

ПРО ОСОБЛИВОСТІ ОНТОГЕНЕЗУ БЕРЕЗИ КАРЕЛЬСЬКОЇ І УКРАЇНСЬКОЇ

Висвітлено особливості онтогенетичного розвитку берези карельської та української в умовах Полісся України.

Вступ

При розгляді цієї надзвичайно складної фітобіологічної проблеми завжди перед дослідником постає питання про механізми функціонування та регулювання генного комплексу організму. В залежності від стану генів відбуваються процеси трансформації меристематичних клітин. Вважається, що одні гени бувають в активному стані (“включені”), а інші, навпаки, в пасивному (“виключені”). Завдяки цьому відбуваються процеси формоутворення тіла деревних рослин. Процес поступового перетворення

структурно простої меристематичної тканини в складні різноманітні спеціалізовані комплекси відбувається завдяки диференціації, спеціалізації та морфогенезу. В результаті цих процесів проходять зміни меристематичних клітин та утворення з них тканин, які відрізняються в біохімічних та морфологічних ознаках. Все це протікає завдяки гормональній діяльності тканинних клітин й таким регуляторним явищам як полярність, диференціація та спеціалізація. Необхідно враховувати, що полярність є першим кроком в процесі диференціації [1]. Прийнято вважати, що полярна орієнтація передається від клітини до клітини, тому утворюються морфологічно орієнтовані в одному напрямку комплекси клітин, які переходять до ділення, росту, диференціації та відбувається орієнтація тканин, утворених з цих клітин. Мабуть, якщо в клітині сформувалася полярність, то вона залишається стабільною, а клітини, які виникають з неї, мають цю властивість на протязі онтогенезу.



Фото. Верба звичайна (*Salix fragilis* L.), посаджена 68 років тому з порушенням полярності

Вдалим прикладом (фото), який підтверджує цю особливість, є унікальний дослід з екземпляром верби звичайної (*Salix fragilis* L.). Зростили її 68 років тому доцент О.Л. Барановський і професор Г.Х. Молотківський в ботанічному саду ДАУ (тоді – Житомирський сільськогосподарський інститут) досліджуючи явища полярності у рослин. За весь період цей дослідний зразок верби ламкої, яка зростає до наших днів, добре демонструє своєю морфологічною статуєю і незмінно свідчить про важливість явища полярності у житті рослин. Потворна форма дослідного екземпляра, яка на протязі всього періоду характеризується аномаліями в рості і розвитку, переконливо доводить наявність цього явища і застерігає фітобіологів не ігнорувати його у виробничій практиці. Посадку черенків у ґрунт слід контролювати і проводити морфологічно нижньою стороною (фізіологічно нижній кінець). Тільки у цьому випадку не порушується явище полярності організму рослини і не будуть розвиватися потворні форми.

При аналізі цього процесу завжди слід враховувати, що в основі його лежать генетично зумовлені характерні ознаки клітин меристеми – полярність, фактор інтенсивного поділу і диференціація, тобто перетворення певної частини клітин в інші спеціалізовані тканини. Як видно, одна частина клітин меристеми створює умови (базу) для подальшого їх відтворення, тоді як друга – трансформується в спеціалізовані тканинні комплекси для виконання специфічних життєвих функцій [2].

Отже, суть полярності, диференціації та спеціалізації полягає в тому, що клітини тіла рослин, які до цього були морфологічно подібними, стають різними і починають виконувати специфічні фізіологічні функції. Процес цей є однією із складних загадок фітобіології, а вона ще більше утаємнюється при розгляді питання: як відбувається формування візерункової деревини у берези карельської – *Betula verrucosa* var. *carelica* Soc. й берези української – *B. pendula* var. *ucrainica* Litvak та значно ускладнюється існуючими життєвими формами: високостовбурові, середньостовбурові, низькостовбурові дерева й кущовидні форми.

