификация её клеток у сеянцев сосны с открытой и закрытой корневой системой // Вестник Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии. – 2014. Т. 4: Лесное хозяйство 2013. Актуальные проблемы и пути их решения: матер. Междунар. науч.-практ. Интернет-конф. Н. Новгород, 7 декабря 2013 – 7 января 2014 г. Н. Новгород: НГСХА, 2014. С. 25–35.

Бессчетнова М.В. Адаптационные процессы с позиции интродукции растений // Бюллетень Главного ботанического сада. 1983а. Вып. 128. С. 1–6.

Бессчетнова М.В. Некоторые генетические аспекты теории интродукции растений // Бюллетень Главного ботанического сада. 1971. Вып. 82, С. 3–7.

Бессчетнова Н.Н. Генотипическая неидентичность плюсовых деревьев сосны обыкновенной по содержанию крахмала // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 4 (42). С. 20–23.

Бессчетнова Н.Н. Многомерная оценка плюсовых деревьев сосны по степени развития ксилемы // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. Естественные, технические, экономические науки. 2012. № 07. С. 9–14.

Бессчетнова Н.Н. Скорость сезонного роста ксилемы в годичных побегах клонов плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. 2008. № 2. С. 4–10.

Бессчетнова Н.Н. Содержание водорастворимых сахаров в клетках побегов плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Актуальные проблемы лесного комплекса / под общ. ред. Е.А. Памфилова: сб. науч. тр. по итогам Междунар. науч.-техн. конф. Брянск: БГТА, 2011. Вып. 28. С. 15–19.

Бессчетнова Н.Н. Содержание жиров в клетках побегов плюсовых деревьев сосны обыкновенной // ИВУЗ. Лесной журнал. 2012. № 4/328. С. 48–55.

Бессчетнова Н.Н. Содержание запасных веществ и ход лигнификации в тканях побегов у вегетативного потомства плюсовых деревьев сосны обыкновенной // Актуальные проблемы лесного хозяйства Нижегородского Поволжья и пути их решения: сб. науч. ст. по матер. науч.-практ. конф, посв. 75-летию НГСХА. Н. Новгород, 2005. С. 20–28.

Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Бессчетнов П.В. Содержание и баланс запасных веществ в тканях побегов тополей в Нижегородском Поволжье // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2020. Вып. 232. С. 92–104. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.232.92-104.

Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Кулькова А.В., Мишукова И.В. Содержание крахмала в тканях побегов разных видов ели (*Picea A. Dietr.*) в условиях интродукции // ИВУЗ. Лесной журнал. 2017. № 4. С. 57–68. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57.

Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Черных В.Л. Генотипическое несходство плюсовых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris L.*) по физиологическому состоянию побегов // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2015. – № 4 (28). – С. 35 – 49.

Бессчетнова Н.Н., Кулькова А.В. Содержание запасных питательных веществ в клетках тканей годичных побегов представителей рода ель (*Picea L.*) в условиях Нижегородской области // ИВУЗ. Лесной журнал. 2019. № 6. С. 52–61. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.52.

Бондаренко А.С., Жигунов А.В. Статистическая обработка материалов лесоводственных исследований: учеб. пособие. СПб: Изд-во Политехн. ун-та, 2016. 125 с.

Горелов Н.А., Круглов Д.В. Методология научных исследований : учебник для бакалавриата и магистратуры. М.: Юрайт, 2016 290 с.

Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1964. 288 с.

Ершов П.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Многомерная оценка плюсовых деревьев ели европейской (*Picea abies*) по пигментному составу хвои // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2018. Вып. 233. С. 78–99.

Захаров А.Б., Бессчетнов В.П. Аномалии ветвления березы (*Betula*) в защитных лесных полосах автомагистралей // ИВУЗ. Лесной журнал. 2019. № 5. С. 1–15. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.

Кулькова А.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Многопараметрический анализ в оценке видоспецифичности представителей рода ель (*Picea*) // ИВУЗ. Лесной журнал. 20186. № 6. С. 23–38. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.23.

Латин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: Наука, 1973. С. 7–67.

Латин П.И., Калуцкий К.К., Калуцкая О.Н. Интродукция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 224 с.

Паничев Г.П. Платационное выращивание лесных ресурсов // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. 2014. Т. 18. № 3. С. 43–45.

Прозина М.Н. Ботаническая микротехника: учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.

