

19. Судачкова Н.Е., Милютин И.Л., Кожеев Н.Н., Семенова Г.П. Изменение метаболизма деревьев сосны обыкновенной в процессе естественного изреживания древостоя // Лесоведение. 1993. № 4. С. 11–18.
20. Судницына Т.Н., Озрина Р.Д. Особенности азотного и углеродного питания подроста ели при адаптации его к условиям вырубки // Лесоведение. 1993. № 4. С. 19–30.
21. Хари П., Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема // Лесоведение. 1985. № 5. С. 74–77.
22. Чернобровкина Н.П., Успенская Л.Н. Динамика форм азота в органах сосны обыкновенной различной интенсивности роста // Лесоведение. 1988. № 6. С. 76–79.
23. Water transport in plant under climatic stress // Ed. Borghetti M., Grace J., Raschi A. Proceeding of an International Workshop, held in Vallombrosa, Firenze, Italy. 1993. Cambridge Univ. Press. P. 121.

ON NATURE OF KARELIAN BIRCH PATTERNED WOOD

Schetinkin S.V.¹, Schetinkina N.A.²

¹ FSE Branch «Russian Centre of Forest Protection» – «Centre of Forest Protection in Voronezh Region»
394087, Voronezh, Lomonosov St., 105, Department of Radiology. Tel. (473) 235-71-45

² GOU VPO «Voronezh State Medical Academy», 394000, Voronezh, Studencheskaya St., 10,
Chair of Biology. Tel. (473) 253-03-65

Abstract. The results of microstructural analysis of the zone of one-year stem node and of figured wood of a long – term stem of Karelian birch are given. It was shown that anomalous structures in one-year stem of Karelian birch are caused by the activity of the local groups of cambium initial cells, differentiated from the cells of interbundle parenchyma and parenchyma of leaf pores and from the cells of procambial strands of leaf traces. One can observe deformations and substantial disorder of spatial orientation of fibrous tracheids during primary growth in leaf traces up to formation of specific «spiral-like» structures. During secondary growth of protracted stem «spiralization» of local parts of xylem increases giving rise to characteristic curly-grain of Karelian birch wood. It is suggested that specific activity of meristematic tissue of Karelian birch is caused by genetic heterogeneity (mixoploidy) of local groups of cambium initial cells.

К ПРИРОДЕ УЗОРЧАТОСТИ ДРЕВЕСИНЫ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Щетинкин С.В.¹, Щетинкина Н.А.²

¹ Филиал ФГУ «Российский центр защиты леса» – «Центр защиты леса Воронежской области» 394087 г. Воронеж,
ул. Ломоносова 105, отдел радиологии. Тел. (473) 235-71-45.

² ГОУ ВПО «Воронежская государственная медицинская академия» 394000 г. Воронеж, ул. Студенческая 10,
кафедра биологии. Тел. (473) 253-03-65

Большинством исследователей карельская береза рассматривается как особая форма березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.). Она сформировалась в условиях Крайнего Севера и отличается высокой декоративностью древесины [7]. Относительно узорчатости древесины карельской березы существуют разные мнения, что свидетельствует, по-видимому, о том, что это сложный феномен, и его изучение необходимо проводить комплексно. Согласно современным представлениям, проявление признака узорчатости древесины карельской березы находится под контролем целого комплекса генетических и средовых факторов. Ряд исследователей предполагают наличие у карельской березы особого генотипа, отличающегося присутствием специфического гена или группы генов с количественным характером наследования [3; 7, 11, 16]. Другие авторы считают карельскую березу экологической формой березы повислой [2, 9], имея в виду то обстоятельство, что на формирование и проявление узорчатости древесины оказывают влияние определенные сочетания средовых факторов. Существует также мнение, что своеобразие карельской березы обусловлено взаимодействием её генотипа, в той или иной форме, с вирусами [4, 12]. Природные ресурсы карельской березы давно выработаны, а потребность в декоративной древесине высока. Для создания культур карельской березы необходима разра-

ботка конкурентноспособных приемов размножения ее узорчатых форм. Последнее невозможно без изучения закономерностей наследования признака узорчатости древесины.

