

АКТИВНОСТЬ САХАРОЗОСИНТАЗЫ В ТКАНЯХ СТВОЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В ПЕРИОД КАМБИАЛЬНОГО РОСТА

© 2015 г. Н. А. Галибина*, Л. Л. Новицкая*, М. С. Красавина**, Ю. Л. Мощенская*

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва

Поступила в редакцию 22.08.2014 г.

Изучали активность сахарозосинтазы (СС) и содержание крахмала в ксилеме и флоэме двух форм 40-летних деревьев *Betula pendula* Roth: обычной березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*B. pendula* var. *carelica*). Для выявления начальных признаков узорчатости использовали 8-летние деревья карельской березы, еще не имеющие видимых отклонений от нормального роста (безузорчатые) и уже приступившие к формированию структурных аномалий ствола (узорчатые). Исследование проводили в период камбиального роста: июнь — активный рост, июль — торможение роста погодными условиями. В июне в ксилеме 40-летних растений обычной березы обнаружили высокую активность СС. Торможение роста в июле у них сопровождалось уменьшением активности СС в ксилеме и накоплением крахмала, особенно во флоэме. У безузорчатых 8-летних растений карельской березы, по сравнению с обычной березой, активность СС в ксилеме была ниже, а содержание крахмала во флоэме — выше. В ксилеме узорчатых растений по сравнению с безузорчатыми максимальная активность СС была примерно в 2.5 раза ниже. Более низкая активность СС в ксилеме узорчатых растений не сопровождалась накоплением крахмала во флоэме. Высказано предположение, что низкая активность СС в период камбиального роста снижает акцепторные способности тканей ксилемы, приводя к существенному возрастанию содержания сахарозы во флоэме, что может быть причиной изменения программы развития клеток в камбиальной зоне карельской березы.

Ключевые слова: *Betula pendula* var. *carelica* — камбиальный рост — сахарозосинтаза — крахмал

DOI: 10.7868/S0015330315030057

ВВЕДЕНИЕ

Карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica*), форма березы повислой, представляет собой уникальный объект исследования для познания механизмов морфогенеза древесных растений. По сравнению с другими древесными породами, структурные аномалии тканей ствола выражены у нее наиболее ярко, характеризуются большим разнообразием проявления в онтогенезе и высоким уровнем эндогенной изменчивости [1].

Оригинальная текстура древесины карельской березы формируется в результате отклонений в деятельности камбия [1, 2]. В зонах развития структурных аномалий не запускается программа гибели клеток, приводящая к формированию сосудов и трахеид ксилемы и ситовидных трубок флоэмы, дифференцирующиеся камбиальные производ-

ные сохраняют протопласт и превращаются в клетки запасающей паренхимы, которые накапливают большие количества липидов и таннинов [2]. Визуально нарушение дифференцировки проводящих элементов ксилемы и флоэмы выражается в появлении крупных скоплений паренхимных клеток, образующих на спилах древесины характерный узор (рис. 1).

В результате многолетних исследований выявлен ряд физиолого-биохимических особенностей, связанных с формированием узорчатой древесины, на основании которых высказано предположение, что к нарушению деятельности камбия и развитию аномальных по строению проводящих тканей приводит повышенный уровень сахарозы в проводящей флоэме и камбиальной зоне [1]. Известно, что сахароза, в отличие от других сахаров, обладает сильным морфогенетическим эффектом: колебание ее уровня в камбиальной зоне переключает дифференцировку клеток с проводящих элементов ксилемы на элементы флоэмы, повышение содержания выше определенного уровня ингиби-

Сокращение: СС — сахарозосинтаза.

Адрес для корреспонденции: Галибина Наталья Алексеевна. 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. Институт леса КарНЦ РАН. Электронная почта: galibina@krc.karelia.ru