Семихов В.Ф., Гвоздева Е.В., Бессчетнов В.П., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Гринаш М.Н. Аминокислотный состав семян и систематика семейства Pinaceae // Ботанический журнал. 2007. № 92 (12). С. 118–132.

Шульц Г.Э. Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. Л.: Наука, 1966. 104 с.

Шульц Г.Э. 1981. Общая фенология. Л.: Наука. 1981. 188 с.

Brahim B.M., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E. Effects of Phosphate Deficiency on Photosynthesis and Accumulation of Starch and Soluble Sugars in 1-Year-Old Seedlings of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait) // Ann. Sci. For. 1996. Vol. 53, no. 4. P. 801–810. DOI: 10.1051/forest:19960401

Carle J. Status and trends in Global Forest Plantation Development // Forest Products Journal. 2002. Vol. 52, no. 7/8. 23 p.

Eichelmann H., Oja V., Rasulov B., Padu E., Bichele I., Pettai H., Mols T., Kasparova I., Vapaavuori E. & Laisk A. Photosynthetic parameters of birch (*Betula pendula* Roth) leaves growing in normal and in CO₂ and O₃-enriched atmospheres // Plant, Cell and Environment. 2004. Vol. 27. P. 479–495.

Falkenhagen E. A comparison of the AMMI method with some classical statistical methods in provenance research: the case of the South African *Pinus radiata* trials // Forest Genetics. 1996. No. 3 (2). P. 81–87.

Jyske T., Hölttä T. Comparison of phloem and xylem hydraulic architecture in *Picea abies* stems // New Phytologist. 2015 No. 205 (1). P. 102–115. DOI: 10.1111/nph.12973.

Kramer P.J. The role of physiology in forestry // The Forestry Chronicle. 1956. No. 32 (3). P. 297–308. DOI: 10.5558/tfc32297-3.

Lindley D.V., Scott W.F. New Cambridge Elementary Statistical tables // Cambridge University press, 1984. 80 p.

Matyssek R., Günthardt-Goerg M. S., Maurer S., Christ R. Tissue structure and respiration of stems of *Betula pendula* under contrasting ozone exposure and nutrition // Trees. 2002. Vol. 16. P. 375–385

Mayr S., Bertel C., Dämon B., Beikircher B. Static and dynamic bending has minor effects on xylem hydraulics of conifer branches (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*) // Plant, Cell & Environment. 2014. No. 37 (9). P. 2151–2157. DOI: 10.1111/pce.12307.

Neter J., Wasserman W., Whitmore G.A. Applied Statistics, Allyn and Bacon // Inc., 1988. 1006 p.

Wittmann C., Pfantz H. Temperature dependency of bark photosynthesis in beech (*Fagus sylvatica* L.) and birch (*Betula pendula* Roth.) trees // Journal of Experimental Botany. 2007. Vol. 58, no 15/16. P 4293–4306. DOI: 10.1093/jxb/erm313

Reference

Andreev G.I., Barvinenko V.V., Verba V.S. Fundamentals of scientific work and methodology dissertation research. М.: FiS, 2012. 296 p. (In Russ.)

Babaev R.N. Starch content in the tissues of shoots of different types of birch in the conditions of introduction // Russian National scientific and Practical Internet Conference for students and Young Scientists «Growth and reproduction of scientific personnel in agriculture and Forestry». N. Novgorod, December 18–19, 2019. (In Russ.)

Babaev R.N. Comparative morphology of leaf plates of Karelian birch and hanging birch on the territory of the Nizhny Novgorod region. *Modern forestry – problems and prospects: materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference dedicated to the 50th anniversary of VNIILGISBIOTECH on December 3-4, 2020.* Voronezh: FGBU «VNIILGISBIOTECH», 2020, pp. 22–25. (In Russ.)

Besschetnov P.V., Besschetnova N.N. Vidospetsifichnost poplars on the content of fat in the tissues of shoots. *Bulletin of the Nizhny Novgorod state agricultural Academy*, 2020, no. 3 (27), pp. 13–23. (In Russ.)

Besschetnov V.P., Besschetnova N.N. Education and lignification of xylem plus trees of Scots pine. *IVUZ. Forest journal*, 2013a, no. 2 / 332, pp. 45–52. (In Russ.)