Основные сведения об особенностях анатомической структуры аномалий стебля карельской березы получены в результате изучения взрослых деревьев и в значительно меньшей степени – молодых растений [6]. Вместе с тем, для понимания природы «узорчатости» древесины необходимо изучение ранних этапов структурных процессов, обуславливающих формирование характерного строения стебля карельской березы.

Целью настоящих исследований явилось изучение особенностей возникновения и развития аномалий стебля карельской березы на ранних этапах онтогенеза.

Объектами исследований явились 20-летние деревья карельской березы (Па форма по классификации А.Я. Любавской) и 3-летние растения – регенеранты, полученные методом культуры сегментов *in vitro* Т.М. Табацкой.

Как было установлено ранее [6], формирование аномалий однолетнего стебля начинается с изменений в деятельности камбия, прежде всего лучевого, в участках камбиального кольца, приуроченных к местам приращения элементов проводящей системы листа (листовых следов) к осевому цилиндру (рис. 1). В этих участках в процессе формирования целостного камбиального кольца из слабодифференцированных клеток межпучковой паренхимы и паренхимы листовых щелей образуются необычно широкие и высокие агрегатные лучи. Вне указанных участков осевого цилиндра рядность, ширина и высота лучей значительно меньше. Дилатация и агрегация аномального луча сопровождаются склерификацией его клеток, которая наиболее интенсивно протекает во флоэмной части луча, в прикамбиальной зоне, где образуется компактная крупная группа склерид (рис. 2).

Перечисленные признаки микроструктуры однолетнего стебля предложены в качестве диагностических при ранней диагностике развития узорчатости древесины карельской березы [6]. Однако микроструктурные особенности строения зоны узла однолетнего стебля деревьев карельской березы не ограничиваются вышеуказанными. Так, в зоне узла однолетнего стебля взрослых деревьев карельской березы с выраженными характерными анатомо-морфологическими признаками строения ствола установлена аномальная активность первичной меристемы – прокамбия листовых следов (рис. 3–6). Если, в типичном случае, в коллатериальном проводящем пучке листового следа первичная флоэма появляется во внешней части прокамбиального тяжа, а первичная ксилема – во внутренней, то в данном случае пространственная ориентация дифференцирующихся элементов протофлоэмы и протоксилемы существенно нарушается, вплоть до формирования «спиралевидных» структур-сфероидов. Аномальное строение такого листового следа отмечается уже при прохождении его среди тканей коры (рис. 3, 4) и сохраняется в древесине (рис. 5, 6).

При микроструктурном анализе однолетнего стебля растений карельской березы, размноженных методом культуры сегментов *in vitro*, установлено аномальное строение элементов проводящей системы листа – листовых следов. В результате существенного изменения пространственной ориентации волокнистых трахеид проводящий пучок приобретает весьма специфическую, «спиралевидную» структуру (рис. 8). Параметры аномального листового следа (сфероида) у растений-регенерантов существенно превышают таковые листовых следов интактных растений, по-видимому, вследствие стрессирующего воздействия целого ряда факторов [8], в том числе модифицирующего или мутагенного действия условий культивирования и высокого уровня геномной изменчивости при микроклональном размножении через каллусные культуры.

Следует отметить, что подобные «спиралевидные» структуры (рис. 10–12) являются характерными образованиями в составе узорчатой древесины многолетнего стебля карельской березы. Как известно, общая направленность изменений в строении осевого цилиндра при формировании узорчатой древесины карельской березы – паренхиматизация тканей и существенное изменение пространственной ориентации прозенхимных элементов, волокнистых трахеид в первую очередь [7]. Наиболее ярко эта тенденция выражается в «спирализации» отдельных участков ксилемы, при этом пространственная ориентация лубо-древесинных лучей изменяется в существенно меньшей степени. Часто лучи являются как бы центром «спиралевидных» образований в узорчатой древесине карельской березы (рис. 10).