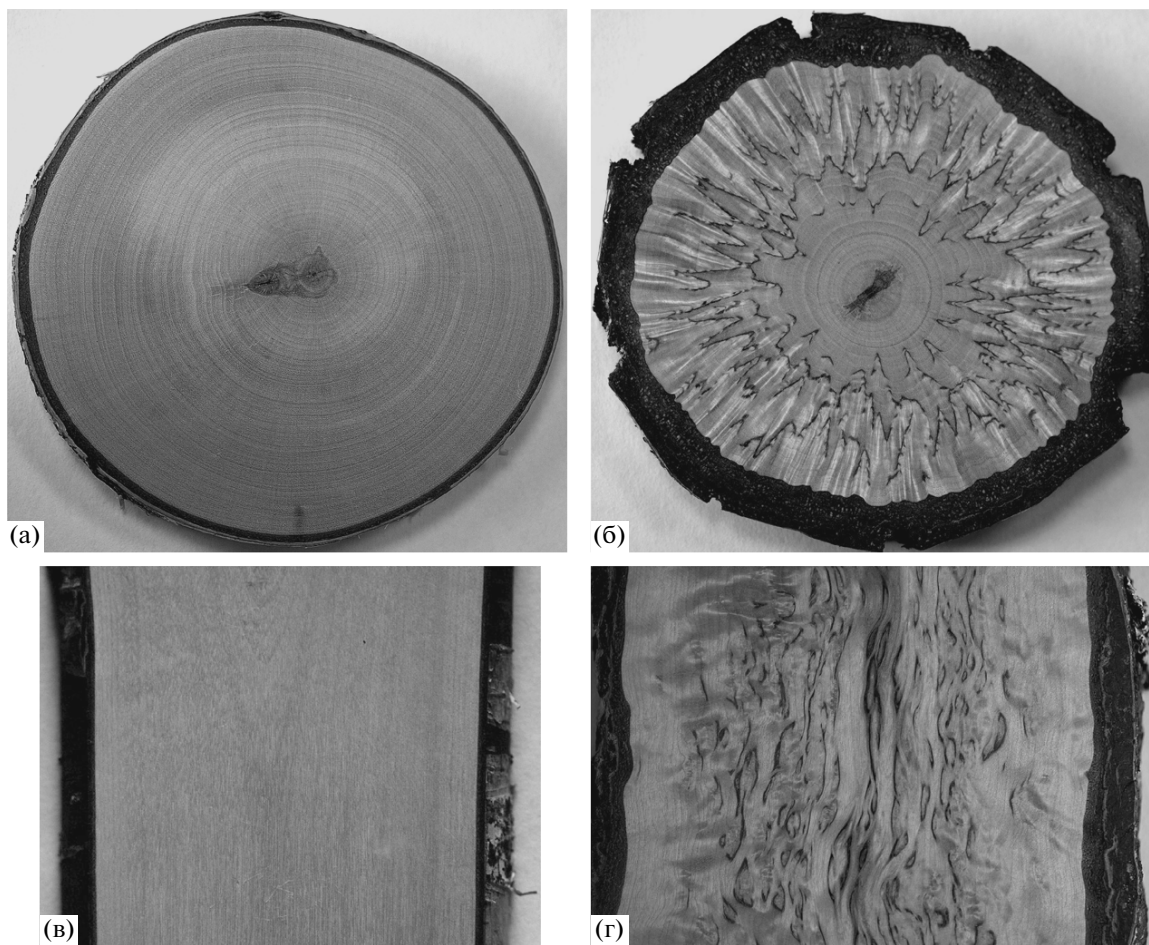


Рис. 1. Поперечные (а, б) и тангентальные (в, г) спилы ствола, демонстрирующие различия макроструктуры древесины двух форм березы.

а, в – обычная береза повислая (*Betula pendula* var. *pendula*); б, г – карельская береза (*B. pendula* var. *carelica*).

рует деятельность камбия и процессы дифференциации проводящих элементов [3, 4]. Сахароза и образующиеся при ее расщеплении моносахара влияют на функциональное состояние сахар-чувствительных белков клеточных мембран, что ведет к изменению модели экспрессии генов [5, 6].

Утилизация сахарозы в акцепторных тканях происходит при участии ферментов ее гидролиза – инвертазы и сахарозосинтазы ([5, 7, 8] и др.). Сахарозосинтаза (СС) присутствует в растении повсеместно, но наибольшая ее активность обнаружена в акцепторных тканях [9]. В клетке СС находится в свободном или связанном с плазматической мембраной состоянии [8, 10]. Мембраносвязанная форма сахарозосинтазы образует комплекс с целлюлозосинтазой [8, 11, 12], что дает возможность прямого использования образуемой в результате активности СС УДФ-глюкозы для биосинтеза целлюлозы. Интенсивная метаболизация сахарозы с участием СС и последующая быстрая утилизация

УДФ-глюкозы поддерживают разгрузку сахарозы из ситовидных трубок, что создает градиент концентрации, необходимый для нормального осуществления флоэмного транспорта. Наряду с синтезом полисахаридов клеточной стенки, УДФ-глюкоза расходуется также на биосинтез крахмала [13, 14], образование которого можно рассматривать как регулятор уровня транспортной сахарозы.

Изучение активности сахарозосинтазы проводили в основном на травянистых растениях, данные по березе повислой в литературе отсутствуют. В настоящей работе приведены результаты изучения активности СС в тканях ствола двух форм березы повислой, различающихся по текстуре древесины, – обычной березы повислой и карельской березы – в период камбиального роста, когда изменения метаболического статуса клеток камбиальной зоны могут привести к появлению структурных аномалий ксилемы и флоэмы.

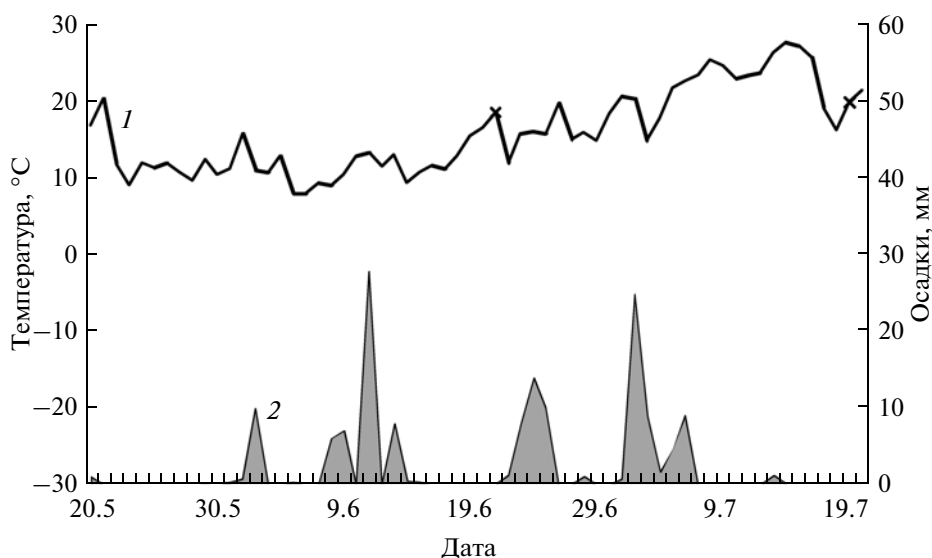


Рис. 2. Динамика среднесуточной температуры (1) и суммарного количества осадков (2) в течение мая–июля 2010 г. в Петрозаводске.

Данные с сервера “Погода России” (<http://meteo.infospace.ru>). Метками (x) обозначены даты отбора образцов (21 июня и 19 июля).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал и отбор образцов. Исследование проводили на двух формах взрослых 40-летних деревьев *Betula pendula*: обычной березы повислой (*B. pendula* Roth var. *pendula*, далее в тексте – обычная береза) и карельской березы (*B. pendula* var. *carelica*). Для выявления начальных признаков узорчатости использовали также 8-летние деревья карельской березы. Для карельской березы характерна широкая вариабельность по срокам начала формирования структурных аномалий ствола: признаки “карелистости” проявляются у нее в возрасте от 5–6 до 14–15 лет [1]. Для анализа отбирали 8-летние растения: (1) еще не имеющие видимых отклонений от нормального роста и развития и (2) уже приступившие к формированию структурных аномалий ствола. Восемилетние растения карельской березы выращивали из семян, полученных в результате контролируемого опыления деревьев с ярко выраженными признаками узорчатости (Forelia OY, Финляндия). Все опытные деревья произрастали в одинаковых почвенно-климатических условиях на Агробиологической станции Карельского научного центра РАН в 2 км от Петрозаводска (61°45' с.ш., 34°20' в.д.).

