

МЕХАНИЗМЫ НОРМАЛЬНОГО И ПАТОЛОГИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ТКАНЕЙ

УДК 581.143.32

ИЗМЕНЕНИЕ ЧАСТОТЫ И ЛОКАЛИЗАЦИИ АНТИКЛИНАЛЬНЫХ ДЕЛЕНИЙ В КАМБИАЛЬНОЙ ЗОНЕ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ ПОД ВЛИЯНИЕМ САХАРОЗЫ

© 2018 г. Т. В. Тарелкина^{а, *}, Л. Л. Новицкая^а

^аИнститут леса Карельского научного центра РАН, ФИЦ Карниц РАН
185910 Петрозаводск, Пушкинская ул., д. 11, Россия

*E-mail: karelina.t.v@gmail.com

Поступила в редакцию 06.10.2017 г.

Работа является продолжением серии экспериментов по исследованию роли сахарозы в формировании узорчатой древесины у карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*). Целью настоящего исследования было изучение роли сахарозы в регуляции делений клеток камбия. В ткани ствола обычной березы повислой вводили растворы сахарозы различной концентрации, используя разработанную ранее методику. Микроскопический анализ образцов, отобранных через 28 дней после начала эксперимента, показал, что повышение концентрации сахарозы в экзогенном растворе вызвало увеличение частоты антиклинальных делений клеток камбиальной зоны. Кроме того, в вариантах с высокими концентрациями сахарозы (10% и 20%) зона, в которой происходили антиклинальные деления, была значительно шире, чем в вариантах с меньшими концентрациями: антиклинальные деления наблюдались не только со стороны флоэмы, но и со стороны ксилемы и на более значительном удалении от лучей. Сопоставление полученных результатов с результатами предыдущих экспериментов показало, что увеличение частоты антиклинальных делений камбиальных клеток в вариантах с 10% и 20% растворами сахарозы совпадает с усилением паренхиматизации тканей в этих вариантах. Данные по локализации делений в пределах камбиальной зоны указывают на то, что морфогенез проводящих тканей березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) в эксперименте с введением растворов сахарозы, очевидно, идет по тому же пути, что и в стволе карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*). Представленные в настоящей статье данные согласуются с высказанным ранее предположением о том, что формирование узорчатой древесины по типу карельской березы происходит в связи с повышением уровня сахарозы в тканях ствола.

Ключевые слова: *Betula pendula*, аномальная камбиальная активность, антиклинальные деления, паренхима

DOI: 10.1134/S0475145018010044

ВВЕДЕНИЕ

Широкую известность в мире имеет одна из форм березы повислой — карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica*), обладающая узорчатой древесиной с высокими эстетическими свойствами. Рисунок древесины карельской березы образуется благодаря наличию темноокрашенных включений паренхимной ткани. Чем больше включений паренхимы приходится на единицу площади спила, тем более насыщенным является узор (Novitskaya et al., 2016a).

Большинство авторов, занимавшихся исследованием процесса формирования древесины карельской березы, сходятся во мнении, что развитие структурных аномалий ствола у этой породы происходит вследствие нарушения регуляции камбиальной активности (Яковлев, 1949; Алексева, 1962; Любавская, 1978; Барильская, 1979; Щетин-

кин, 1987; Velling et al., 2000; Коровин и др., 2003; Новицкая, 2008). В ряде работ было установлено, что вместо периклинальных делений, доминирующих при нормальной работе камбия, клетки камбиальной зоны карельской березы преимущественно делятся антиклинальными и поперечными перегородками (Барильская, 1979; Щетинкин, 1987; Коровин и др., 2003). Нарушение ориентации делений, в свою очередь, приводит к увеличению доли лучевой и аксиальной паренхимы в ксилеме и формированию аномалий.

Было выдвинуто несколько гипотез относительно метаболических причин аномального морфогенеза проводящих тканей карельской березы. В качестве возможного индуктора аномальной камбиальной активности рассматриваются различные фитогормоны (Ahokas, 1985; Щетинкин, 1987; Naujoks et al., 2017), а также сахароза (Новицкая, 1997, 2008; Галибина и др., 2015а, б; Novitskaya et al.,

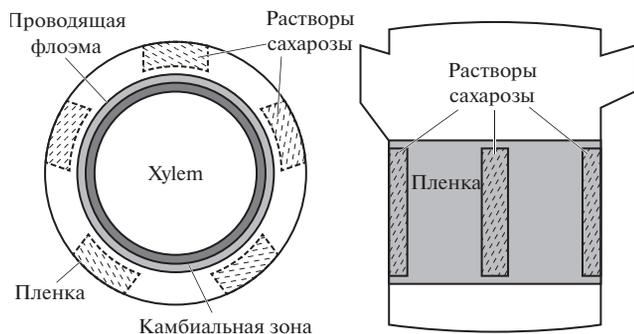


Рис. 1. Схема расположения камер с растворами сахаразы на стволе, радиальная и фронтальная проекция.

