

ПРИРОДА

№ 3, 2005 г.

Л.Л. Новицкая, Ф.И. Кушнир

Узорчатая древесина карельской березы

© “Природа”

Использование и распространение этого материала
в коммерческих целях
возможно лишь с разрешения редакции



Сетевая образовательная библиотека “VIVOS VOCO!”
(грант РФФИ 03-07-90415)

vivovoco.nns.ru
vivovoco.rsl.ru
www.ibmh.msk.su/vivovoco

Узорчатая древесина карельской березы



Л.Л.Новицкая, Ф.В.Кушнир

Внимание ученых биологических и медицинских специальностей к изучению структурно-функциональных нарушений клеток, тканей и органов у животных и человека оправдано, поскольку это позволяет разработать стратегию лечения многих заболеваний. Интерес к аномалиям роста и развития растений не столь велик и касается в основном отклонений от нормы у однолетних культурных растений. Между тем и у древесных растений существует немало структурных нарушений, многие из которых затрагивают развитие осевых органов дерева (побегов, ветвей, ствола). Их всестороннее изучение не менее важно по следующим причинам. Во-первых, любое отклонение от нормы позволяет глубже и всесторонней понять механизм нормального процесса, что в дальнейшем дает возможность более эффективно управлять им. Во-вторых, формирование структурных аномалий ствола часто становится причиной снижения общей продуктивности древесного растения и качества древесины. В-третьих, возникновение многих экзогенных и эндогенных аномалий связано с загрязнением окружающей среды промышленными отходами, пе-

© Новицкая Л.Л., Кушнир Ф.В., 2005



Людмила Людвиговна Новицкая, доктор биологических наук, заведующая лабораторией физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского научного центра РАН. Занимается изучением аномального роста и развития древесных растений.



Федор Васильевич Кушнир, сотрудник той же лаборатории. Автор технических разработок по постановке экспериментов и всех представленных в статье фотографий.

стицидами, радиоактивными веществами, и соответственно древесные растения могут служить индикаторами таких загрязнений. Наконец, в-четвертых, отклонение от нормального роста и развития осевых органов часто связано с изменением текстуры древесины и, таким образом, открывает пути для изучения закономерностей ее формирования.

Пожалуй, одна из самых распространенных в природе аномалий древесины — так называемый синдром ямчатости стебля [1], а самое яркое и известное проявление этого синдрома — узорчатая древесина карельской березы. Внешне ямчатость проявляется в виде разной формы и размеров углублений на поверхности древесины, которым



Поперечные спилы и поверхность древесины стволов обычной березы (слева) и карельской.

на внутренней стороне коры соответствуют аналогичные выступы. Помимо карельской березы существует немало и других примеров: ямчатость формируется у клена с текстурой «птичий глаз», на наростах на стволах и ветвях сосны обыкновенной, в комлевой части стволов березы повислой, у граба, ольхи серой и черной. Регулярные, но часто еле заметные углубления можно обнаружить на поверхности древесины орешника лесного, или лещины. Лещиновидная древесина sporadически появляется как у хвойных, так и лиственных пород, что делает их древесину ценным сырьем для изготовления музыкальных инструментов, известным в мире под названием «Hazel wood».

Синдром ямчатости стебля может развиваться по разным причинам: в результате вирусных заболеваний у плодовых деревьев и винограда, в зоне несовместимых прививок или в зонах заживления механических повреждений, под действием радиоактивного излучения и т.д. По характеру микроструктурных изменений трудно установить, что именно их вызвало; независимо от причины у разных видов древесных растений происходят одни и те же изменения — меняется строение проводящих тканей дерева. Этот структурно-функциональный комплекс состоит из флоэмы, которая обеспечивает передвижение продуктов фотосинтеза из листьев к местам их потребления, и ксилемы, по которой осуществляется ток воды и растворенных в ней минеральных веществ. Обе ткани формируются в результате деятельности одной меристемы — камбия, центростремительные производные которого дифференцируются в элементы ксилемы, а центробежные — в элементы флоэмы. Движение веществ происходит вдоль оси ствола и по его радиусу. В первом случае растворы движутся по вытянутым в вертикальном на-