Отбор тканей осуществляли в пределах нижней трети ствола, поскольку у “узорчатых” растений аномальность строения тканей в этой области выражена наиболее ярко. Отбор образцов проводили в июне (21.06) и июле (19.07) 2010 г. У березы повислой в условиях Карелии активное функционирование камбия происходит, начиная со второй декады июня и до конца июля [1]. В это

время основная масса ассимилятов тратится на новообразование клеток камбиальной зоны и рост клеточной стенки. В нашем исследовании в связи с отсутствием дождей и высокими температурами в июле (рис. 2) имело место преждевременное торможение деятельности камбия.

На стволе березы вырезали окошки 20 × 8 см и отделяли кору от древесины. С поверхности древесины соскабливали ткани ксилемы, куда входили материнские клетки ксилемы и наружные слои прироста ксилемы текущего года. С внутренней поверхности коры отделяли ткани флоэмы, которые включали камбиальную зону, проводящую флоэму и самые внутренние слои непроводящей флоэмы. Отбор образцов тканей ствола контролировали под световым микроскопом. Для анализа брали по пять растений каждой формы березы.

Биохимические исследования. Растительные ткани растирали в жидком азоте до однородной массы и гомогенизировали при 4°C в буфере следующего состава: 50 мМ Непес-буфера (pH 7.5), 1 мМ ЭДТА, 1 мМ ЭГТА, 3 мМ ДТТ, 5 мМ MgCl₂, 0.5 мМ PMSF. После 20-минутной экстракции гомогенат центрифугировали при 10000 g в течение 20 мин (центрифуга 2-16PK, “Sigma”, Германия). Осадок трехкратно промывали буфером. Объединенный супернатант диализовали при 4°C в течение 18–20 ч против буфера для гомогенизации, разбавленного в 10 раз. В полученных ферментативных препаратах определяли активность сахарозосинтазы (СС) после инкубации при 30°C в течение 30 мин. Инкубационная среда для определения активности сахарозосинтазы содержала 70 мМ Непес (pH 7.4), 5 мМ MgCl₂, 1 мМ УДФ,

1 мМ РРi, 1 мМ НАДФ, 50 мМ сахарозу, 1 U глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, 2 U фосфоглюкомутазы [15]. Активность СС определяли в направлении распада сахарозы спектрофотометрически по восстановлению НАДФ при $\lambda = 340$ нм (спектрофотометр СФ-2000, Россия) и выражали в мкмоль распадавшейся сахарозы в расчете на г сырой ткани.

Крахмал из тканей флоэмы извлекали хлорной кислотой по методу Пьючера [16], его содержание определяли по количеству образованной в результате кислотного гидролиза глюкозы глюкозоксидазным методом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика 40-летних растений V. pendula var. pendula и V. pendula var. carelica

У 40-летних растений обычной березы в конце июня в ксилеме наблюдали высокую активность СС. Значения ее достигали 18.6 мкмоль/г сырой ткани (рис. 3). Во флоэме активность СС была существенно ниже (0.02 мкмоль/г сырой ткани), чем в ксилеме (рис. 3). Содержание крахмала и в ксилеме, и во флоэме обычной березы в этот период было низким и не превышало 0.1 мг/г.

В июле в ксилеме обычной березы активность СС резко снизилась (в 27 раз до 0.7 мкмоль/г сырой ткани), это снижение сопровождалось повышением содержания крахмала в 4 раза (рис. 3). При этом во флоэме активность СС возросла в 8 раз, и увеличилось в 16 раз содержание крахмала в паренхимных клетках (с 3.1 до 50.3 мг/г).

В ксилеме 40-летних растений карельской березы в июне (в период активного камбиального роста) активность СС была 7.1 мкмоль/г сырой ткани, что в 2.5 раза ниже, чем у обычной березы. В июле активность СС снизилась у карельской березы в 3 раза (до 2.4 мкмоль/г сырой ткани). Содержание крахмала в ксилеме карельской березы при снижении метаболизации сахарозы сахарозосинтазой не увеличилось, как у обычной березы, а снизилось с 0.4 мг/г в июне до 0.1 мг/г в июле.

Во флоэме карельской березы активность СС в июне была в 2 раза ниже, по сравнению с обычной березой, и составила 0.02 мкмоль/г сырой ткани. Содержание крахмала в этот период также было ниже – 0.8 мг/г. В июле во флоэме активность СС возросла до 0.08 мкмоль/г сырой ткани, а содержание крахмала увеличилось до 10.3 мг/г (рис. 3).

При торможении камбиальной деятельности динамика изменения активности СС у карельской березы была сходна с таковой у обычной березы: в тканях ксилемы активность фермента снижалась, но не настолько сильно, как у *V. pen-*

dula var. pendula, а в тканях флоэмы повышалась, но не сопровождалась существенным, как у обычной березы, возрастанием крахмала в паренхимных клетках флоэмы.

Узорчатые и безузорчатые 8-летние растения V. pendula var. carelica

По сравнению со взрослыми деревьями обычной березы у 8-летних безузорчатых растений карельской березы в июне в ксилеме активность СС была существенно ниже, и составляла 2.8 мкмоль/г сырой ткани (рис. 4). В июле активность фермента возросла в 3.5 раза, но все же не достигла максимальной активности СС обычной березы. В ксилеме 8-летних растений в июне на фоне более низких значений активностей СС содержание крахмала было примерно в 2 раза выше, по сравнению с 40-летними растениями. В июле у 8-летних растений увеличилось содержание СС в 3.5 раза сопровождалось снижением содержания крахмала в 2 раза (рис. 4).