Пізнання процесів онтогенезу різних деревних порід лісових екосистем має надзвичайно важливе значення для лісівничої теорії та практики. Адже базуючись на цих засадах можна керувати ростом і розвитком деревостанів.

Аналіз досліджень і публікацій

Відомо, що у берези карельської та української в онтогенезі розрізняють первинну і вторинну меристему. Первинна меристема утворюється на початку росту насінного проростка з клітин зародка. Вторинна, як правило, утворюється пізніше, з диференційованих тканин. З первинної меристеми формуються первинні тканини, вторинної – вторинні. У цих деревних порід первинна меристема розташована на верхівках головних і бічних осей та коренів, і за її рахунок вони ростуть в довжину. На самій верхівці як у стебла, так і у кореня розташовані ініціальні клітини, які досить швидко діляться, а нижче розміщені клітини, поділ яких відбувається повільніше. А ще нижче в меристемі виділяють три групи клітин, з яких диференціюються тканини первинного тіла рослин: протодерма або поверхневий шар клітин, які дають початок покривній тканині; прокамбій – видовжені клітини меристеми із загостреними кінцями, з яких утворюються провідні й механічні тканини і вторинна меристема – камбій; основна меристема, з якої формуються основні тканини [3].

Розглядаючи в цілому морфологію всіх життєвих форм берези карельської і української, чітко простежується, що їх тіла добре розвинуті і несуть ознаки структурної і функціональної спеціалізації. Всі морфологічні ознаки добре проявляються, з однієї сторони, в зовнішній організації: розчленування усього тіла на органи (стебло, листки, корінь), а з іншої –

внутрішня його диференціація на різноманітні спеціалізовані категорії клітин, тканин та тканинних систем. Розчленування тіла будь-якого дерева на складові частини і пов'язана з цим розробка типології цих частин – досить логічний та ефективний спосіб вивчення особливостей рослин, який сприяє і висуває на перший план проблему структурної й функціональної спеціалізації окремих органів цих деревних порід. Але при цьому досить важливо не втратити уяву про рослину як єдину цілісно функціонуючу систему. Про те, що рослина є єдиним цілісним організмом, найбільш доступно простежити на прикладі онтогенезу деревної породи, тобто в динаміці розвитку організму. При цьому стає можливим простежити поступове виникнення тканин та органів з відносно недиференційованого тіла молодого зародка [4].

Аналогічні зміни – від менш до більш диференційованого, від менш до більш розчленованого – мали місце під час еволюційного розвитку насінних рослин. Тому загальноприйнято, що корінь, стебло, листки та генеративні органи складають цілісну взаємопов'язану філогенетичну єдність, а різноманітні клітини і тканини у них вважаються як похідні від неспеціалізованих клітин [2].

Постановка завдання до вирішення проблеми

До цього часу таємницею залишається процес формування візерункової деревини на тілі берези карельської чи української. Загадковою таємницею постає також питання при зустрічі з кожним деревом цих двох порід, які мають на своїх стовбурах та скелетних гілках сформовані ділянки візерункової деревини, які зосереджені в муфтовидних потовщеннях. Дивує також, чому на певних ділянках стовбура та гілках формуються муфтовидні потовщення та перев'язі, а на інших, які розміщені поряд, вони відсутні. Нам також достеменно невідомо, які фактори, ендогенні чи екзогенні, сприяють цим дивним метаморфозам і дерева цих двох порід продукують унікальну і висококоштовну (царську) деревину [5]. Не вирішеним залишається питання: чому з насіння однієї рослини (дерева) виростають високостовбурові, середньостовбурові, низькостовбурові і кущові форми берези карельської і української. У цьому випадку серед інших факторів виділяється і простежується пряма залежність росту і розвитку проростків від притаманної їм гормональної системи. Гормони є тим ключем, який формує поліморфізм у цих деревних порід. Завдяки цьому нами з'ясована можливість з насіння, наприклад, низькостовбурових дерев берези карельської виростити високостовбурові, середньостовбурові, низькостовбурові і кущові життєві форми, які представлені та ростуть в ботанічному саду ДАУ.