2016a, b). Сахароза является основной транспортной формой фотоассимилятов у древесных растений умеренной зоны (Zimmermann, Ziegler, 1975; Turgeon, Wolf, 2009); в период активного камбиального роста это практически единственный сахар, который обнаруживается во флоэмном экссудате березы повислой (*Betula pendula* Roth) (Колесниченко, 1985). В настоящее время сахароза рассматривается не только как субстрат для обеспечения биохимических реакций в клетках камбиальной зоны, но и как сигнальная молекула, оказывающая влияние на экспрессию генов (Horacio, Martinez-Noel, 2013). В ряде работ обсуждается роль сахаразы в регуляции камбиальной активности и дифференциации камбиальных производных (Farrar et al., 2000; Krabel, 2000; Sundberg et al., 2000; Ugglä et al., 2001; Гамалей, 2004).

Проверка гипотезы, согласно которой индуктором аномальной камбиальной активности у березы является высокий уровень сахаразы, была проведена с использованием разработанного нами методического подхода (Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008). Растворы сахаразы различной концентрации вводили в ткани ствола обычной березы повислой с типичной для вида прямослойной древесиной (*B. pendula* var. *pendula*). Было показано, что рост концентрации сахаразы в растворе сопровождался снижением прироста ксилемы и увеличением прироста флоэмы (Novitskaya, Kushnir, 2006). Происходило формирование склеридных комплексов, в норме не встречающихся в проводящей флоэме березы повислой, но типичных для карельской березы (Novitskaya, 2009). Ксилема, сформировавшаяся под влиянием высоких концентраций сахаразы, характеризовалась высоким уровнем паренхиматизации (Novitskaya, Kushnir, 2006), уменьшением числа и размеров сосудов, изменением ориентации проводящих элементов (Tarelkina et al., 2018). Таким образом, сформировавшиеся в процессе эксперимента ткани имели много общих черт с проводящими тканями карельской березы.

Формирование аномалий в стволе карельской березы связано с перестройкой камбиальных делений, поэтому дальнейшее развитие предложенной нами гипотезы предполагает исследование роли сахаразы в регуляции делений клеток камбия. В настоящей работе приведены данные по влиянию различных концентраций сахаразы на частоту и локализацию антиклинальных делений клеток камбиальной зоны березы повислой.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Подбор деревьев. Исследования проводили на 15–20-летних деревьях обычной березы повислой с прямослойной древесиной (*Betula pendula* Roth var. *pendula*). Высота деревьев составляла 10 ± 0.5 м, диаметр ствола на высоте 130 см — 11 ± 0.3 см. Деревья произрастали в одинаковых почвенно-климатических условиях на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН, расположенных в 2 км к югу от г. Петрозаводска ($61^{\circ}45'$ с.ш., $34^{\circ}20'$ в.д.).

Введение растворов. Введение растворов сахаразы в камбиальную зону ствола проводили в соответствии с опубликованной методикой (Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008). На высоте 130 см от земли на стволе намечали 5 вертикально расположенных прямоугольников ($10 * 2$ см) на одинаковом расстоянии друг от друга. В прямоугольниках при помощи прививочного ножа аккуратно удаляли внешние слои коры, оставляя нетронутой небольшую часть непроводящей флоэмы. Проводящая флоэма и камбий оставались неповрежденными. После удаления внешних слоев коры ствол в зоне ранения изолировали водонепроницаемым материалом, в результате чего на стволе получали 5 одинаковых камер (рис. 1). В камеры с помощью шприца вводили растворы сахаразы возрастающей концентрации: 1, 2.5, 5, 10, 20%. Каждый раствор вводили в одну из камер, таким образом, все варианты эксперимента были реализованы на каждом из стволов. Эксперимент проводили в трех биологических повторностях.

Интенсивная транспирация листьев в период роста дерева обеспечивала всасывание растворов внутрь ствола. Растворы ежедневно добавляли, чтобы камера была заполнена целиком. Эксперимент был начат 10 июля и продолжался 28 дней.

Микроскопический анализ. Из средней части камеры вырезали блоки, включающие флоэму, камбиальную зону и ксилему. Образцы фиксировали глутаральдегидом с последующей постфиксацией осмием и заключали в эпон (Уикли, 1975). На ультратоме LKB Ultratome IV (Sweden) изготавливали срезы толщиной 2 мкм, которые окрашивали 1% водным раствором сафранина. Микроскопический анализ проводили на световом микроскопе AxioImager A1 (Karl Zeiss, Germany),

обработку изображений осуществляли при помощи программы ВидеоТест-Морфология 5.0 (ВидеоТест, Россия).

На микрофотографиях поперечных срезов камбиальной зоны определяли число антиклинальных делений путем подсчета недавно сформированных тангентальных клеточных стенок. В каждом варианте эксперимента было обследовано не менее 400 радиальных рядов клеток камбиальной зоны, общая протяженность обследованного камбия составляла 7.5–9 мм. Частоту антиклинальных делений выражали в виде числа недавно произошедших делений на 1000 клеток камбиальной зоны. Помимо этого отмечали, в какой позиции произошло деление относительно флоэмы и относительно ближайшего луча. Таким образом для каждого варианта была составлена карта пространственной локализации недавно произошедших антиклинальных делений.

Статистический анализ. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программы Статистика, версия 10 (СтатСофт, Россия). Оценку достоверности различий между вариантами проводили с применением однофакторного дисперсионного анализа и критерия Тьюки. Все данные на диаграммах представлены как $M \pm SD$, где M – средняя величина, SD – стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во всех вариантах эксперимента камбиальная зона березы была представлена 8–13 слоями веретеновидных и 5–8 слоями лучевых клеток. Несмотря на значительную протяженность обследованного камбия мы не зафиксировали ни одного антиклинального деления в лучевых клетках камбия. Все наблюдаемые антиклинальные деления происходили в веретеновидных клетках камбиальной зоны.