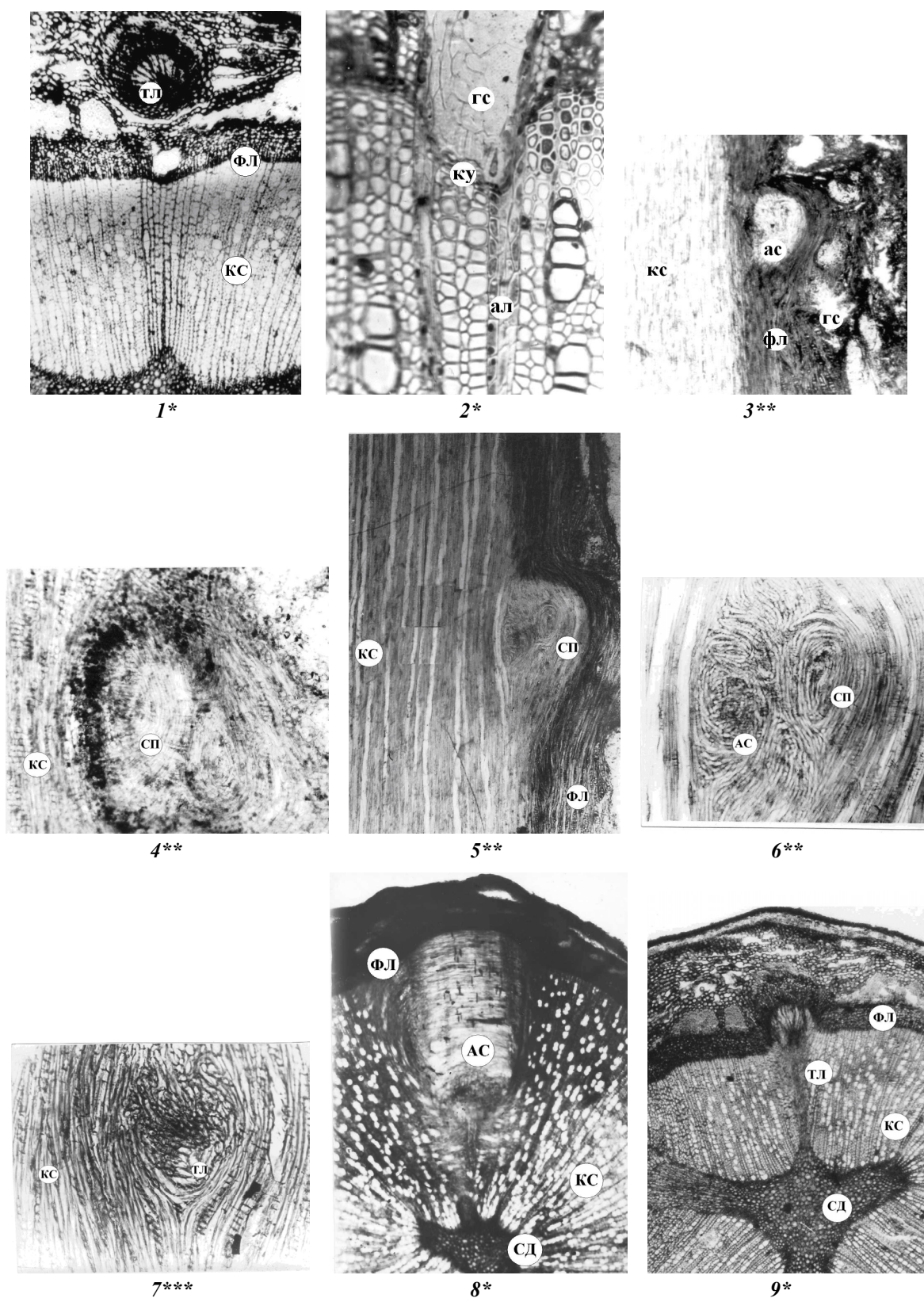


Рисунок 1–7. Структурные особенности зоны узла однолетнего стебля карельской березы:

1 – типичный листовый след; 2 – аномальный ложноширокий луч; 3–4– аномальный листовый след во флоэме; 5–6 – приращение аномального листового следа к осевому цилиндру; 7– типичный листовый след. Рисунок 8–9. Зона приращения аномального (8) и типичного (9) листового следа к осевому цилиндру однолетнего стебля растений – регенерантов карельской березы.