По сравнению со взрослыми растениями обычной березы у 8-летних безузорчатых растений в июне на фоне меньшей метаболизации сахарозы в ксилеме, во флоэме активность СС была в 10 раз выше. Высокая активность СС во флоэме (0.31 мкмоль/г сырой ткани) коррелировала с большим накоплением крахмала (97.1 мг/г). Увеличение в июле в ксилеме метаболизации сахарозы сахарозосинтазой сопровождалось снижением активности СС во флоэме (0.13 мкмоль/г сырой ткани) и снижением содержания крахмала в паренхимных клетках флоэмы почти до нуля (рис. 4).

У 8-летних растений отличия между узорчатыми и безузорчатыми формами в активности СС были такие же, как и у взрослых деревьев. Так, у деревьев с аномальным строением в июле активность СС в ксилеме и во флоэме была ниже, чем у безузорчатых растений (рис. 4). Во флоэме узорчатых растений снижение активности СС с 0.16 мкмоль/г сырой ткани в июне до 0.04 мкмоль/г сырой ткани в июле сопровождалось снижением содержания крахмала в паренхимных клетках флоэмы с 6.1 до 0.8 мг/г.

У 8-летних узорчатых растений, по сравнению с 40-летними растениями карельской березы, активность СС в ксилеме была ниже. Различался и внешний вид древесины у деревьев разного возраста – у карельской березы узорчатость была более выражена у 40-летних растений (рис. 3) по сравнению с 8-летними (рис. 4). В ксилеме узорчатых 8-летних растений в июне на фоне более низких значений активностей СС содержание крахмала было примерно в 2 раза выше, чем у 40-летних растений. Так же, как у взрослых деревьев карельской березы, у них снижение активно-

сти СС в июле в 3.5 раза сопровождалось снижением в 3 раза содержания крахмала (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

В июне–июле активно фотосинтезирующие листья являются донорами ассимилятов, основным местом потребления которых становятся наиболее активные ткани – в стволе это камбиальная зона и формирующиеся клетки ксилемы. Обнаруженная в этот период у 40-летних растений обычной березы высокая активность СС свидетельствует об активном использовании сахарозы на формирование оболочек делящихся клеток и продолжающих дифференцировку элементов ксилемы. Взаимодействие сахарозосинтазы с целлюлозосинтазой дает возможность прямого и быстрого использования УДФ-глюкозы для биосинтеза целлюлозы [10, 11, 17]. Это позволяет заключить, что у обычной березы в период активного функционирования камбия СС принимает активное участие в формировании древесины ствола.

Во флоэме изученных растений активность СС была в 50–100 раз ниже по сравнению с ксилемой. Известно, что экспрессия генов, кодирующих фермент сахарозосинтазу, органоспецифична и зависит от стадии развития растения [8, 14], наиболее высокая активность СС наблюдается в акцепторных тканях [9, 18]. В июле 2010 г. в период, предшествующий отбору, среднесуточная температура была выше 20°C и более 10 дней отсутствовали осадки, являющиеся главным источником влаги в почве в этот период. Подобные погодные условия приводят к снижению водного потенциала тканей ствола (физиологическая засуха) и как следствие подавлению камбиальной активности [19]. Временное торможение ростовых процессов у 40-летних растений обычной березы сопровождалось уменьшением в 26 раз активности СС в ксилеме. Снижение использования сахарозы на ростовые процессы в ксилеме сопровождалось накоплением запасного полисахарида – крахмала. Особенно большое количество крахмала (~50 мг/г) накапливалось во флоэме. Синтез крахмала является одним из наиболее лабильных способов удаления излишка сахарозы. Его высокий уровень позволяет заключить, что во флоэме в этот период появилось много “лишней” сахарозы. Временное накопление крахмала в паренхимных клетках флоэмы обычной березы можно рассматривать как один из механизмов поддер-

жания концентрации сахарозы в проводящих путях на определенном уровне [1, 7, 20].