Besschetnov V.P., Besschetnova N.N., Yakhanova E.A., Gorelova Z.V., Sokolova A.A., Kentbaev E.Zh., Kentbayeva B.A., Shabalina M.V. Xylem development and lignification of its cells in pine seedlings with open and closed root systems. *Bulletin of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy. – 2014*, vol. 4: Forestry 2013. Current problems and ways to solve them. Mater. International Scientific and Practical Internet Conferences: Nizhny Novgorod, December 7, 2013 – January 7, 2014. Nizhny Novgorod: NGSFA, 2014, pp. 25–35. (In Russ.)

Besschetnova M.V. Adaptive processes from the position of plant introduction. *Bulletin of the Main Botanical Garden*, 1983a, is. 128, pp. 1–6. (In Russ.)

Besschetnova M.V. Some genetic aspects of the theory of plant introduction. *Bulletin of the Main Botanical Garden*, 1971, is. 82, pp. 3–7. (In Russ.)

Besschetnova N.N. Genotypic non-identity of plus trees of Scots pine in terms of starch content. *Proceedings of the Orenburg State Agrarian University*, 2013, no. 4 (42), pp. 20–23. (In Russ.)

Besschetnova N.N. Multidimensional assessment of plus pine trees by the degree of xylem development. *Bulletin of the Saratov State Agrarian University named after N.I. Vavilov. Natural, technical, and economic sciences*, 2012, no. 07, pp. 9–14. (In Russ.)

Besschetnova N.N. The rate of seasonal growth of xylem in annual shoots of clones of plus trees of scots pine. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa. Lesnoy vestnik*, 2008, no. 2, pp. 4–10. (In Russ.)

Besschetnova N.N. The content of water-soluble sugars in the cells of shoots of plus trees of scots pine. *Actual problems of the forest complex. Under the general editorship of E. A. Pamfilov: collection of scientific papers on the results of the international scientific and technical conference.* Bryansk: BGTA, 2011, is. 28, pp. 15–19. (In Russ.)

Besschetnova N.N. The content of fats in the cells of shoots of plus trees of scots pine. *IVUZ. Lesnoy zhurnal*, 2012, no. 4/328, pp. 48–55. (In Russ.)

Besschetnova N.N. The content of spare substances and the course of lignification in the tissues of shoots in the vegetative offspring of plus trees of scots pine. *Actual problems of forestry of the Nizhny Novgorod Volga region and ways of their solution: collection of scientific articles based on the materials of the scientific and practical*

conference dedicated to the 75th anniversary of the NGSHA. N. Novgorod, 2005, pp. 20–28. (In Russ.)

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Besschetnov P.V. Content and balance of spare substances in the tissues of poplar shoots in the Nizhny Novgorod Volga region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoj Akademii*, 2020, is. 232, pp. 92–104. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.232.92-104. (In Russ.)

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Kulkova A.V., Mishukova I.V. Starch content in the tissues of shoots of different types of spruce (*Picea A. Dietr.*) in the conditions of introduction. *IVUZ. Lesnoy zhurnal*, 2017, no. 4, pp. 57–68. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57. (In Russ.)

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Chernyh V.L. Genotypic dissimilarity of plus trees of scots pine (*Pinus sylvestris L.*) according to the physiological state of shoots. *Bulletin of the PGTU. Series: Forest. Ecology. Nature management*, 2015, no. 4 (28), pp. 35–49. (In Russ.)

Besschetnova N.N., Kulkova A.V. The content of spare nutrients in the tissue cells of annual shoots of representatives of the genus spruce (*Picea L.*) in the conditions of the Nizhny Novgorod region. *IVUZ. Lesnoy zhurnal*, 2019, no. 6, pp. 52–61. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.6.52. (In Russ.)

Bondarenko A.S., Zhigunov A.V. Statistical processing of forest research materials. St. Petersburg: Polytechnic University Press, 2016. 125 p. (In Russ.)

Gorelov N.A., Kruglov D.V. Metodologiya nauchnykh issledovaniy : uchebnik dlya baccalaureate i magistratury. M.: Yurait, 2016. 290 p. (In Russ.)

Grodzinsky A.M., Grodzinsky D.M. A brief reference book on plant physiology. Kiev: Nauk. dumka, 1964. 288 p. (In Russ.)

Ershov P.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Multivariate assessment of plus trees of European spruce (*Picea abies*) by the pigment composition of needles. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoj Akademii*, 2018, is. 233, pp. 78–99. (In Russ.)

