

2. Любавская А.Я. Карельская береза. М., Изд-во Лесная пр-ть., 1978, 157 с.
3. Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины // Автореф. дисс....канд. биол. Наук. 2004. С-Пб., 25 с.
4. Николаева Н.Н., Лери М.М., Веселкова Л.Л. Морфометрия вегетативных почек березы: брахибласты // Мат. Междун. Конф. «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды», Петрозаводск, 2011.
5. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. «Советская наука», 1952. 391 с.
6. Соколов Н.О. Карельская береза. Л., 1959. 116 с.

## MECHANISMS OF INDUCTION OF WOODY PLANTS ABNORMAL CAMBIAL GROWTH ON AN EXAMPLE OF KARELIAN BIRCH

*Novitskaya L.L.*

Forest Research Institute, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk 185910, Russia. Tel: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: novits@krc.karelia.ru

Abstract. Analysing the whole set of resultant data one arrives at a generalized concept of Karelian birch-type development abnormalities in woody plants, which appears as a chain of interrelated statements and comprises the mechanisms of patterned wood formation and inheritance, and problems of Karelian birch genesis. According to this concept, Karelian birch is an ecological form of silver birch that appears in areas with a favourable climate under a specific combination of environmental factors including temperature, light, soil moisture and fertility, which united action causes a rise in sucrose content in the phloem exudate, which, in turn, induces a change in the programme of cell development in the cambial zone and leads to formation of structural abnormalities known as «Karelian birch figured wood». These structural abnormalities are within the normal range of response of silver birch genotype. From the viewpoint of the organism functional condition, Karelian birch is an example of metabolic disorder. Inheritance of metabolic disorders is quite a widespread natural phenomenon. The process may involve epigenetic inheritance. Such inheritance is unsteady: the tendency for abnormal development in Karelian birch progeny may either show quite late in the ontogeny (if at all), or may grow stronger or weaker (up to normalization of the structure) depending on changes in environmental conditions.

## МЕХАНИЗМЫ ИНДУКЦИИ АНОМАЛЬНОГО КАМБИАЛЬНОГО РОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

*Новицкая Л.Л.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН, 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. Тел. (8142) 76-81-60. E-mail: novits@krc.karelia.ru

Камбиальный рост древесного растения осуществляется за счет фотоассимилятов, поступающих из кроны. Основной транспортной формой фотоассимилятов является сахароза, которая доставляется в зоны потребления по ситовидным трубкам флоэмы. Таким образом, сахароза служит исходным субстратом для всех биохимических реакций, лежащих в основе камбиального роста. Однако значение сахарозы в тканях растений не ограничивается ее биохимической функцией, она играет важную роль в процессах осморегуляции и выполняет регуляторную функцию, поскольку задействована в экспрессии генома [14–18, 20, 22]. Совокупность транспортной, биохимической, регуляторной и осмотической составляющих придают сахарозе статус вещества, играющего особую роль в морфогенезе растительного организма.

Направление и скорость транспорта определяются разницей концентраций сахарозы в ситовидных трубках в донорной и акцепторной зонах проводящей системы. Нормальное осуществление флоэмного транспорта возможно только при условии поддержания относительно невысокого уровня сахарозы в зоне разгрузки. В стволе это происходит в результате оттока сахарозы из ситовидных трубок в центростремительном (к камбию и ксилеме) и центробежном (к периферии коры) направлениях, где она расходуется на формирование типичных для вида структурных элементов ксилемы

и флоэмы, дыхание, синтез запасных метаболитов. Если концентрация сахарозы продолжает оставаться высокой, то включаются дополнительные механизмы, осуществляющие ее метаболизацию или выведение за пределы магистрального транспортного русла как в самих ситовидных трубках (синтез крахмала в полости ситовидных трубок, образование перламутровых оболочек, склерификация ситовидных трубок), так и в паренхимных клетках проводящей флоэмы (синтез крахмала, липидов, таннинов, склерификация паренхимы в непосредственной близости от камбия) [10].