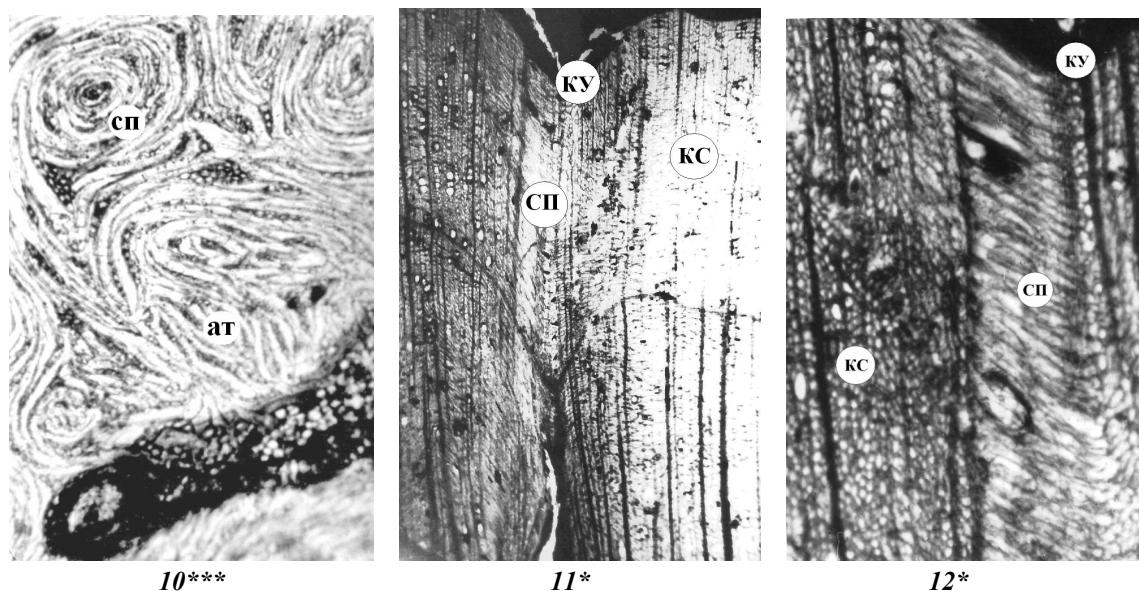


Рисунок 10–12. Типичная узорчатая древесина многолетнего стебля карельской березы:

тл – типичный листовой след; гс – группа склереид; ал – аномальный ложноширокий луч; вт – волокнистые трахеиды; ку – килевидное углубление; ат – аномальные волокнистые трахеиды; ас – аномальный листовой след; с – сосуд; кс – ксилема; сп – «спиралевидное» образование; фл – флоэма; сд – сердцевина.

* – фрагмент поперечного разреза; ** – фрагмент радиального разреза; *** – фрагмент тангентального разреза.

Рассмотренные нами радикальные изменения структуры листовых следов и локальных участков узорчатой древесины (сфероиды) карельской березы являются результатом существенного нарушения регуляторных систем дерева, неспецифической ответной реакцией на воздействие различных по своей природе, факторов внешней и (или) внутренней среды. Возможно, в данном случае проявляется известная закономерность [5] формирования наплывов на стволах древесных растений, но уже на уровне тканей и тканевых комплексов. Крайняя степень нарушений регуляторных систем установлена нами у некоторых растений–регенерантов, у основания ствола которых образуется опухолевидный наплыв. Микроструктурный анализ этих образований показал, что проводящий цилиндр стебля зоны наплыва принимает многолопастную форму вследствие образования множества широких аномальных лучей и формирования в выемках древесины крупных глыб склереид. В центральной части опухолевидного наплыва проводящий цилиндр представляет собой конгломерат тканевых комплексов, часто в виде сферических тел [10].

Как указывалось выше, уже при первичном росте прокамбий листовых следов может проявлять аномальную активность, структурным выражением которой является дифференциация существенно деформированных, с нарушенной пространственной ориентацией клеток первичной ксилемы и флоэмы, вплоть до образования специфических тел – сфероидов. Продольная дифференциация при первичном росте двудольных происходит в базальной части листа или ниже, в листовых следах [15], и именно базальная часть листовых зачатков в начале разворачивания листовых почек являлась исходным материалом для цитогенетических исследований карельской березы, в результате которых установлен высокий уровень миксоплоидии меристематических клеток [1]. Можно предположить, что и прокамбиальные тяжи, а также камбий, дифференцировавшийся из межпучковой паренхимы и паренхимы листовых щелей в узлах однолетнего стебля, как наиболее молодые меристемы растений [15], непосредственно контактирующие с элементами проводящей системы листа, обладают повышенной генетической неоднородностью. Миксоплоидия обуславливает полиморфизм клеточных популяций, затрудняя передачу сигналов от генов к признаку. Однако в процессе клеточного отбора под воздействием средовых факторов (опосредованных, в том числе, через баланс рострегулирующих веществ индольной и фенольной природы) возможны, при некотором упрощении, несколько вариантов последующих событий: интенсификация аномального гистогенеза, вплоть