Zaharov A.B., Besschetnov V.P. Anomalies of branching of birch (*Betula*) in protective forest strips of highways. *IVUZ. Lesnoy zhurnal*, 2019, no. 5, pp. 1–15. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.5. (In Russ.)

Kulkova A.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Multiparametric analysis in assessing the species specificity of representatives of the genus spruce (*Picea*). *IVUZ. Lesnoy zhurnal*, 2018b, no. 6, pp. 23–38. DOI: 10.17238 / issn0536-1036.2018.6.23. (In Russ.)

Lapin P.I., Sidneva S.V. Assessment of the prospects for the introduction of woody plants according to visual observations. *Experience of introduction of wood planis*. M.: Nauka, 1973, pp. 7–67. (In Russ.)

Lapin P.I., Kalutsky K.K., Kalutskaya O.N. Introduction of forest breeds. M.: Lesn. prom-st, 1979. 224 p. (In Russ.)

Panichev G.P. Plantation cultivation of forest resources. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa. Lesnoy vestnik*, 2014, vol. 18, no. 3, pp. 43–45. (In Russ.)

Prozina M.N. Botanic microtechnics: manual. Moscow: Higher School, 1960. 205 p. (In Russ.)

Semihov F.V., Gvozdeva E.V., Besschetnov V.P., Aref'eva L.P., Novozhilova O.A., Grines M.N. The amino acid composition of seeds and systematics of the family Pinaceae. *Botanical journal*, 2007, no. 92 (12), pp. 118–132. (In Russ.)

Shultz G.E. Methods of phenological observations in botanical research. L.: Nauka, 1966. 104 p. (In Russ.)

Shultz G.E. 1981. General phenology. L.: Nauka, 1981. 188 p. (In Russ.)

Brahim B.M., Loustau D., Gaudillèr J.P., Saur E. Effects of Phosphate Deficiency on Photosynthesis and Accumulation of Starch and Soluble Sugars in 1-Year-Old Seedlings of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait). *Ann. Sci. For.*, 1996, vol. 53, no. 4, pp. 801–810. DOI: 10.1051/forest:19960401

Carle J. Status and trends in Global Forest Plantation Development. *Forest Products Journal*, 2002, vol. 52, no. 7/8. 23 p.

Eichelmann H., Oja V., Rasulov B., Padu E., Bichele I., Pettai H., Mols T., Kasparova I., Vapaavuori E. & Laisk A. Photosynthetic parameters of birch (*Betula pendula* Roth) leaves growing in normal and in CO₂ and O₃-enriched atmospheres. *Plant, Cell and Environment*, 2004, vol. 27, pp. 479–495.

Falkenhagen E. A comparison of the AMMI method with some classical statistical methods in provenance research: the case of the South African *Pinus radiata* trials. *Forest Genetics*, 1996, no. 3 (2), pp. 81–87.

Jyske T., Hölttä T. Comparison of phloem and xylem hydraulic architecture in *Picea abies* stems. *New Phytologist*, 2015, no. 205 (1), pp. 102–115. DOI: 10.1111/nph.12973.

Kramer P.J. The role of physiology in forestry. *The Forestry Chronicle*, 1956, no. 32 (3), pp. 297–308. DOI: 10.5558/tfc32297-3.

Lindley D.V., Scott W.F. New Cambridge Elementary Statistical tables. Cambridge University press, 1984. 80 p.

Matyssek R., Günthardt-Goerg M. S., Maurer S., Christ R. Tissue structure and respiration of stems of *Betula pendula* under contrasting ozone exposure and nutrition. *Trees*, 2002, vol. 16, pp. 375–385.

Mayr S., Bertel C., Dämon B., Beikircher B. Static and dynamic bending has minor effects on xylem hydraulics of conifer branches (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*). *Plant, Cell & Environment*, 2014, no. 37 (9), pp. 2151–2157. DOI: 10.1111/pce.12307.

Netter J., Wasserman W., Whitmore G.A. Applied Statistics, Allyn and Bacon. Inc., 1988. 1006 p.