Поддержание концентрации сахарозы в определенных пределах имеет большое значение не только для нормального осуществления флоэмного транспорта, но и для нормального камбиального роста. Как недостаток, так и избыток сахарозы ведут к торможению камбиальной деятельности. Высокие концентрации вызывают блокирование апоптоза (запрограммированной клеточной смерти), лежащего в основе дифференцировки сосудов и трахеид ксилемы и ситовидных трубок флоэмы. В результате клетки камбиальной зоны, которые в процессе развития должны были потерять протопласт, сохраняют его и превращаются в клетки запасающей паренхимы [10, 19].

Основными объектами наших исследований служили две формы березы повислой: обычная береза повислая с упорядоченной вертикально-ориентированной структурой проводящих тканей (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельская береза с характерным для нее аномальным строением ксилемы и флоэмы (*B. pendula* var. *carelica*).

Карельская береза широко известна в мире благодаря утилитарному значению ее древесины, поскольку структурные аномалии ксилемы этой древесной породы на макроуровне образуют узор, напоминающий по рисунку мрамор. С другой стороны, она является уникальным объектом для изучения механизмов морфогенеза древесных растений. Из всех древесных пород структурные аномалии тканей ствола выражены у нее наиболее ярко, характеризуются большим разнообразием проявления в онтогенезе и высоким уровнем эндогенной изменчивости; их появление, развитие и затухание зависят от воздействия факторов среды.

Анатомо-цитологический анализ показал, что узорчатые растения карельской березы имеют почти полный набор признаков избытка сахарозы в тканях ствола [9, 10]. Это обильные включения крахмала в проводящих элементах флоэмы, очаги склерификации ситовидных трубок вблизи камбия, накопление липидов и таннинов в паренхимных клетках проводящей флоэмы, увеличение в этой зоне относительной доли запасающей паренхимы. И происходит все это на фоне повышенной активности расщепляющих сахарозу ферментов – инвертазы и сахарозосинтазы [3].

Известно, что у некоторых растений сахароза выполняет функцию запасного соединения [6]. В то же время воздействие на морфогенез может оказывать только транспортная сахароза, вернее ее поток, воспринимаемый сахарочувствительными рецепторами клетки [11]. В ходе исследований было установлено, что сахароза у березы, являясь основной транспортной формой углеводов, по-видимому, присутствует в растении только в транспортной или потоковой форме и не является запасным метаболитом; запасным сахаром у березы повислой является фруктоза [11]. Следовательно, при появлении в камбиальной зоне березы повышенного уровня сахарозы возникает необходимость в утилизации большого количества дисахарида, что может вызвать образование большего числа запасающих сахара клеток – клеток паренхимы. Значительное увеличение доли паренхимы приводит к нарушению структуры проводящих тканей, как это имеет место у карельской березы.

Исходя из наших представлений, избыток сахарозы у карельской березы индуцирует аномальное увеличение объема запасающей паренхимы, в ходе которого происходит утилизация «лишней» сахарозы. Из этого следует, что: (1) высокий уровень сахарозы в тканях должен предшествовать формированию структурных аномалий, (2) после начала аномального роста содержание сахарозы приближается к норме.

У карельской березы хорошо известно такое явление, как пульсации в развитии аномалий древесины. Морфологически это выражается в прерывании развития отдельно взятой аномалии (V-образного углубления в древесине) в результате образования древесины нормального строения в начале вегетации следующего года. Углубление, таким образом, частично выравнивается. Однако в середине лета процесс аномального роста возобновляется.