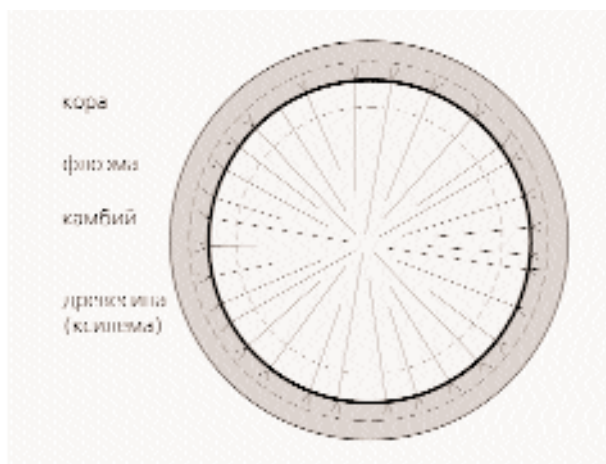
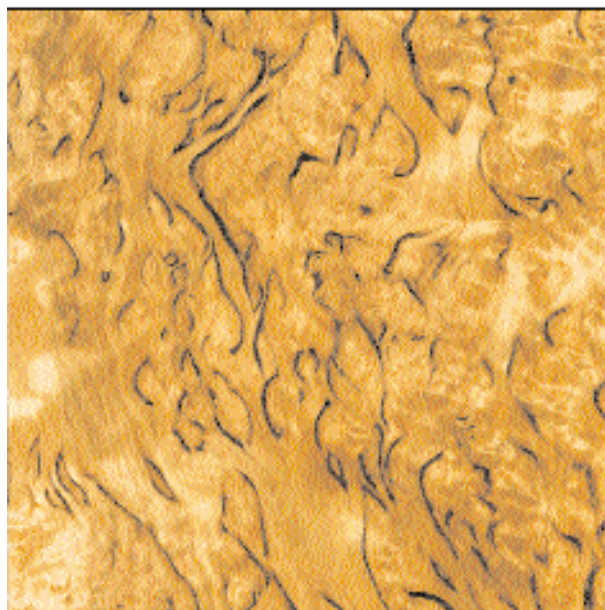


Схема расположения тканей в стволе дерева.

Вертикально ориентированный спил узорчатой древесины карельской березы.



правлении членикам сосудов — трахеидам ксилемы и ситовидным трубкам флоэмы (осевые элементы), во втором — по радиально вытянутым клеткам лучей, пронизывающих обе эти ткани.

При ямчатости стебля количество лучей увеличено, к тому же они расширены за счет увеличения числа и размеров составляющих их клеток. Лучи сливаются между собой и образуют скопления слабодифференцированных паренхимных клеток, основная функция которых — кратковременное или длительное запасаение веществ. Все это сопровождается нарушением ориентации осевых структурных элементов, и древесина становится свилеватой. В зонах лучевых аномалий наблюдается локальное ингибирование радиального прироста древесины. Ярче всего это проявляется у карельской березы, у лещины же течение процесса не столь выражено и внешне слабо заметно.

Пытаясь раскрыть биохимические механизмы, определяющие микроструктурные отклонения от нормы, большинство специалистов исходит из того, что любым морфологическим преобразованием клеток и тканей предшествуют изменения в обмене веществ. До недавнего времени все объяснялось лишь действием фитогормонов: формирование лучевых аномалий связывали с активностью ауксинов [2], а закладку новых радиальных лучей — ауксинов и этилена [3]. Повышенный интерес исследователей к фитогормонам, видимо, затмил результаты других специалистов, занимающихся изучением регуляторов роста и развития растений негормональной природы [4].

Целью наших исследований было найти ключевое звено в индукции лучевых аномалий у древесных растений. Мы обратили внимание на то, что именно в соке клена и березы, которые способны к образованию декоративной узорчатой древесины, содержатся наиболее высокие, по сравнению со всеми другими известными древесными породами деревьев, концентрации сахарозы [5]. В Канаде из сока клена сахарного даже получают знаменитый кленовый сироп, а у нас по весне собирают березовый сок.