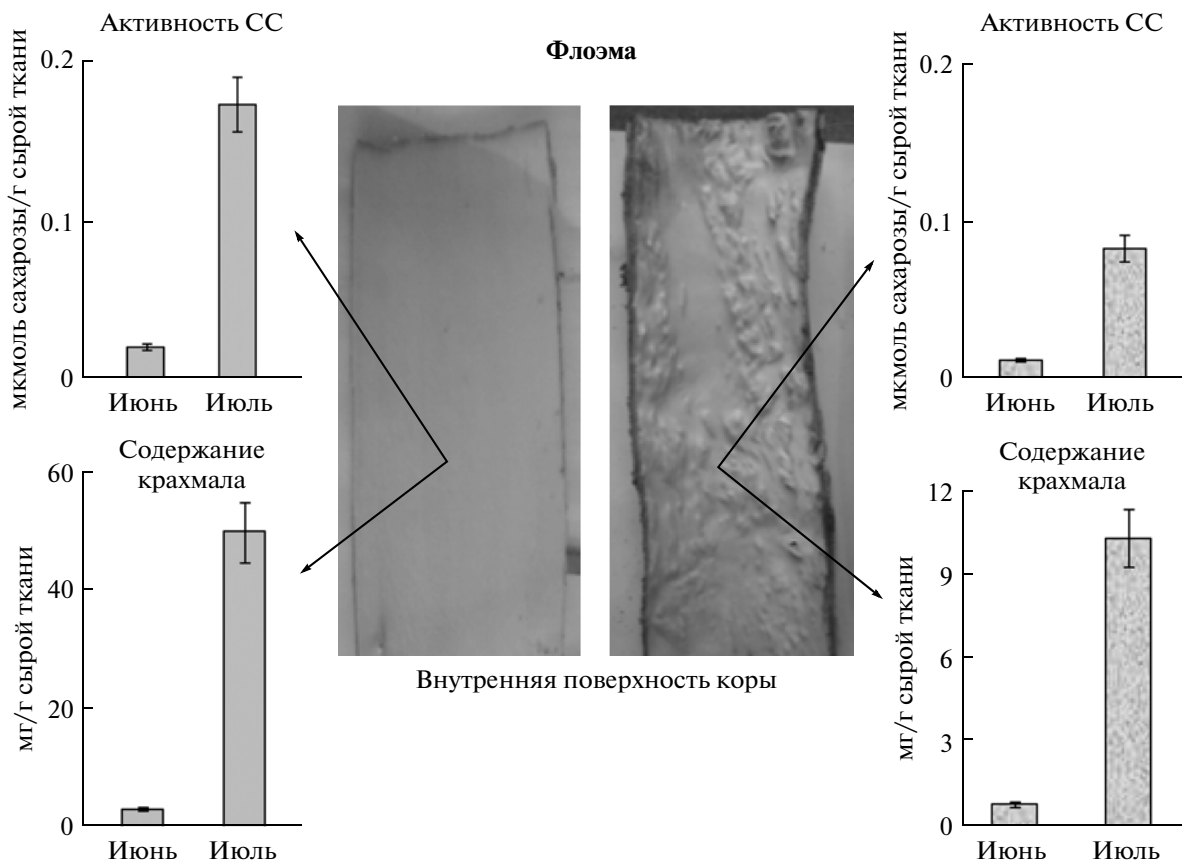
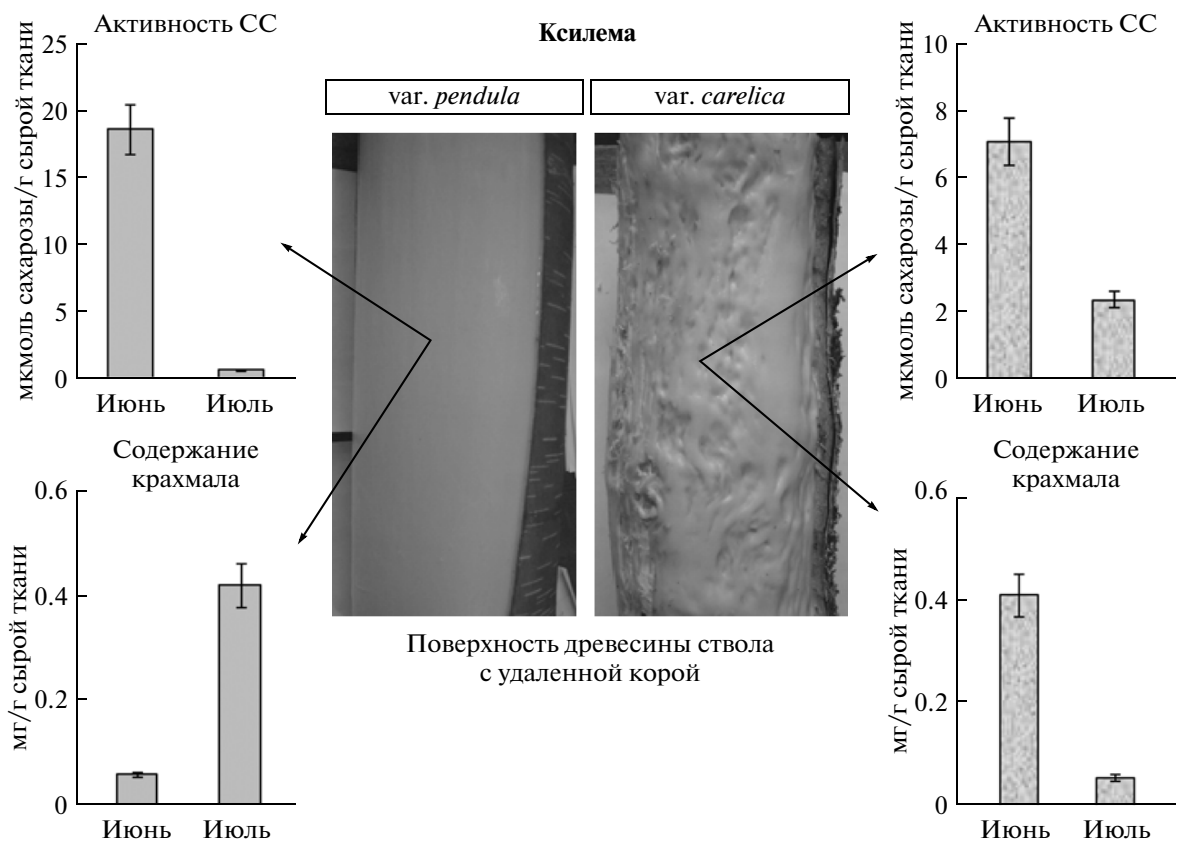
Во флоэме в отличие от ксилемы увеличение содержания крахмала сопровождалось увеличением активности СС. Участие СС в реакциях синтеза крахмала было установлено на примере корнеплодных растений [5], на которых было показано, что наименьший уровень крахмала в запасующих органах наблюдается у растений, которые имеют более низкую активность СС. СС – цитоплазматический фермент, который может находиться в свободном или связанном с плазматической мембраной состоянии [8, 10]. Связывание СС с мембраной зависит от статуса фосфорилирования фермента [10, 21]. Мембраносвязанная (дефосфорилированная) форма СС образует комплекс с каллозосинтазой и целлюлозосинтазой [11], в то время как свободная (фосфорилированная) форма фермента поставляет углерод для синтеза запасного полисахарида – крахмала [22]. Можно предположить, что во флоэме преобладает фосфорилированная форма СС. Другой причиной увеличения активности СС во флоэме может быть увеличение толщины оболочек структурных элементов на фоне повышения содержания сахарозы.

Как у 40-летних, так и 8-летних узорчатых растений карельской березы в период камбиального роста максимальная активность СС в ксилеме была в ~ 2.5 раза ниже, по сравнению с безузорчатыми формами, что является важной отличительной особенностью узорчатых растений. Сравнительно невысокая активность фермента указывает на то, что у узорчатых растений в зонах структурных аномалий ствола формирование тканей ксилемы происходило менее интенсивно, чем у безузорчатых растений. С другой стороны, пониженная активность СС в ксилеме может способствовать появлению избытка сахарозы во флоэме узорчатых растений.