Повышение концентрации сахарозы в экзогенном растворе вызвало увеличение частоты антиклинальных делений клеток камбиальной зоны. В вариантах с высокими концентрациями сахарозы (10, 20%) частота антиклинальных делений была существенно выше по сравнению с вариантами с меньшей концентрацией дисахарида (1–5%) (рис. 2).

Концентрация сахарозы оказывала влияние не только на частоту антиклинальных делений, но и на их пространственную локализацию в пределах камбиальной зоны. При концентрациях до 5% включительно антиклинальные деления наблюдались в основном в части камбиальной зоны, которая прилегает к проводящей флоэме (рис. 3, 4). В вариантах с введением высоких концентраций (10, 20%) зона, в пределах которой происходили антиклинальные деления, расширялась: деления

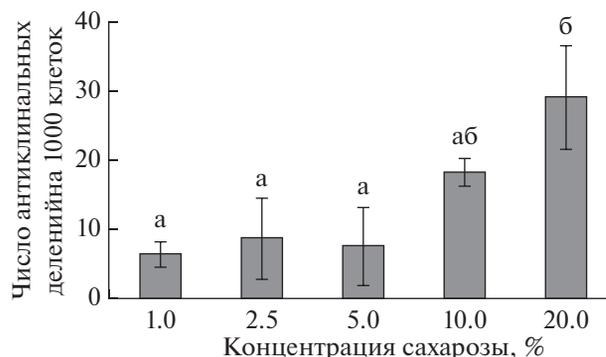


Рис. 2. Частота антиклинальных делений в эксперименте с введением растворов сахарозы в концентрациях 1–20%. Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся значения (критерий Тьюки).

наблюдались как со стороны флоэмы, так и со стороны ксилемы (рис. 3, 4).

Наряду с отмеченными особенностями, изменялся характер распределения антиклинальных делений относительно лучей. Общим для всех случаев было то, что максимальное количество антиклинальных делений происходило в веретеновидных инициалах, непосредственно примыкающих к лучу (рис. 5, 6). При введении в ткани ствола сахарозы в концентрациях 1–5% деления в клетках, удаленных от луча на 1–2 и более радиальных рядов клеток, происходили, как правило, в прилегающей к флоэме части камбиальной зоны (1–3 позиция в радиальном ряду) (рис. 6). В вариантах с введением 10 и 20% растворов сахарозы антиклинальные деления в удаленных от луча рядах были отмечены в более глубоких слоях клеток камбиальной зоны (5–9 позиция в радиальном ряду), т.е. в ксилемной части камбиальной зоны (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

В период завершения ростовой активности камбиальная зона березы повислой насчитывает 4–6 рядов веретеновидных и 2–4 ряда лучевых клеток, а в период покоя количество рядов веретеновидных и лучевых клеток составляет соответственно 1–4 и 1–2 (Барильская, 1979). Из этого можно заключить, что во время отбора образцов камбий исследованных нами деревьев находился в состоянии активной работы.

Известно, что в активном камбии доминируют периклинальные деления клеток; на антиклинальные деления приходится менее 10% всех митозов (Лебедеко, 1970; Catesson, 1994; Lachaud et al., 1999). При этом в веретеновидных клетках камбия антиклинальные деления происходят в 20–500 раз чаще, чем в лучевых клетках (Лебедеко,