Как известно, сахароза — конечный продукт фотосинтеза и важнейшая транспортная форма углеводов в растениях. Иными словами, у многих растений образующиеся при фотосинтезе углеводы в виде сахарозы поступают из зеленых листьев к местам их потребления — в семена, корни, клубни и луковицы, где превращаются в крахмал или инулин. У древесных растений основной потребитель сахарозы — камбиальная зона. В период роста раствор сахарозы поступает сюда по ситовидным трубкам проводящей флоэмы.

В качестве основных объектов исследования мы выбрали растения березы, отличающиеся по текстуре древесины — обычную березу повислую (*Betula pendula* var. *pendula*) с типичной для нее прямослойной древесиной и карельскую березу

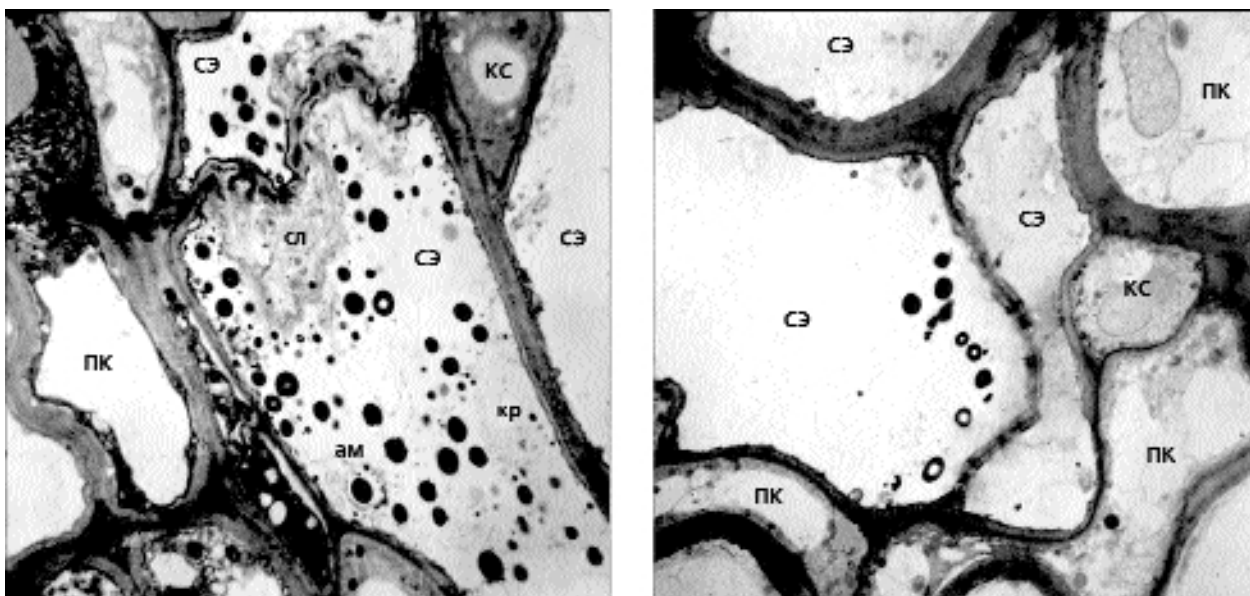
(*B. pendula* var. *carelica*) с узорчатой древесиной ствола. На поперечном спиле рисунок древесины карельской березы образуется за счет сочетания темноокрашенных включений прослоек паренхимных клеток в виде точек, «птичек» и запятых и перламутрового блеска, обусловленного свилеватостью осевых элементов.

Электронно-микроскопический анализ проводящей флоэмы карельской березы в зонах структурных аномалий ствола позволил обнаружить здесь участки с повышенным содержанием транспортной сахарозы. Полости ситовидных элементов были буквально забиты крахмалом, в который обычно превращается избыток сахарозы. Более того, в других клетках проводящей флоэмы в этих зонах накапливалось значительное количество питательных веществ, связанных с сахарозой через систему метаболических реакций (липиды, фенолы).