Аналізуючи цю складну фітобіологічну проблему, ми схильні надати певну перевагу внутрішнім факторам, які зумовлюють різноманітні особливості онтогенезу цих загадкових деревних порід у порівнянні з

березою повислою або бородавчастою (*B. pendula* Roth; *B. verrucosa* Ehrh.). Так, при мацерації візерункової деревини чітко простежується характерна завилькуватість у її побудові, порівняно з березою повислою. В останньої наростання деревини річного шару відбувається плавно і без різкої зміни товщини поверхні річного приросту. Тоді як у беріз, які формують візерункову деревину, навпаки латеральний ріст продукує бугорчато-ямкувату поверхню щорічної ксилеми на стовбурах дерев. При цьому в поглиблених місцях зосереджуються серцевинні промені та паренхіма. Остання приймає участь у формуванні деревини з коричневим та темно-коричневим кольором. Це свідчить, насамперед, про те, що має місце порушення координації в роботі тканинних агрегатів клітин камбія в продукуванні ксилемних і флоемних елементів. Через це тканинні агрегати клітин камбія, в яких інтенсивність синтезу елементів ксилеми послаблена, тому вони замість трахеальних елементів продукують паренхімні. Найбільш повно аномальну роботу агрегатів клітин камбія на стовбурах дерев можна спостерігати у період сокоруху, коли без перешкод легко відділити луб'яну частину від камбія. При цьому чітко простежується бугорчато-ямкувата поверхня як у ксилемній, так і флоемнолуб'яній частині стовбура.

Слід зазначити, що в умовах Українського Полісся морфологічно муфтовидні потовщення і перев'язі більш чітко проявляються у берези української ніж у карельської. В останньої муфтовидні потовщення на стовбурах морфологічно менш окреслені та зустрічаються кулевидні утворення. У цих деревних порід через аномальну діяльність агрегатів камбія утворюються муфтовидні потовщення тільки на стовбурах і скелетних гілках. На коренях такого явища не спостерігається. Тому можна вважати, що тільки при від'ємній полярності клітин і тканин в цілому існує можливість в пагонах продукувати візерункову деревину. Апікальна діяльність верхівкової меристеми стебла та кореня, які полярно супротивні, мають свої специфічні особливості, тобто свої генетичні "включення" і "виключення".

Такі відміни проявляються не тільки в зовнішній будові, але й у фізіологічних функціях і, найперше, в утворенні, переміщенні та накопиченні різноманітних специфічних для життєдіяльності речовин. Морфологічна або структурна і фізіологічна полярність досить пов'язані між собою та одна одну обумовлюють. В залежності від філогенезу рослинного організму полярність може проявлятися в різних формах, що яскраво можна простежити на прикладі популяцій берези карельської і української.

Багато життєво необхідних речовин у деревних порід синтезуються в певних клітинах тканин, а їх переміщення відбувається провідними шляхами полярно, тобто в певному напрямку. Відомо, що гормон, який називають ауксином, синтезується у верхівці пагона та молодих листках, а

звідси він переміщується до його основи (базипетально). Тим самим стимулюється діяльність камбія, але разом з тим пригнічується розвиток бокових бруньок. Накопичуючись в базальній частині, ці речовини здатні визивати утворення коренів. Вони настільки глибоко включені в генетичну природу рослинного організму, що не змінюються навіть при зміні оточуючого середовища. Ауксин не тільки стимулює ріст рослин, але й керує реакцією гео - і фототропізму. Єдність рослинного організму як системи проявляється в тому, що у кожному з його органів синтезуються гормони, які необхідні для інших. Так, корінці не можуть рости без наявності вітаміна В₁, який синтезується листками. Стебла й листки для свого росту потребують гормон, який синтезується коренями і називається фактором Х [6]. Тому системна єдність гормонів рослини керує процесами життєдіяльності, в тому числі ростом і розвитком організмів на протязі онтогенезу [7].