Мы связали феномен пульсирующего развития аномалий с особенностями донорно-акцепторных отношений органов и тканей березы на разных этапах вегетационного периода. Весной основ-

ным аттрагирующим центром в дереве является крона, на развитие которой тратится основная доля доступных ассимилятов. Массовый отток сахаров в ствол начинается только после полного развития листового аппарата. В условиях Карелии это обычно наблюдается в июле. Данные по содержанию сахарозы в тканях ствола показывают, что у карельской березы уровень дисахарида в июле поднимается выше некой критической точки, когда притекающая сахароза уже не успевает утилизироваться в рамках нормального роста. Транспортные пути оказываются перегружены, и срабатывает механизм запуска формирования аномальных структур, способствующих использованию избытка транспортной сахарозы. Результатом этого становится снижение уровня сахарозы и приближение его к «норме», в нашем случае к значениям, близким к обычной березе повислой.

Таким образом, развитие аномальных структур имеет глубокий физиологический смысл. С одной стороны, их появление ведет к общему нарушению структурной организации тканей ствола, с другой – нормализует в тканях уровень сахарозы, что необходимо для нормального осуществления транспортной функции и нормального камбиального роста.

Широкая вариабельность развития узорчатости (аномальности) древесины как между отдельными деревьями, так и в ходе их онтогенеза дала нам основание предположить, что степень приближения концентрации сахарозы к «норме» после запуска аномального роста зависит от степени узорчатости древесины. В случае интенсивного развития узорчатости (аномальности) древесины концентрация сахарозы может стать даже более низкой, чем у обычной березы, при вялом течении процесса – несколько превышать этот показатель.

В связи с рассматриваемым кругом проблем необходимо дать ответ на вопрос, почему характерные структурные аномалии появляются у березы повислой и обычно не развиваются у других древесных пород. Дело в том, что береза повислая – это светолюбивая порода с очень высокой продуктивностью фотосинтеза [12] и интенсивным оттоком сахаров из листьев. Последнее выражается в ее габитуальных особенностях. Для данного вида березы характерен быстрый рост основных осей и побегов (длинные свисающие плети ветвей, нашедшие отражение в видовом названии) и интенсивное утолщение ствола (в зоне экологического оптимума диаметр нижней части ствола достигает 1 м). Все это связано с активным флоэмным транспортом и поступлением в осевые органы большого количества ассимилятов. В то же время в норме у березы не предусмотрены эффективные механизмы выведения избытка сахарозы из обмена непосредственно в зоне проводящей флоэмы, как это имеет место у других древесных пород. Так, например, у осины в проводящей флоэме ежегодно откладывается слой волокон с толстыми целлюлозными оболочками, у ольхи в норме в прикамбиальной зоне формируются небольшие группы толстостенных склерид. В отличие от них у березы сахароза, не использованная в ходе камбиального роста, сразу оттекает в периферийные слои коры. Здесь она расходуется на образование огромных склеридных комплексов и синтез липидов в поверхностных слоях ствола – феллеме (бересте). Биохимический анализ показал, что содержание липидов в бересте во много раз превосходит их уровень в других тканях ствола [13]. Таким образом, береста у березы, помимо защитной функции, выполняет также роль жировой ткани, «перерабатывающей» излишки углеводов (сахаров).

Радиальный транспорт имеет определенную пропускную способность, поэтому сильное повышение уровня сахарозы во флоэме требует ее утилизации на месте. В случае березы результатом этого становится нарушение нормальной структуры проводящих тканей (склерификация проводящих элементов флоэмы, дифференциация материнских клеток флоэмы и ксилемы в клетки запасящей паренхимы, увеличение содержания в них запасных метаболитов).

Среди возможных причин повышения концентрации раствора сахарозы во флоэме и камбиальной зоне березы в период вторичного утолщения ствола заслуживают внимания: а) дефицит воды, б) поступление большего количества дисахарида на фоне более высокой интенсивности фотосинтеза, в) невозможность утилизировать поступившую сахарозу в рамках существующего метаболического статуса тканей.