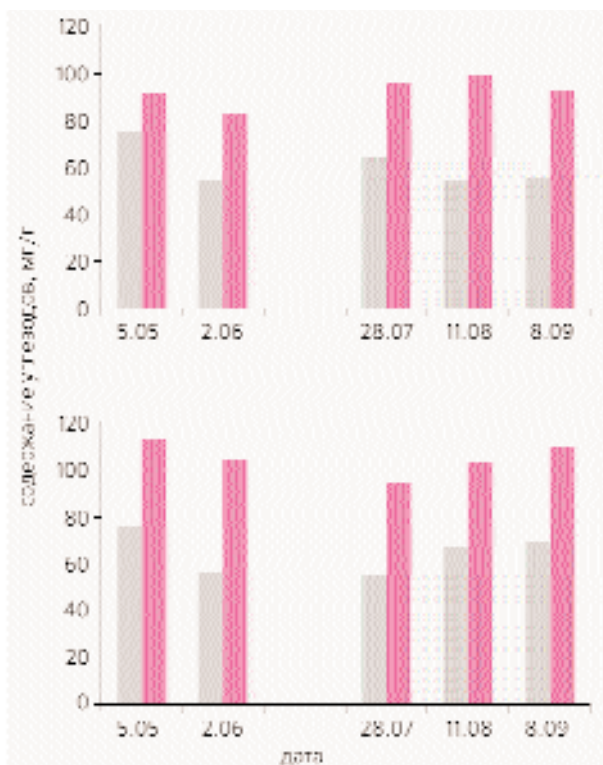
Вне специализированных транспортных каналов (ситовидных трубок флоэмы) сахароза распадается с образованием глюкозы и фруктозы. Сравнив суммарное содержание глюкозы, фруктозы и сахарозы в коре ветвей и ствола обычной и карельской берез, мы обнаружили, что в течение периода роста деревьев более всего сахаров содержит кора карельской березы. Логично было предположить, что сахароза играет важную роль в развитии аномалий ствола карельской березы [6, 7]. Для проверки гипотезы были придуманы различные экспериментальные подходы, с помощью которых можно было бы нарушить транспорт сахарозы и, соответственно, создать зоны ее избыточного содержания. Особый интерес представляли эксперименты на растениях обычной березы повислой, для которой в норме нехарактерно развитие узорчатой древесины.

В одних случаях на стволах березы мы удаляли небольшие участки коры, включая проводящую флоэму и камбий, а ствол в зоне ранения обматывали водонепроницаемым материалом, чтобы избежать высыхания обнаженной поверхности древесины. В созданном таким образом раневом окошке происходила регенерация поврежденных тканей, и можно было изучить закладку, структуру и деятельность вновь образованного (раневого) камбия в зонах, обладающих высокой аттрагирующей (притягивающей к себе вещества) способностью [8]. Возникшие структурные аномалии в раневой древесине обычной березы оказались сходными с узорчатой древесиной карельской березы, однако происходило это лишь на начальных этапах деятельности раневого камбия, по мере зарастания раны строение тканей постепенно восстанавливалось.

Те же эксперименты, но проведенные на слабоузорчатых растениях карельской березы, привели к тому, что узорчатость стала более выраженной не только в зоне бывших раневых окошек, но и между ними.

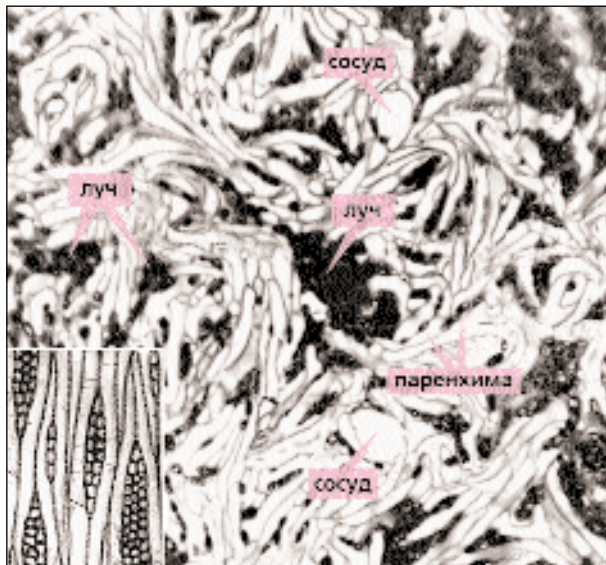


Фрагменты проводящей флоэмы карельской березы (слева) и обычной. Увел. 1500. ам — амилопласт, кр — крахмал, КС — клетка-спутник, лк — липидные капли, ПК — паренхимная клетка, сл — слизевого компонента содержимого ситовидной трубки, СЭ — ситовидный элемент.