В период снижения активности СС в ксилеме в июле у растений с аномальным строением проводящих тканей накопление крахмала во флоэме происходило, но было значительно слабее (у 40-летних в 5 раз, у 8-летних в 16 раз), чем у растений с нормальным строением тканей ствола. Существует биологический предел накопления сахарозы в запасующем пространстве клеток, превышение которого ведет к преобразованию сахарозы в те или иные запасные соединения. В то же время на корнях сахарной свеклы было показано, что в период интенсивного сахарона-

Рис. 3. Ткани ксилемы (вверху) и ткани флоэмы (внизу) у 40-летних растений *B. pendula* var. *pendula* (слева) и *B. pendula* var. *carelica* (справа).

Ткани ксилемы препарировали с поверхности древесины ствола после удаления коры, ткани флоэмы отбирали с внутренней поверхности коры. На диаграммах показаны активность сахарозосинтазы и содержание крахмала в ксилеме (вверху) и во флоэме (внизу) у растений березы повислой в период камбиального роста (июнь–июль). Представлены средние значения из пяти биологических повторностей; бары – стандартное отклонение.



копления синтез крахмала прекращался, и началось образование более энергоемких веществ, в частности липидов [7]. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что в отличие от обычной березы, в паренхимных клетках проводящей флоэмы карельской березы в период активного камбиального роста также накапливаются значительные количества липидов и фенолов – танинов [1, 2]. Таким образом, возможно, что меньшее содержание крахмала у карельской березы во флоэме связано с необходимостью утилизации большего количества сахарозы, которая в данном случае перерабатывается в липидные соединения.

Если у безузорчатых растений в тканях ксилемы увеличение крахмала происходило на фоне снижения активности СС (у 40-летних), а уменьшение крахмала – на фоне возрастания активности СС (у 8-летних), то у узорчатых растений, наоборот, снижение крахмала в ксилеме сопровождалось и снижением активности СС. Причиной наблюдаемых отличий может быть преобладание у узорчатых растений в ксилеме: (1) свободной фосфорилированной формы СС и/или (2) других изоформ СС. У большинства растений присутствует несколько изоформ СС, имеющих гомологичную последовательность аминокислот и сходные биохимические свойства, но различающихся по регуляции генов. Наиболее изучены изоформы СС у травянистых растений ([12, 23, 24] и др.). Работ, посвященных изучению изоформ этого фермента у древесных растений, очень мало, в основном такие исследования проводятся на растениях тополя и осины. В имеющейся литературе описаны семейства генов, кодирующих разные изоформы СС [25], показано, что изоформы СС имеют пространственно-временную локализацию [26]. Несмотря на большое количество статей, появляющихся в последнее время, функции разных изоформ СС у древесных растений до конца не выяснены. В работе Gerber с соавт. [24] на трансгенных линиях гибридов осины (*Populus tremula* L. × *tremuloides* Michx) с сильно пониженной активностью СС было показано, что фермент не является необходимым для биосинтеза целлюлозы, но играет важную роль в распределении общего углерода среди полимерных компонентов клеточных стенок. В наших предыдущих исследованиях было установлено, что в тканях ксилемы карельской березы, по сравнению с обычной березой повислой, на фоне высокой активности пероксидазы [27] выше жесткость структуры кле-

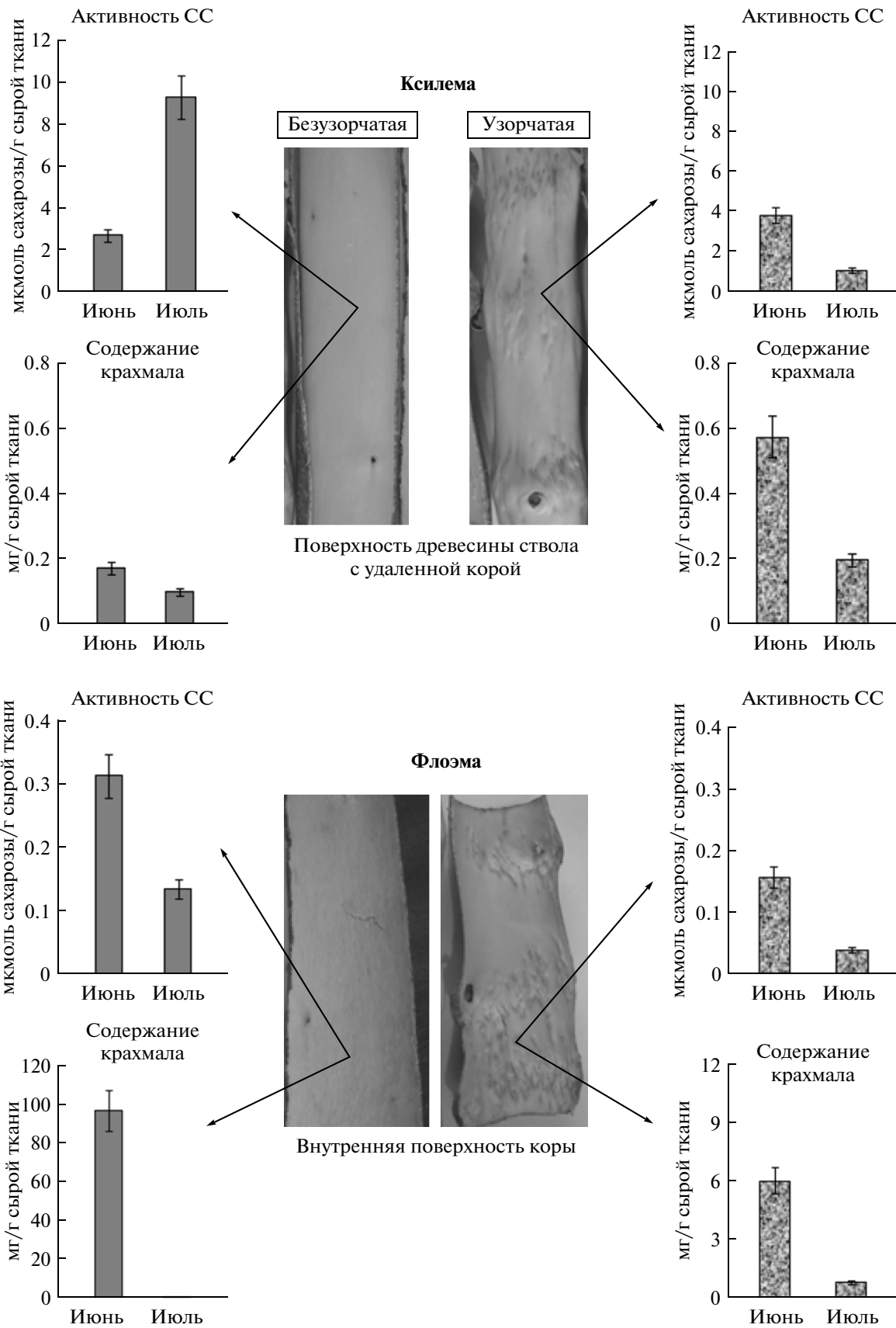
точной стенки за счет увеличения доли компонентов фенольной природы, как в составе лигнина, так и в виде поперечных диферуловых мостиков [28]. На основе вышесказанного можно предположить, что формирование у двух форм березы повислой разных по составу клеточных стенок отчасти может быть обусловлено разной активностью изоформ СС в ксилеме.