Анализ имеющихся данных дает основание считать, что формирование узорчатой древесины карельской березы не связано с водным дефицитом листьев и тканей ствола:

1) Водный дефицит отрицательно сказывается на камбиальной деятельности, вплоть до остановки вторичного утолщения ствола. У карельской березы формирование структурных аномалий проводящих тканей, наоборот, происходит на фоне существенного увеличения радиальных приростов древесины.

2) В вакуолях паренхимных прослоек древесины и, особенно, в массивной паренхиме коры карельской березы накапливается огромный пул воды, который всегда может быть использован для регуляции водного потенциала камбиальной зоны. Поэтому можно предположить, что при прочих равных условиях карельская береза меньше страдает от недостатка почвенной влаги по сравнению с обычной березой повислой.

3) Клетки паренхимы коры карельской березы на этапах, предшествующих развитию аномалий, характеризуются высоким содержанием сахаров, следовательно, обладают высоким осмотическим потенциалом. Последнее способствует большему отвлечению воды в латеральном направлении (в сторону камбиальной зоны) из восходящего ксилемного потока.

4) Водный дефицит растения связан с водным потенциалом облиственных побегов и оводненностью листьев. Листья взрослых растений карельской березы содержат больше воды по сравнению с обычной березой повислой [8].

5) В пределах естественного ареала карельская береза в основном встречается на почвах с нормальным уровнем увлажнения, обычно при неглубоком залегании грунтовых вод.

6) Сокращение числа и размеров сосудов в аномальной древесине карельской березы сопровождается изменением строения пор волокнистых элементов. Вместо волокнистых трахеид с щелевидными порами, которые практически не участвуют в проведении водного тока, формируются трахеиды с окаймленными порами [1] – аналог трахеид хвойных. Следовательно, отсутствие сосудов компенсируется тем, что в проведении водного тока у карельской березы задействована большая площадь ксилемы.

Известно, что узорчатая структура древесины развивается только у тех деревьев карельской березы, которые произрастают в условиях хорошего освещения (одиночно стоящие деревья, редколесье на опушках, вдоль дорог, полей и пр.) и, наоборот, при затенении развитие аномалий подавляется. Ранее было указано, что узорчатые растения карельской березы обычно встречаются на участках с нормальным увлажнением. Первичный (естественный) ареал карельской березы находится южнее изотермы 16°C [10], т. е. в пределах температурного диапазона, способствующего интенсивному оттоку ассимилятов (сахаров) из листьев [4]. Вместе это представляет комплекс условий, способствующих высокой интенсивности фотосинтеза и поступлению в ствол большого количества ассимилятов.

Ареал карельской березы приурочен к зонам с относительно невысоким уровнем плодородия почвы [10]. В данной связи необходимо помнить, что в растении существует круговорот веществ, первое звено которого составляет поступление сахарозы в корень. В корне она подвергается многоступенчатому превращению, продукты которых являются акцепторами почвенного азота. Большая часть соединений азота по сосудам ксилемы увлекается с восходящим током в надземные органы, достигая точек роста и листьев. Часть азотсодержащих веществ отвлекается на нужды апикального роста и поддержание функционирования фотосинтетического аппарата, остальная их масса переходит во флоэму и совершает по ней нисходящий путь по ситовидным элементам, по мере продвижения вовлекаясь в процессы новообразования клеток в ходе камбиального роста. Таким образом, в первую очередь азотистые соединения перехватывают листья и точки апикального роста, зона камбия снабжается по остаточному принципу. Поэтому при прочих благоприятных условиях по мере понижения уровня плодородия почвы на определенном этапе наступает момент, когда на фоне интенсивного фотосинтеза потребности камбиального роста в азоте полностью не покрываются. Следствием этого становится появление в стволе избытка сахаров.

Комплекс полученных данных позволяет предложить обобщенную концепцию аномалий развития древесных растений по типу карельской березы, которая представляет собой единую цепь взаимосвязанных друг с другом положений и включает в себя механизмы образования и наследования узорчатой древесины и вопросы происхождения карельской березы.