Содержание углеводов (глюкозы, фруктозы и сахарозы) в коре ветвей (вверху) и ствола карельской березы (цветные столбики) и обычной.

Другая серия экспериментов была направлена на создание зон избыточного содержания сахара. Для этого ствол взрослых (15-летних) и молодых (двух-, трехлетних) растений обычной березы сильно перетягивали, причем молодые деревья выращивались в условиях фитотрона при режимах освещения, температуры и влажности, способствующих интенсивному развитию листьев. И в том, и в другом случаях над перетяжкой формировался наплыв тканей, но на взрослых деревьях, росших в естественных условиях, он был менее выражен, чем на интенсивно растущих молодых растениях с мощно развитым листовым аппаратом. Соответственно и степень ямчатости в зонах над перетяжками у молодых растений была намного сильнее. Поверхность древесины у них была покрыта типичными для синдрома ямчатости стебля точковидными и желобковидными углублениями. Более того, в данном случае впервые удалось у обычной березы индуцировать развитие всего комплекса структурных отклонений в строении древесины, характерных для карельской березы — появились темноокрашенные включения паренхимных прослоек, общая свилеватость тканей и сопровождающий ее перламутровый блеск. Разница в результатах эксперимента на молодых и взрослых деревьях вполне объяснима: хорошо развитый листовый аппарат в условиях специально подобранного светового режима фитотрона, очевидно, был источником



Микрофотография поперечного среза раневой свилеватой древесины обычной березы. Увел. 100. В нижнем левом углу для сравнения приведен фрагмент нормально ориентированных элементов древесины обычной березы на поперечном срезе.

большого количества сахарозы, поступавшей в стволы молодых растений. По-видимому, для развития древесины по типу карельской березы имеет значение соотношение кроны дерева и его осевых органов. Подтверждение тому мы нашли в литературе и в результатах исследований, специально проведенных в нашей лаборатории. Действительно, у карельской березы на единицу массы ствола приходилась большая масса и площадь листьев, чем у березы с обычным строением тканей [9].

Казалось бы, приведенные примеры в той или иной степени уже свидетельствовали о влиянии сахарозы на формирование структурных анома-

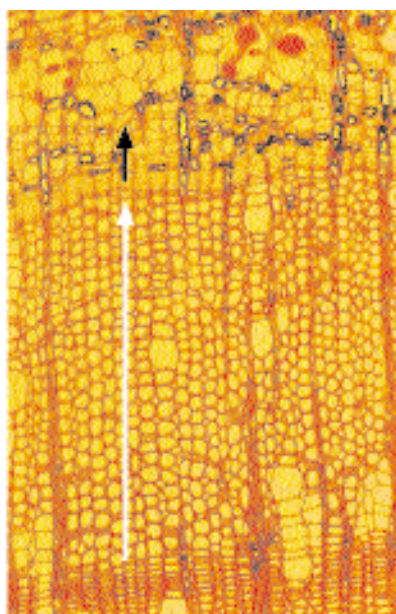


Поперечный спил ствола слабоузорчатой карельской березы в зоне раневых окошек через два года после ранения.

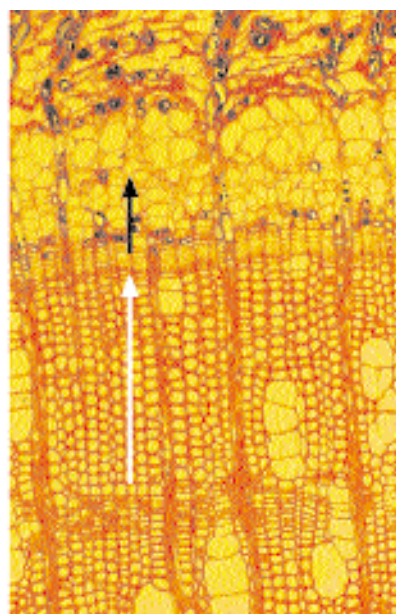
лий ствола. Однако это было лишь косвенным подтверждением нашей основной гипотезы. Необходимо было получить прямые доказательства того, что разные концентрации сахарозы могут индуцировать разные пути развития тканей. Для этих целей в 2002 г. был разработан новый эксперимент, схема которого заключалась в следующем [10, 11]. На стволе березы по окружности ствола в виде длинных узких полосок вырезали наружные слои коры, оставляя нетронутыми зону проводящей флоэмы и камбий. После удаления коры ствол в зоне ранения быстро изолировали водонепроницаемым материалом. В созданные таким образом камеры регенерации с помощью шприца вводили растворы сахарозы возрастающей концентрации (от 0% до 20%). Интенсивная транспирация листьев в период роста дерева обеспечивала всасывание растворов внутрь ствола. При низких концентрациях сахарозы происходит в основном формирование элементов ксилемы; с повышением концентрации во вновь сформированных тканях доля слоев ксилемы (древесины) снижается, но увеличивается доля