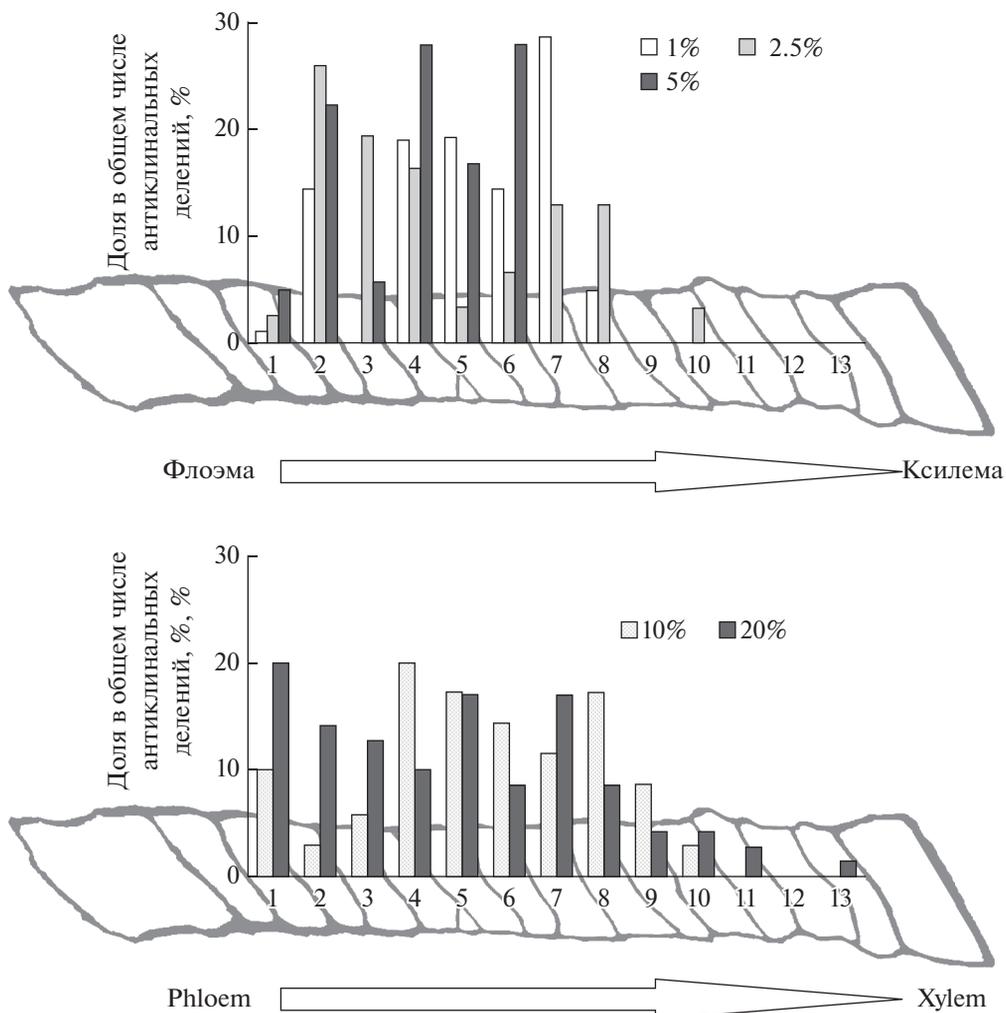


Рис. 3. Гистограммы распределений антиклинальных делений в радиальном ряду флоэма-ксилема. Позиция 1 соответствует ближайшей к флоэме клетке камбиальной зоны.

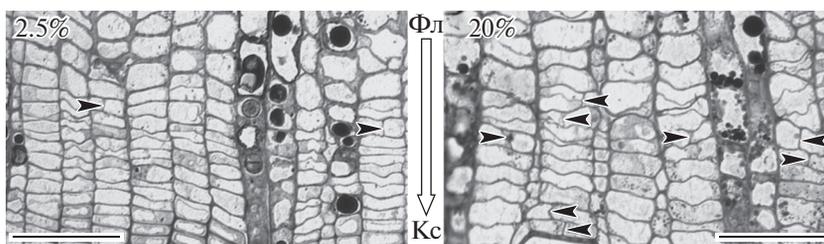


Рис. 4. Локализация антиклинальных делений в камбиальной зоне. Стрелками указаны произошедшие после начала эксперимента антиклинальные деления. 2.5% и 20% – варианты с введением 2.5% и 20% растворов сахарозы соответственно, Фл – флоэма, Кс – ксилема. Отрезок = 50 мкм.

ко, 1970). По-видимому, этим объясняется тот факт, что все отмеченные нами антиклинальные деления происходили в веретеновидных клетках.

Представляет интерес сопоставление результатов, приведенных в настоящей работе, с результатами предыдущих экспериментов по введению

сахарозы в ткани ствола березы повислой. Ранее было показано, что проводящие ткани в вариантах с введением 10% и 20% растворов сахарозы характеризуются более высокой степенью паренхиматизации (Novitskaya, Kushnir, 2006; Новицкая, 2008). Наши новые данные свидетельствуют о

том, что усиление паренхиматизации тканей в этих вариантах совпадает с увеличением частоты антиклинальных делений клеток камбиальной зоны. Известно, что образование тяжей аксиальной паренхимы происходит в результате антиклинальных делений веретеновидных клеток камбия, при этом клеточная пластинка закладывается под углом к оси ствола (Larson, 1994). Из этого можно заключить, что высокие концентрации сахарозы стимулировали деление веретеновидных клеток камбия несколькими наклонными перегородками, в результате чего дифференцировались тяжи аксиальной паренхимы. Следует отметить, что морфогенез проводящих тканей у обычной березы повислой в нашем эксперименте с введением растворов сахарозы имеет сходство с формообразовательными процессами, идущими в стволе карельской березы: в обоих случаях наблюдается повышение частоты антиклинальных делений в камбиальной зоне, которое приводит к увеличению доли паренхимы в составе проводящих тканей.

Сходство в характере деления клеток у карельской березы и у обычной березы при введении сахарозы проявляется также при рассмотрении локализации антиклинальных делений относительно ближайшего луча. У карельской березы формирование аномалий, как правило, приурочено к лучам (Барильская, 1979; Щетинкин, 1987; Коровин и др., 2003). Согласно наблюдениям С.В. Щетинкина, в зоне аномалии веретеновидные инициалы камбия вблизи луча делятся несколькими наклонными перегородками, что ведет к формированию аномальных агрегатных лучей и прослоек аксиальной паренхимы (Косиченко, Щетинкин, 1987; Щетинкин, 1987). В нашем эксперименте наибольшее число антиклинальных делений в камбии березы также было зафиксировано вблизи лучей. Повышение уровня сахарозы в растворе, по-видимому, активизировало радиальный транспорт в лучах, о чем свидетельствует увеличение ширины ксилемных лучей в вариантах с высокими (10% и 20%) концентрациями сахарозы (Tarelkina et al., 2018). Вследствие этого сигнал, индуцирующий антиклинальные деления клеток, более активно транспортировался по лучу из флоэмы в сторону ксилемы, что вызвало увеличение частоты антиклинальных делений в ближайших к лучу клетках камбия.