Особый интерес представляют 8-летние узорчатые растения карельской березы. С одной стороны, у них проявились те же закономерности в динамике активности фермента, что и у взрослых растений, с другой стороны, наблюдались отличия. Более высокие значения СС в ксилеме 40-летних растений, по сравнению с 8-летними, коррелируют с увеличением ширины годичного кольца. В исследованиях Coleman с соавт. [17] показано, что у видов древесных (*Populus alba*) избыточная экспрессия гена СС приводит к небольшому увеличению содержания целлюлозы и влияет на свойства древесины. Уровень экспрессии гена СС коррелирует с вторичным утолщением клеточных стенок структурных элементов ксилемы и увеличением прочности древесины [29, 30]. Меньшая активность СС в ксилеме 8-летних растений в период камбиального роста может свидетельствовать о меньшей интенсивности здесь процессов структурообразования и о преобладании метаболизма сахарозы в тканях флоэмы, где накапливалось большее количество крахмала. Восьмилетние растения дополнительно поливали, в связи с чем у них в июле могло не произойти торможения камбиальной активности, обусловленного водным дефицитом.

Таким образом, между деревьями карельской березы с узорчатым строением древесины ствола и растениями без признаков структурных аномалий безотносительно к их возрасту обнаружены отличия в распределении активности СС между тканями ксилемы и флоэмы. У растений с нормальным строением древесины высокая активность СС в ксилеме в период активной деятельности камбия способствует интенсивному оттоку сахарозы из флоэмы в зону роста и дифференциации ксилемы, где в результате метаболизма сахарозы по сахарозосинтазному пути появляется большое количество УДФ-глюкозы, которая идет на синтез компонентов клеточных стенок ксилемных элементов. Снижение активности СС в ксилеме 40-летних растений обычной березы, вызванное погодными условиями в июле, вероятно, способ-

Рис. 4. Ткани ксилемы (вверху) и ткани флоэмы (внизу) у 8-летних растений *B. pendula* var. *carelica* безузорчатых (слева) и узорчатых (справа).

Ткани ксилемы препарировали с поверхности древесины ствола после удаления коры, ткани флоэмы отбирали с внутренней поверхности коры. На диаграммах показана активность сахарозосинтазы и содержание крахмала в ксилеме (вверху) и во флоэме (внизу) у растений березы повислой в период камбиального роста (июнь–июль). Представлены средние значения из пяти биологических повторностей; бары – стандартное отклонение.



ствовало накоплению избыточного содержания сахарозы во флоэме, что нашло выражение в резком повышении здесь уровня крахмала.

У растений карельской березы низкая активность СС в ксилеме в период интенсивного вторичного роста может свидетельствовать о низкой акцепторной способности тканей ксилемы и о повышении содержания сахарозы во флоэме. У безузорчатой карельской березы, судя по очень высокому уровню крахмала, содержание сахарозы во флоэме существенно превышало этот показатель у обычной березы, но все же не достигало предела, за которым сахароза перерабатывается в липидные соединения. У узорчатых растений как содержание крахмала в июне, так и увеличение его количества в июле было очень незначительным. Это согласуется с имеющимися данными о том, что в паренхимных клетках проводящей флоэмы узорчатой карельской березы накапливаются вещества липидной природы. Можно предположить, что пониженная активность СС в ксилеме вызывает рост уровня сахарозы во флоэме и камбиальной зоне. Это, в свою очередь, вызывает изменение функционального состояния сахаросенсорных белков клеточных мембран, участвующих в экспрессии генов, и метаболизм клеток переключается на запасание веществ. В результате камбиальные производные вместо водопроводящих и механических элементов ксилемы дифференцируются в клетки запасующей паренхимы, которая является структурной основой узорчатой текстуры древесины карельской березы.