Согласно этой концепции, карельская береза представляет собой экологическую форму березы повислой, которая появляется в зоне относительно благоприятного климата при специфическом сочетании факторов среды, включая температуру, освещенность, влажность и плодородие почвы, комплексное воздействие которых вызывает повышение уровня сахарозы во флоэмном экссудате, что, в свою очередь, индуцирует изменение программы развития клеток камбиальной зоны и ведет к образованию структурных аномалий, известных под названием «узорчатая древесина карельской березы». Образование данных структурных аномалий находится в пределах нормы реакции геноти-

па березы повислой. С точки зрения функционального состояния организма карельская береза представляет собой пример нарушения обмена веществ.

Следует заметить, что передача по наследству нарушений обмена веществ имеет широкое распространение в природе. В последние годы раскрыт механизм данного феномена. Показано, что это может происходить по типу эпигенетического наследования, когда имеет место не передача особого гена или группы генов, а наследование программы считки генов ядерной ДНК – набора активированных генов или потенции к их активации. Такое наследование является непрочным: у потомства карельской березы в ходе онтогенеза предрасположенность к аномальному развитию может не проявиться вовсе, может проявиться через много лет, а может усиливаться или ослабевать вплоть до нормализации структуры в зависимости от изменения внешних условий. Примеры карельской березы с переходами от аномального строения тканей к нормальному и наоборот хорошо иллюстрируют широкий спектр возможностей развития аномалий в зависимости от набора факторов среды.

Одним из важных элементов эпигенетического контроля за генетическими функциями клетки является обратимое энзиматическое метилирование ДНК [2]. Во время эмбриогенеза рисунок метилирования генов и генома в целом устанавливается заново в результате сменяющихся друг друга «волн» метилирования-деметилирования. В данной связи огромное значение приобретают особенности обмена веществ материнского организма, в котором происходит эмбриогенез, поскольку именно он является донором метионина и, следовательно, метильных групп, а также кофакторов, необходимых для работы ДНК-метилтрансфераз.

Из опытов по внутри- и межвидовой гибридизации карельской березы известно, что появление гибридов с узорчатой древесиной наблюдается лишь в том случае, когда в качестве материнского растения выступает карельская береза с признаками аномального роста [5]. По нашему мнению, это связано с тем, что специфические нарушения обмена веществ материнского растения оказывают влияние на процесс метилирования ДНК в ходе эмбрионального развития зародыша и, тем самым, оставляют в его геноме свой отпечаток. Таким образом потомкам передается тип обмена веществ материнского организма.

Показано, что у растений метилирование ДНК находится под контролем фитогормонов [2]. Более того, под воздействием фитогормонов уровень метилирования ДНК уменьшается. В качестве механизма этого влияния предполагается конкуренция со стороны гормон-рецепторных комплексов за места связывания и метилирования генома соответствующими ДНК-метилтрансферазами.

При высоком уровне сахаров происходит переход гормонов в неактивную, конъюгированную форму [7, 21]. В таком виде они не могут деметилировать участки ДНК, ответственные за дифференцировку проводящих элементов ксилемы или флоэмы, и гены, входящие в состав этих участков, остаются в репрессированном состоянии. В этих условиях развитие производных камбия останавливается на стадии слабо специализированных клеток паренхимы. У карельской березы обильные включения паренхимной ткани составляют структурную основу узорчатой текстуры древесины.