В настоящее время регуляторные механизмы, контролирующие частоту и локализацию антиклинальных делений в камбии, во многом остаются неясными. Делиться антиклинально могут все клетки камбиальной зоны, включая материнские клетки флоэмы и ксилемы (Larson, 1994). Согласно данным различных авторов, антиклинальные деления материнских клеток ксилемы наблюдаются значительно реже по сравнению с инициалами камбия и материнскими клетками

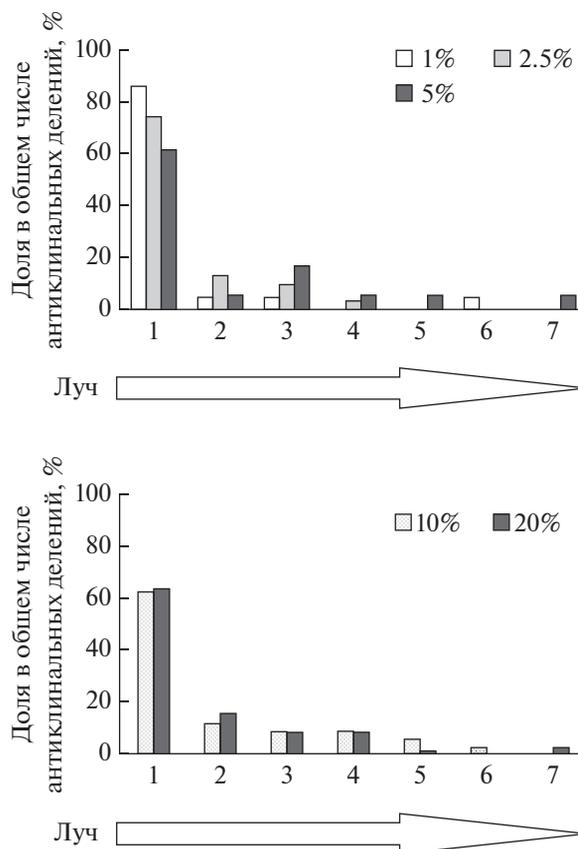


Рис. 5. Гистограммы распределений антиклинальных делений на различном удалении от ближайшего луча. Позиция 1 соответствует ближайшей к лучу клетке камбиальной зоны.

флоэмы (Esau, Cheadle, 1955; Bannan, 1957; Larson, 1994; Schrader et al., 2004; Nilsson et al., 2008). На растениях тополя показано, что более высокая частота антиклинальных делений в инициальном слое камбиальной зоны совпадает с пиком концентрации ауксина (Schrader et al., 2004), что указывает на участие этого гормона в регуляции пространственной локализации антиклинальных делений в пределах камбиальной зоны. Нилссон с соавторами (Nilsson et al., 2008) на мутантных растениях тополя установили, что снижение чувствительности камбиальных клеток к ауксину в результате сверхэкспрессии гена *AUX/IAA*, кодирующего белок-репрессор ауксинового сигнала, вызывает существенное расширение зоны, в которой наблюдаются антиклинальные деления, в сторону ксилемы. По их мнению, ключевым фактором в локализации антиклинальных делений может быть местоположение максимума чувствительности клеток к ауксину, которое, в свою очередь, определяется компонентами системы полярного транспорта гормона.

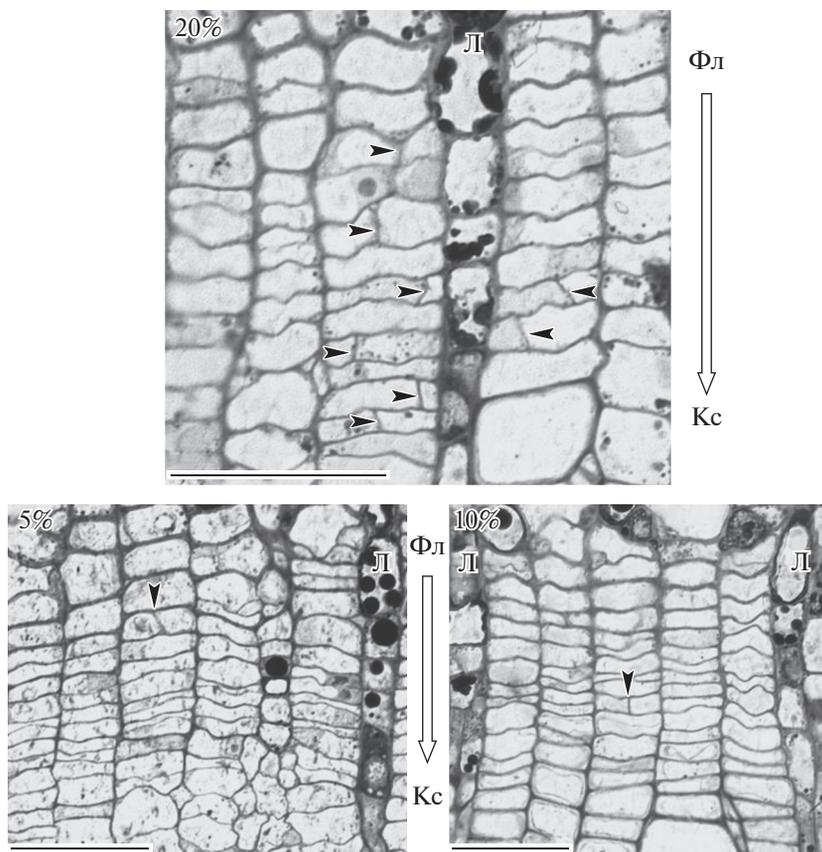


Рис. 6. Локализация антиклинальных делений в камбиальной зоне относительно луча. Стрелками указаны произошедшие после начала эксперимента антиклинальные деления. 5%, 10% и 20% - варианты с введением 5%, 10% и 20% растворов сахарозы соответственно, Фл – флоэма, Кс – ксилема, Л – луч. Отрезок = 50 мкм.