Работа выполнена при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований (№№ 09-04-01643-а, 09-04-90735-моб_ст, 10-04-90834-моб_ст) и проекта Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” (подпрограмма “Биоразнообразие: состояние и динамика”) на 2012–2014 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 144 с.
2. *Novitskaya L.L., Kushnir F.V.* The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth. // *J. Plant Growth Regul.* 2006. V. 25. P. 18–29.
3. *Warren-Wilson J., Warren-Wilson P.M.* Control of tissue patterns in normal development and in regeneration // *Positional Controls in Plant Development* / Eds. Barlow P.W., Carr D.J. Cambridge: Cambridge University Press, 1984. P. 225–280.
4. *Gamalei Yu.V.* Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // *Trees.* 1991. V. 5. P. 50–64.
5. *Koch K.E., Zeng Y.* Molecular approaches to altered C partitioning: genes for sucrose metabolism // *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 2002. V. 127. P. 474–483.
6. *Gibson S.I.* Sugar and phytohormone response pathways: navigating a signaling network // *J. Exp. Bot.* 2004. V. 55. P. 253–264.
7. *Курсанов А.Л.* Транспорт ассимилятов в растениях. Москва: Наука, 1976. 647 с.
8. *Sturm A., Tang G.Q.* The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning // *Trends Plant Sci.* 1999. V. 4. P. 401–407.
9. *Coleman H.D., Samuels A.L., Guy R.D., Mansfield S.D.* Perturbed lignification impacts tree growth in hybrid poplar – a function of sink strength, vascular integrity, and photosynthetic assimilation // *Plant Physiol.* 2008. V. 148. P. 1229–1237.
10. *Amor Y., Haigler C.H., Johnson S., Wainscott M., Delmer D.P.* A membrane-associated form of sucrose synthase and its potential role in synthesis of cellulose and callose in plants // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1995. V. 92–93. P. 53–57.
11. *Winter H., Huber U.* Regulation of sucrose metabolism in higher plants: localization and regulation of activity of key enzymes // *Crit. Rev. Plant Sci.* 2000. V. 19. P. 31–67.
12. *Ruan Y.L., Llewellyn D.J., Furbank R.T.* Suppression of sucrose synthase gene expression represses cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development // *Plant Cell Online.* 2003. V. 15. P. 952–964.
13. *Asano T., Kunieda N., Omura Yu., Ibe H., Kawasaki T., Takano M., Sato M., Furuhashi H., Mujin T., Takaiwa F., Wu Ch., Tada Yu., Satozawa T., Sakamoto M., Shimada H.* Rice SPK, a calmodulin-like domain protein kinase, is required for storage product accumulation during seed development. Phosphorylation of sucrose synthase is a possible factor // *Plant Cell.* 2002. V. 14. P. 619–628.
14. *Kladnik A., Chamusco K., Chourey P.S., Dermastia M.* *In situ* detection of programmed cell death in the maize caryopsis // *Period. Biol.* 2005. V. 107. P. 11–16.
15. *Xu D.P., Sung S.J.S., Loboda T., Kormanik P.P., Black C.C.* Characterization of sucrolysis via the uridine diphosphate and pyrophosphate-dependent sucrose synthase pathway // *Plant Physiol.* 1989. V. 90. P. 635–642.
16. *Плешков Б.П.* Колориметрический метод определения крахмала в листьях // *Практикум по биохимии растений.* Москва: Колос, 1985. С. 129–131.
17. *Coleman H.D., Yan J., Mansfield S.D.* Sucrose synthase affects carbon partitioning to increase cellulose production and altered cell wall ultrastructure // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2009. V. 106. P. 13 118–13 123.
18. *Coleman H.D., Beamish L., Reid A., Park J.-Y., Mansfield S.D.* Altered sucrose metabolism impacts plant biomass production and flower development // *Transgenic Res.* 2010. V. 19. P. 269–283.
19. *Антонова Г.Ф.* Рост клеток хвойных. Новосибирск: Наука, 1999. 232 с.
20. *Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А.* Структурные аномалии стебля древесных растений. Москва: МГУЛ, 2003. 280 с.

21. Fukao T., Kennedy R.A., Yamasue Y., Rumpho M.E. Genetic and biochemical analysis of anaerobically induced enzymes during seed germination of *Echinochloa crus-galli* varieties tolerant and intolerant of anoxia // J. Exp. Bot. 2003. V. 54. P. 1421–1429.
22. Haigler C.H., Ivanova-Datcheva M., Hogan P.S., Salnikov V.V., Hwang S., Martin K., Delmer D.P. Carbon partitioning to cellulose synthesis // Plant Mol. Biol. 2001. V. 47. P. 29–51.
23. Barratt D.H., Derbyshire P., Findlay K., Pike M., Wellner N., Lunn J., Feil R., Simpson C., Maule A.J., Smith A.M. Normal growth of *Arabidopsis* requires cytosolic invertase but not sucrose synthase // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2009. V. 106. P. 13124–13129.
24. Gerber L., Zhang B., Roach M., Rende U., Gorzdas A., Kumar M., Burgert I., Niittylla T., Sundberg B. Deficient sucrose synthase activity in developing wood does not specifically affect cellulose biosynthesis, but causes an overall decrease in cell wall polymers // New Phytol. 2014. V. 203. P. 1220–1230.
25. Tuskan G.A., Difazio S., Jansson S., Bohlmann J., Grigoriev I., Hellsten U., Putnam N., Ralph S., Rombauts S., Salamov A. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray) // Science. 2006. V. 313. P. 1596–1604.
26. An X., Chen Zh., Wang J., Ye M., Ji L., Wang J., Liao W., Ma H. Identification and characterization of the *Populus* sucrose synthase gene family // Gene. 2014. V. 539. P. 58–67.
27. Галибина Н.А., Целищева Ю.Л., Андреев В.П., Софронова И.Н., Никерова К.М. Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев березы повислой // Уч. записки ПетрГУ. Сер. Естественные и технические науки. 2013. № 4. С. 7–13.
28. Галибина Н.А., Теребова Е.Н. Физико-химические свойства клеточных стенок тканей ствола деревьев *Betula pendula* Roth. // Уч. записки ПетрГУ. Сер. Естественные и технические науки. 2014. № 4. С. 19–25.
29. Andersson-Gunneras S., Mellerowicz E.J., Love J., Segerman B., Ohmiya Y., Coutinho P.M., Nilsson P., Henrissat B., Moritz T., Sundberg B. Biosynthesis of cellulose-enriched tension wood in *Populus*: global analysis of transcripts and metabolites identifies biochemical and developmental regulators in secondary wall biosynthesis // Plant. 2006. V. 45. P. 144–165.
30. Nilsson R., Bernfur K., Gustavsson N., Bygdell J., Wingsle G., Larsson C. Proteomics of plasma membranes from poplar trees reveals tissue distribution of transporters, receptors, and proteins in cell wall formation // Mol. Cell. Proteomics. 2010. V. 9. P. 368–387.