до образования опухоли; замедление аномального гистогенеза или его полная нормализация. Эти варианты по времени и местоположению могут чередоваться, за исключением случаев образования опухоли, ведущей к гибели растения.

Результаты ряда исследований [8,13,14] свидетельствуют о том, что проявление признака узорчатости древесины карельской березы контролируется несколькими регуляторными системами, в том числе совокупным воздействием веществ индольной (ауксины) и фенольной (ингибиторы роста) природы, синтезированных различными органами и тканями растений, включая сам камбий. Отсюда, аномальная активность камбиальных инициалей, прежде всего лучевых, обусловлена спецификой баланса ростовых веществ системы «почка-лист-стебель» однолетнего стебля карельской березы.

Таким образом, специфическая активность меристематической ткани у карельской березы обусловлена генетической гетерогенностью (миксоплоидия) первоначально локальных групп инициалей, прежде всего лучевого камбия. Уровень миксоплоидии этих инициалей определяет, во многом, масштаб и временную протяженность специфических структурных процессов, следствием которых является различное проявление узорчатости древесины в онтогенезе карельской березы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Буторина А.К. О природе узорчатости древесины у карельской березы // Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов. Воронеж: НИИЛГиС, 1993. С. 40–47.
2. Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* LM.: Наука, 2005. 269 с.
3. Ермаков В.И. Закономерности наследования текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 4–20.
4. Исаков Ю.Н. О природе исключительно высокого фенотипического полиморфизма березы карельской // Фенетика популяций. М., 1985. С. 65–66.
5. Коровин В.В., Курносов Г.А. Лучи и форма стебля древесных растений // Матер. Межд. Симп. «Строение, свойства и качество древесины – 2000». Петрозаводск, 2000. С. 72–75.
6. Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты дифференциации и диагностики узорчатости древесины березы карельской // Современные аспекты древесиноведения. Красноярск, 1987. С. 27–29.
7. Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесн. Пром-ть. 1978. 58 с.
8. Машкина О.С., Табацкая Т.М. Длительное культивирование в условиях *in vitro* как один из способов сохранения представителей ценного генофонда карельской березы // Достижения и проблемы лесной генетики и селекции (к 40-летию НИИЛГиС). Воронеж: НИИЛГиС, 2010. С. 31–52.
9. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Версо, 2008. 144 с.
10. Разработать приемы создания и технологии массового воспроизводства селекционного материала лесных древесных растений методами культуры тканей и генетической инженерии: отчет о НИР (заключ.): П. I. 2/ Центр. Науч. – исслед. Ин-т лесной генетики и селекции; рук. Г.П. Бутова; исполн. С.В. Щетинкин [и др.]. Воронеж, 1990. 123 с. Библиогр.: С. 122–123. Инв. № 02.9.10027240.
11. Романовский М.С. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика. 1986. Т.22. № 1. С. 86–94.
12. Сакс К.А. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 294–300.
13. Самсонова А.Е., Машкина О.С., Табацкая Т.М. Физиолого-биохимические аспекты длительного культивирования *in vitro* карельской березы // Достижения и проблемы лесной генетики и селекции (к 40-летию НИИЛГиС). Воронеж: НИИЛГиС, 2010. С.52–67.
14. Табацкая Т.М., Машкина О.С., Щетинкин С.В. Технология *in vitro* в создании плантационных культур карельской березы // Генетика и селекция – на службе лесу. Воронеж: НИИЛГиС, 1997. С. 63–66.
15. Эзю К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т. 2.588 с.
16. Ruden I. Om valbjork og endel andre unormale veddannelser hos bjork // Medd. Fra. Det. Norske Skogforsoksv. 1954. Bd. 43. № 12. S. 451–505.