Стволики трехлетних растений обычной березы после перетяжки тканей. Слева направо: зона перетяжки, где видны следы от сжимавшей ствол проволоки; поперечный спил древесины в зоне наплыва над перетяжкой; поверхность древесины под снятой корой в зоне перетяжки. Стрелкой обозначена древесина, сформированная до помещения растения в фитотрон.





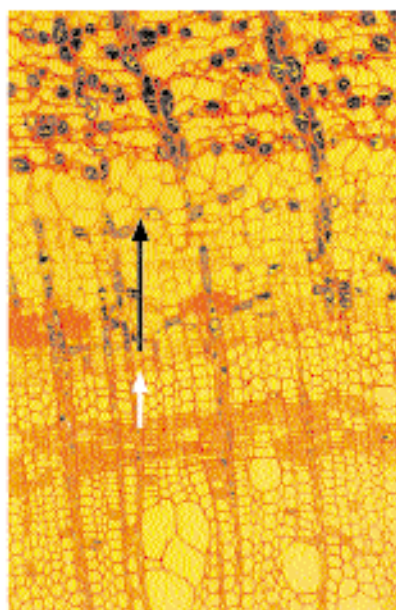
0 %



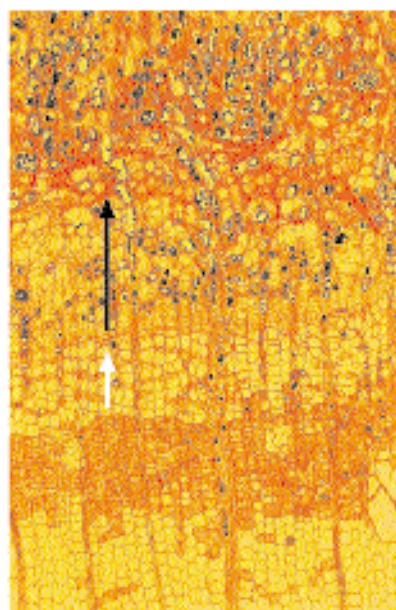
1 %



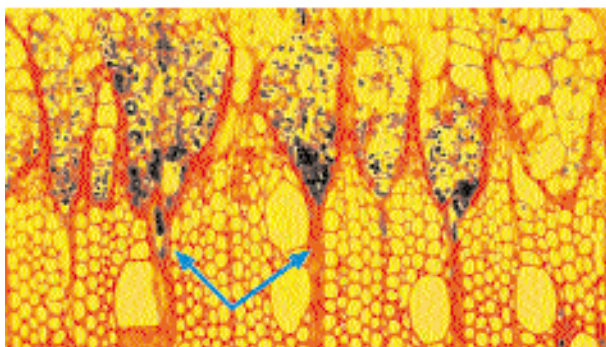
2.5 %



5 %



10 %



20 %

Введение раствора сахара в камеру регенерации и поперечные срезы тканей, сформированных после введения растворов сахара разной концентрации. Увел. 100. Белыми стрелками показаны слои ксилемы, черными — флоэмы, синими — радиальные лучи.

элементов флоэмы (коры). Все это происходит на фоне возрастания количества лучей. Наконец, при введении 20% раствора сахарозы наблюдается сильное увеличение количества и размеров клеток лучей, а также слияние лучей с образованием сплошного слоя паренхимных клеток.