Направление полярного транспорта ауксина зависит от локализации на плазмалемме PIN-белков – межклеточных переносчиков гормона, которые обеспечивают его выход из клетки (Friml, Palme, 2002). На корнях арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) продемонстрировано изменение пространственного распределения PIN-белков под влиянием повышенных уровней глюкозы в среде культивирования, в результате чего изменялось направление транспорта ауксина (Mishra et al., 2009). Глюкоза в камбиальной зоне древесных растений образуется в результате распада сахарозы, катализируемого инвертазами (Sturm, 1999). Ранее мы показали, что при введении растворов сахарозы, ее поступление вглубь тканей ствола сопровождается повышением активности апопластной инвертазы и, значит, ростом уровня глюкозы (Тарелкина и др., 2015). Мы полагаем, что расширение зоны антиклинальных делений в эксперименте с введением сахарозы может быть связано с влиянием глюкозы, образующейся при инвертазном расщеплении сахарозы, на локализацию PIN-белков на плазматической мембране и, соответственно, полярный транспорт ауксина. В пользу данного предположения свидетельствует

факт, что в вариантах с высокими концентрациями сахарозы (10%, 20%) мы наблюдали формирование свилеватой древесины (Tarelkina et al., 2018), которое обычно связывают с нарушением полярного транспорта ауксина (Sachs, Cohen, 1982; Kurczyńska, Hejnowicz, 1991; Zakrzewski, 1991; Aloni et al., 1997).

Изучение семейства PIN-белков в васкулярных тканях стебля показало, что базипетальный транспорт ауксина обеспечивает белок PIN1 (Gälweiler et al., 1998); латеральный транспорт гормона связывают с белком PIN3 (Friml et al., 2002; Bennet et al., 2016). Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что у карельской березы в зоне роста и развития аномальной (узурчатой) древесины экспрессия гена *PIN1* несколько ниже, а экспрессия гена *PIN3* более чем в два раза выше, чем у обычной березы повислой (Новицкая и др., 2017). При этом в проводящих тканях ствола у растений карельской березы с узурчатой древесиной наблюдается намного более высокая активность апопластной инвертазы, по сравнению с обычной березой повислой (Галибина и др., 2015а). Обобщение представленных выше данных позволяет предположить, что в основе

механизма аномального камбиального роста у карельской березы также может лежать влияние глюкозы на локализацию PIN-белков.

Помимо ауксина важную роль в регуляции деятельности камбия играют CLE-пептиды группы В – TDIF (TRACHEARY ELEMENT DIFFERENTIATION INHIBITORY FACTOR) (Додуева и др., 2012, 2014; Ye, Zhong, 2015). Установлено, что при нетипичной экспрессии гена *CLE41* в зоне формирования ксилемы, клеточная пластинка при делении клеток закладывается под различными углами, т.е. происходит замена упорядоченных периклиналильных делений на антиклиналильные (Etchells, Turner, 2010; Etchells et al., 2015; Kucukoglu et al., 2017). Недавно полученные результаты указывают на наличие взаимодействия между ауксиновым и CLE/TDIF сигналингом (Schuetz et al., 2013).

В заключение необходимо отметить, что несмотря на то, что в качестве возможных индукторов аномального морфогенеза при образовании узорчатых древесин часто рассматриваются различные фитогормоны, до настоящего времени эти предположения так и не получили убедительного экспериментального подтверждения. Полученные нами результаты свидетельствуют, что индуктором аномальной камбиальной активности может быть высокий уровень сахарозы. Введение растворов сахарозы в ствол березы повислой вызвало увеличение частоты антиклиналильных делений и изменение их локализации в пределах камбиальной зоны. Представленные в настоящей статье данные согласуются с высказанным ранее предположением о том, что формирование узорчатой древесины по типу карельской березы происходит в связи с повышением уровня сахарозы в тканях ствола. Необходимы дальнейшие биохимические и молекулярно-генетические исследования для установления механизмов аномальной камбиальной активности у древесных растений, включая комплексное изучение анатомо-цитологических особенностей тканей, активности ферментов, метаболизирующих сахарозу, и уровня экспрессии генов, кодирующих белки, участвующие в углеводном, ауксиновом и CLE-пептидном сигналинге. Перспективным в этом отношении является изучение формирования проводящих тканей у карельской березы и в целенаправленных экспериментах, вызывающих структурные аномалии, характерные для этой древесной породы.