Важно подчеркнуть, что такая трактовка экспериментальных данных никоим образом не умаляет роль гормонов в росте и развитии растений, но демонстрирует последствия их временного «выключения» при определенных изменениях в обмене веществ.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 09-04-01643.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Барильская Л.А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботан. журн. 1978. 63(6): 805-811.
2. Ванюшин Б.Ф. Метилирование ДНК и эпигенетика // Генетика. 2006. Т. 42. № 9. С. 1186–1199.
3. Галибина Н.А., Красавина М.С., Новицкая Л.Л., Софронова И.Н. Ферменты метаболизма сахарозы при формировании аномалий карельской березы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. 2011.
4. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. С-Пб.: Изд-во С-Пб университета. 2004. 422 с.
5. Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука. 1986. 144 с.
6. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. Москва: Наука, 1976. 647 р
7. Либберт Э. Физиология растений. 1976. М. 580 с.
8. Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины // Автореф. дисс....канд. биол. Наук. С-Пб. 25 с.

9. *Новицкая Л.Л.* О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 9. С. 61–66.
10. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 p.
11. *Новицкая Л.Л., Галибина Н.А.* Транспортная и запасная формы сахаров у березы повислой (*Betula pendula* Roth) // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. 2011.
12. *Цельникер Ю.Л., Малкина И.С.* Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев // Физиология растений. 1986. Vol. 33. № 5. P. 935–943.
13. *Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Ильинова М.К., Канючкова Г.К.* Жирнокислотный состав суммарных липидов ствовой части березы. // Строение, свойства и качество древесины-2000. Петрозаводск, 2000. С. 110–112.
14. *Gibson S.I.* Plant sugar-response pathways. Part of a complex regulatory web // Plant Physiology. 2000.124:1532-1539.
15. *Gibson S.I.* Sugar and phytohormone response pathways: navigating a signalling network // Journal of Experimental Botany. 2004. 55: 253-164.
16. *Graham I.A.* Carbohydrate control of gene expression in higher plants // Research in Microbiology. 1996. 147: 572-580.
17. *Koch K.E.* Carbohydrate-modulated gene expression in plants // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1996. 47: 509-540.
18. *Loreti E., De Bellis L., Alpi A., Perata P.* Why and how do plant cells sense sugars // Annals of Botany. 2001. Vol. 88. P. 803–812.
19. *Novitskaya L.L., Kushnir F.V.* The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // Journal of Plant Growth Regulation. 2006. Vol. 25. P. 18–29.
20. *Sheen J., Zhou L. and Jang J.C.* Sugars as signalling molecules // Current Opinion in Plant Biology. 1999. 2: 410-418.
21. *Simko I.* Sucrose application causes hormonal changes associated with potato tuber induction Journal of Plant Growth Regulation. 1994. 13: 73–77.
22. *Smeeckens S.* Sugar regulation of gene expression in plants// Current Opinion in Plant Biology. 1998. 1: 230-234.

## TRANSPORT AND STORAGE SUGAR'S FORM IN *BETULA PENDULA* ROTH

*Novitskaya L.L., Galibina N.A.*

Forest Research Institute, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk 185910, Russia. Tel: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: novits@krc.karelia.ru

**Abstract.** The objects of research were silver birch (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) and Karelian birch (*B. pendula* var. *carelica*). The result of our previous studies have led to the conclusion that the cause of the structural abnormalities of Karelian birch is excessive content of sucrose in the conducting phloem and cambial zone. Since only transport sucrose can influence on the morphogenesis it is necessary to form a correct estimate of sucrose pool, its transport and storage components.

The present study has shown that sucrose is the basic transport form of assimilates both in silver birch, and in Karelian birch. Sucrose is present in birch only at the transport form, it doesn't carry out storage function; storage of sugars occurs in the form of fructose.

## ТРАНСПОРТНАЯ И ЗАПАСНАЯ ФОРМЫ САХАРОВ У БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH)

*Новицкая Л.Л., Галибина Н.А.*

Учреждение РАН Институт леса КарНЦ РАН, Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия. Тел.: +7 (8142) 76-81-60. E-mail: novits@krc.karelia.ru

**Введение.** В соответствии с разрабатываемой нами гипотезой, формирование структурных аномалий карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) индуцируется появлением избытка сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне [4, 5, 13].