Таким образом, было получено экспериментальное подтверждение того, что повышение концентрации сахарозы в камбиальной зоне ведет к ингибированию приростов древесины и преимущественному образованию элементов коры. Результатом локального повышения концентрации сахарозы будет ямчатое углубление на поверхности древесины, заполненное соответствующим ему выступом коры. Была установлена связь и между высокими концентрациями сахарозы и развитием аномалий лучей, результатом чего становилась прослойка паренхимных клеток. В целом по результатам многовариантных опытов с введением в ствол растворов сахарозы были установлены уровни и ритмы изменений ее концентрации, вызывающие переход камбиальной активности от обычной для березы повислой к той, которая характерна для карельской березы.

Безусловно, узорчатая древесина карельской березы — лишь частное проявление синдрома ямчатости стебля у древесных растений. Тем не менее есть все основания предполагать, что вывод о морфогенетической роли сахарозы в развитии тканей ствола распространяется и на другие примеры ямчатости стебля, т.е. имеет общебиологическое значение.

* * *

В последние годы значительно увеличилось число работ, посвященных регулирующей роли сахаров в росте и развитии растений. Особенно

большие успехи были достигнуты в области молекулярной биологии. Теперь сахара принято рассматривать как важные сигнальные молекулы, влияющие на многие гены растительного организма. Этим вопросам посвящен ряд крупных обзоров [например, 12—16]. На травянистых видах продемонстрирован высокий потенциал к изменению программы развития растений в ответ на снабжение сахарами, в первую очередь сахарозой и глюкозой. Установлена роль глюкозы в индукции и поддержании клеточных делений, тогда как участие сахарозы оказалось очень важным в регуляции перехода от роста делением клеток к росту клеточным растяжением и формированию запасующих клеток и тканей. Регуляция обмена веществ и развития растений химическими аналогами сахарозы — палатинозой и туранозой — также подтверждает регуляторную роль сахарозы.

В заключение заметим, что полученные данные позволяют провести интересную аналогию между растительными и животными организмами. Как мы теперь знаем, одно из основных правил здоровья гласит — лучше недоесть, чем переест. Расплатой за переядание становится нарушение обмена веществ и, как следствие, нарушение структуры и функций тканей и органов организма. Карельская береза подтверждает, что это правило распространяется не только на человека и животных, но и на растения. Избыток питательных веществ (сахарозы) в тканях ствола карельской березы оборачивается нарушением их структуры и функций. В результате формируется очень красивая, но все же аномальная древесина. ■

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Проект № 02-04-49866.

Литература

1. Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2003.
2. Щетинкин С.В. Гистогенез узорчатой древесины березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl. и *Betula pendula* Roth) // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Воронеж, 1988.
3. Lev-Yadun S., Aloni R. // Bot. Rev. 1995. V.61. P.45—84.
4. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М., 1983.
5. Филиппович Ю.Б. Основы биохимии. М., 1999.
6. Новицкая Л.Л. // Ботан. журн. 1997. Т.82. №9. С.61—66.
7. Новицкая Л.Л. // Лесоведение. 1999. №4. С.67—70.
8. Novitskaya L.L. // Trees: Structure and Functions. 1998. V.13. №2. P.74—79.
9. Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. СПб., 2004.
10. Новицкая Л.Л., Кушнир Ф.В. Влияние различных концентраций сахарозы на формирование запасующих тканей ствола древесных растений // Тез. докл. V съезда Об-ва физиологов растений России и Международ. конф. «Физиология растений — основа фитобиотехнологии». Пенза, 2003. С.106.
11. Novitskaya L., Kushnir F., Nikolaeva N. // Acta physiol. plantarum. 2004. V.26. №3 Suppl. P.41.
12. Koch K.E. // Annual Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol. 1996. V.47. P.509—540.
13. Smeekens S. // Annual Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol. 2000. V.51. P.49—81.
14. Pego J.V., Kortstee A.J., Huijser G., Smeekens S.C.M. // J. Exptl Bot. 2000. V.51. P.407—416.
15. Rolland F., Moore B., Sheen J. // The Plant Cell. 2002. №14. P.185—205.
16. Gibson S.I. // J. Exptl Bot. 2004. №55. P.253—264.