Wittmann C., Pfantz H. Temperature dependency of bark photosynthesis in beech (*Fagus sylvatica* L.) and birch (*Betula pendula* Roth.) trees. *Journal of Experimental Botany*, 2007, vol. 58, no 15/16, pp. 4293–4306. DOI: 10.1093/jxb/erm313

Материал поступил в редакцию 23.03.2021

Бабаев Р.Н., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Лигнификация ксилемы разных видов березы при интродукции в условиях Нижегородской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2021. Вып. 235. С. 40–56. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.235.40-56

Интродукция как одна из традиционных в лесном хозяйстве сфер практической деятельности сохраняет свою актуальность и на современном этапе. Обладая широким спектром полезных признаков и свойств, представители рода берёза (*Betula* L.) подвергаются разноплановым исследованиям. Цель данного исследования являлось получение сравнительной оценки различных видов, входящих в таксономическую систему рода берёза, по степени лигнификации ксилемы. Объектом исследования служили посадки 10 видов берёзы, представленных в интродукционной коллекции ботанического сада Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Предметом исследования являлась изменчивость степени лигнификации ксилемы у интродуцированных и аборигенного видов берёзы. Первичной единицей выборки в опыте принят однократный учет временных препаратов поперечных срезов из средней части годичного прироста, которые после окрашивания и фиксации визировали с помощью микроскопа Микмед-2. Одревеснение клетчатки в стенках клеток ксилемы выявляли с помощью качественной реакции флороглюцина на лигнин. Дополнительно был произведен опытный анализ сроков опадания листьев у исследуемых объектов. В ходе анализа степени лигнификации клеток ксилемы в годичных побегах видов берёзы, в пределах опытного участка, установлена их неоднородность по значениям изучаемых показателей вне зависимости от видовой принадлежности. Минимальное число неодревесневших клеток ксилемы свидетельствовало о большей степени подготовленности растений к неблагоприятному зимнему периоду и более раннему опаданию листьев. Различия проявились на выровненном экологическом фоне в условиях Нижегородской области и подтверждены результатами однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа.

Ключевые слова: берёза, интродукция, ксилема, лигнификация клеток.

Babaev R.N., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Lignification of xylem of different birch species during introduction in the Nizhny Novgorod region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehnicheskoj Akademii*, 2021, is. 235, pp.40–56 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2021.235.40-56

Introduction as one of the traditional areas of practical activity in forestry remains relevant at the present stage. Having a wide range of useful features and properties, representatives of the genus birch (*Betula* L.) are subject to diverse research. The purpose of this study was to obtain a comparative assessment of various species included in the taxonomic system of the genus birch, according to the degree of lignification of xylem. The object of the study was the planting of 10 species of birch presented in the introduction collection of the Botanical garden of Nizhny Novgorod state University. N.I. Lobachevsky. The subject of the study was the variability of the degree of xylem lignification in introduced and native birch species. The primary sampling unit in the experiment was a one-time recording of temporary preparations of cross-sections from the average part of the annual growth, which, after staining and

fixation, were viewed using a Micmed-2 microscope. Lignification of fiber in the walls of xylem cells was detected using a qualitative reaction of phloroglucin to lignin. Additionally, an experimental analysis of the timing of leaf fall in the studied objects was performed. During the analysis of the degree of lignification of xylem cells in annual shoots of birch species within the experimental area, their heterogeneity in the values of the studied indicators was established, regardless of the species. The minimal number of non-woody xylem cells indicated that the plants were more prepared for the unfavorable winter period and earlier leaf fall. The differences were revealed against a leveled environmental background in the Nizhny Novgorod region and were confirmed by the results of one-factor and two-factor analysis of variance.

Key words: birch, introduction, xylem, cell lignification.

БАБАЕВ Рамис Натигович – аспирант Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: lp-ram17@yandex.ru

BABAEV Ramis N. – PhD student of Nizhny Novgorod state agricultural Academy. ResearcherID: ABE-8753-2020, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1604-5505>

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia E-mail: lp-ram17@yandex.ru

БЕССЧЕТНОВА Наталья Николаевна – доцент Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, доктор сельскохозяйственных наук.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: besschetnova1966@mail.ru

BESSCHETNOVA Natal'ya N. – DSc (Agricultural), associate Professor of the Nizhny Novgorod state agricultural Academy. ResearcherID: H-1343-2019, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7140-8797>.

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia E-mail: besschetnova1966@mail.ru

БЕССЧЕТНОВ Владимир Петрович – профессор Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, доктор биологических наук.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: lesfak@bk.ru

BESSCHETNOV Vladimir P. – doctor of biological Sciences, Professor of the Nizhny Novgorod state agricultural Academy. ResearcherID: S-5889-2016, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5024-7464>.

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia E-mail: lesfak@bk.ru