Авторы выражают благодарность Д.С. Ивановой за помощь в подготовке срезов для микроскопического анализа образцов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института леса Карельского научного центра РАН, ФИЦ КарНЦ РАН (№ АААА-А17-117011210090-1) и гранта РФФИ (N 16-04-01191_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева А.И. Диагностические признаки древесины карельской березы // Лесной журнал. 1962. № 3. С. 33–37.
- Барильская Л.А. Сравнительный анализ древесины березы повислой и карельской березы: Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ИЛ Кар. ф-л АН СССР, 1979. 157 с.
- Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Красавина М.С. и др. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиология растений. 2015а. Т. 62. № 6. С. 804–813.
- Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Красавина М.С. и др. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиального роста // Физиология растений. 2015б. Т. 62. № 3. С. 410–419.
- Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб: Изд-во СПбГУ, 2004. 424 с.
- Додуева И.Е., Ганчева М.С., Осипова М.А. и др. Латеральные меристемы высших растений: фитогормональный и генетический контроль // Физиология растений. 2014. Т. 61. № 5. С. 611–631.
- Додуева И.Е., Юрлова Е.В., Осипова М.А. и др. CLE-пептиды – универсальные регуляторы развития меристем // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 1. С. 17–31.
- Колесниченко В.М. Динамика содержания и превращения ассимилятов у древесных растений: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Воронеж: ВГУ, 1985. 22 с.
- Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносоев Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2003. 280 с.
- Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты дифференциации и диагностики узорчатой древесины березы карельской // Современные проблемы древесиноведения. Красноярск: Сиб. отделение АН СССР, 1987. С. 27–29.
- Лебеденко Л.А. Деятельность камбия лиственницы в связи с фенотипом // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 47–55.
- Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
- Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 9. С. 61–66.
- Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
- Новицкая Л.Л., Галибина Н.А., Мощенская Ю.Л. и др. Роль полярного транспорта ауксина в регуляции продуктивности древесных растений // Экспериментальная биология растений: Фундаментальные и прикладные аспекты. Судак: ОФР России, ИФР РАН, 2017. С. 245.
- Тарелкина Т.В., Новицкая Л.Л., Галибина Н.А. Содержание растворимых сахаров в тканях ствола березы, ольхи и осины в эксперименте с введением экзогенной сахарозы // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 12. С. 135–142.
- Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. 324 с.
- Щетинкин С.В. Гистогенез узорчатой древесины березы (*Betula pendula* Roth. var. *carelica* Merkl. и *Betula*

- pendula* Roth.): Дис. ... канд. биол. наук. Воронеж: ВГУ, 1987. 169 с.
- Яковлев Ф.С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Известия Карело-Финской Научно-Исследовательской Базы АН СССР. 1949. № 1. 3–19.
- Ahokas H. Cytokinins in the spring sap of curly birch (*Betula pendula* f. *carelica*) and the non-curly form // J Plant Physiol. 1985. V. 118. P. 33–39.
- Aloni R., Alexander J.D., Tyree M.T. Natural and experimentally altered hydraulic architecture of branch junctions in *Acer saccharum* Marsh. and *Quercus velutina* Lam. trees // Trees. 1997. V. 11. P. 255–264.
- Bannan M.W. The relative frequency of the different types of anticlinal divisions in conifer cambium // Can J Bot. 1957. V. 35. P. 875–884.
- Bennett T., Hines G., van Rongen M. et al. Connective auxin transport in the shoot facilitates communication between shoot apices // PLOS Biol. 2016. V. 4. P. 1–33.
- Catesson A-M. Cambial ultrastructure and biochemistry: changes in relation to vascular tissue differentiation and the seasonal cycle // Int J Plant Sci. 1994. V. 155. P. 251–261.
- Esau K., Cheadle V.I. Significance of cell divisions in differentiating secondary phloem // Acta Bot Neerlandica. 1955. V. 4. P. 348–357.
- Etchells J.P., Mishra L.S., Kumar M. et al. Wood formation in trees is increased by manipulating PXY-regulated cell division // Curr Biol. 2015. V. 25. P. 1050–1055.
- Etchells J.P., Turner S.R. The PXY-CLE41 receptor ligand pair defines a multifunctional pathway that controls the rate and orientation of vascular cell division // Development. 2010. V. 137. P. 767–774.
- Farrar J., Pollock C., Gallagher J. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants // Plant Sci. 2000. V. 154. P. 1–11.
- Friml J., Palme K. Polar auxin transport – old questions and new concepts? // Plant Mol Biol. 2002. V. 49. P. 273–284.
- Friml J., Wisniewska J., Benkova E. et al. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis* // Nature. 2002. V. 415. P. 806–809.
- Gälweiler L., Guan C., Müller A. et al. Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue // Science. 1998. V. 282. P. 2226–2230.
- Horacio P., Martinez-Noel G. Sucrose signaling in plants: A world yet to be explored // Plant Signal Behav. 2013. V. 8. P. e23316.
- Krabel D. Influence of sucrose on cambial activity // Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Oxford: BIOS Scientific Publishers Limited, 2000. P. 113–125.
- Kucukoglu M., Nilsson J., Zheng B. et al. WUSCHEL-RELATED HOMEBOX4 (WOX4)-like genes regulate cambial cell division activity and secondary growth in *Populus* trees // New Phytol. 2017. V. 215. P. 642–657.
- Kurczyńska E.U., Hejnowicz Z. Differentiation of circular vessels in isolated segments of *Fraxinus excelsior* // Physiol Plant. 1991. V. 83. P. 275–280.
- Lachaud S., Catesson A-M., Bonnemain J-L. Structure and functions of the vascular cambium // Comptes Rendus Académie Sci. 1999. V. 322. P. 633–650.
- Larson P.R. Vascular cambium: development and structure. Berlin Heidelberg: Springer, 1994. 725 с.
- Mishra B.S., Singh M., Aggrawal P. et al. Glucose and auxin signaling interaction in controlling *Arabidopsis thaliana* seedlings root growth and development // PLoS ONE. 2009. V. 4. P. e4502.
- Naujoks G., Schneck V., Ewald D. 30 Jahre In-vitro-Vermehrung der Braunnasener-Birke // AFZ-DerWald. 2017. № 5. P. 32–35.
- Nilsson J., Karlberg A., Antti H. et al. Dissecting the molecular basis of the regulation of wood formation by auxin in hybrid aspen // Plant Cell. 2008. V. 20. P. 843–855.
- Novitskaya L.L. Effect of sucrose on sclerification of bark cells in *Betula pendula* Roth // Acta Hort. 2009. № 835. P. 117–128.
- 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.
- Novitskaya L., Nikolaeva N., Galibina N. et al. The greatest density of parenchyma inclusions in Karelian birch wood occurs at confluences of phloem flows // Silva Fenn. 2016a. V. 50. № 3. P. 1461–1478.
- Novitskaya L., Nikolaeva N., Tarelkina T. Endogenous variability of the figured wood of Karelian birch // Wulfenia. 2016b. V. 23. P. 175–188.
- Sachs T., Cohen D. Circular vessels and the control of vascular differentiation in plants // Differentiation. 1982. V. 21. P. 22–26.
- Schrader J., Davis J., Mellerowicz E. et al. A high-resolution transcript profile across the wood-forming meristem of poplar identifies potential regulators of cambial stem cell identity // Plant Cell. 2004. V. 16. P. 2278–2292.
- Schuetz M., Smith R., Ellis B. Xylem tissue specification, patterning, and differentiation mechanisms // J. Exp Bot. 2013. V. 64. P. 11–31.
- Sturm A. Invertases. Primary structures, functions, and roles in plant development and sucrose partitioning // Plant Physiol. 1999. V. 121. P. 1–8.
- Sundberg B., Ugglä C., Tuominen H. // Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Oxford: BIOS Scientific Publishers Limited, 2000. P. 169–188.
- Tarelkina T.V., Novitskaya L.L., Nikolaeva N.N. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species // IAWA J. 2018. V. 39. P. 156–176.
- Turgeon R., Wolf S. Phloem transport: cellular pathways and molecular trafficking // Annu Rev Plant Biol. 2009. V. 60. P. 207–221.
- Ugglä C., Magel E., Moritz T. et al. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in *Pinus sylvestris* // Plant Physiol. 2001. V. 125. P. 2029–2039.
- Velling P., Vihera-Aarnio A., Hagqvist R. et al. 2000. Valuable wood as a result of abnormal cambial activity – the case of *Betula pendula* var. *carelica* // Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Oxford: BIOS Scientific Publishers Limited, 2000. P. 377–386.
- Ye Z-H., Zhong R. Molecular control of wood formation in trees // J Exp Bot. 2015. V. 66. P. 4119–4131.
- Zakrzewski J. Effect of indole-3-acetic acid (IAA) and sucrose on vessel size and density in isolated stem segments of oak (*Quercus robur*) // Physiol Plant. 1991. V. 81. P. 234–238.
- Zimmermann M.H., Ziegler H. List of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates // Transport in plants. Vol. 1. New York: Springer-Verlag, 1975. P. 482–503.

Sucrose-Caused Changes in the Frequency and Localization of Anticlinal Divisions in the Cambial Zone of Silver Birch

T. V. Tarelkina^{1,*} and L. L. Novitskaya¹

¹Forest Research Institute, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia

*E-mail: karelina.t.v@gmail.com

Received October 6, 2017

This study continues our previous experiments intended to elucidate the role of sucrose in a patterned wood formation in silver birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica*). The purpose of the study was the investigation of the role of sucrose in the regulation of cell division in the cambial zone. Using an earlier-developed technique, sucrose solutions of different concentrations have been delivered into trunk tissues of silver birch. A microscopic analysis of samples collected 28 days after the beginning of the experiment has shown that an increased sucrose concentration in an exogenous solution causes an increase in the frequency of anticlinal cell divisions in the cambial zone. In the case of high sucrose concentrations (10 or 20%), the zone of anticlinal divisions is significantly wider than in variants with low sucrose concentrations, since anticlinal divisions are observed on both phloem and xylem sides and at a larger distance from rays. A comparison of the obtained results with the previous experiments shows that the increased frequency of anticlinal divisions in cambial cells observed in the case of application of 10 or 20% sucrose solutions coincides with an increased parenchymatization of tissues. A revealed localization of anticlinal divisions within the cambial zone indicates that, in the case of the exogenous sucrose uptake, the morphogenesis of conductive tissues in silver birch (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) occurs in the same way as in Karelian birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica*). Data presented in this paper agree with the earlier hypothesis that the formation of patterned wood similar to that of Karelian birch occurs due to increased sucrose content in trunk tissues.

Keywords: *Betula pendula*, anomalous cambial activity, anticlinal divisions, parenchyma