У деревних рослинах існують морфогенетичні речовини, які, на нашу думку, мають пряме відношення до особливостей онтогенезу популяцій берези карельської та української, і проявляються вони не тільки в муфтовидних потовщеннях і перев'язях на стволах і скелетних гілках, але й у формуванні життєвих форм та акротонії, мезотонії й базитонії [4,7,8].

Вважається, що утворення кренової деревини найкраще свідчить про існування в рослинах морфогенетичних речовин, які можуть переміщуватися по рослинних тканинах та передавати сигнал диференціації від однієї частини до другої [7]. Цілком можливо, що в деревних породах є значно більше гормональних регуляторів, ніж сьогодні нам вони відомі (ауксини, гіберліни, цитокиніни, абсцизова кислота, етилен). Вплив цих речовин на онтогенез, у тому числі на ріст і розвиток, досить різноманітний. Тому існує гіпотеза про біохімічні системи, які регулюють життєдіяльність організмів, якими є деревні породи. Їх ріст і розвиток органів відбувається при тісній кореляційній системній взаємодії, а зв'язок між клітинами тканин організму в цілому проходить завдяки біохімічним регуляторам – речовинам, які переміщуються з однієї частини тіла рослини в іншу. Відомо, що в рослинних організмах є багато окремих систем, а регулювання фізіологічних процесів може відбуватися на рівні генетичних (автокаталітичних), гормональних, трофічних, енергетичних і гідродинамічних чинників. Саме завдяки тому, що кожна клітина рослинного організму діє самостійно, але в повній залежності від інших клітин, від усього організму в цілому, в них зосереджені декілька або всі ростові речовини. Тому ріст і розвиток тієї чи іншої тканини, органу чи організму в цілому обумовлений наявністю та взаємодією всіх цих сполук.

Методика та викладення основного матеріалу

При вивченні онтогенезу берези карельської й української найбільш доступно було з'ясувати диференціацію дерев за життєвими формами,

переходом формування візерунчастої деревини та до генеративного розвитку деревних порід. Для досліджень були використані культури берези карельської в Малинському держлісгоспі (урочище “Карачун”) та насадження в Державному ботанічному саду ДАУ, і враховані матеріали посівів насіння берези карельської та берези української в Словечанському держлісгоспі в 1995 р. Велись фенологічні спостереження та застосовувалися морфологічні і таксаційні показники в оцінці онтогенетичних змін деревних порід. В основному були застосовані методи порівняльної та онтогенетичної морфології.

Веgetативні пагони берези карельської та української звичайно виконують функцію повітряного живлення. В порівнянні з коренем пагін має більш складну будову: він з самих ранніх етапів розвитку розгалужується на спеціальні частини. Перший пагін (або головний) у них формується із зародкового пагона (зародкова брунька насінини). З нього в подальшому формуються всі метамери головної осі. На верхівці за положенням пагона знаходиться верхівкова брунька. Крім верхівкової на пагоні утворюються бокові бруньки. В процесі онтогенеза з вегетативної бруньки утворюються стебло з листками і бруньками.

У берези повислої та високостовбурових форм карельської і української характерно проявляється симподіальне наростання стовбура і гілок крони. У цих порід з насіння формується проросток, а з нього – сіянець, який росте моноподіально на протязі декількох років за рахунок верхівкової бруньки. Одночасно з другого–третього року життя сіянець галузиться, і утворюється моноподіальна система пагонів. Але, звичайно, вже на третій–п’ятий рік життя рослини верхівкова брунька головного пагона відмирає, і таким чином зникає можливість подальшого моноподіального наростання вісі першого порядку (стовбура). Однак формування вертикального стовбура, самого сильного в системі, продовжується, але тепер за рахунок бокової бруньки, звичайно, однієї з верхніх, яка ближче розміщена до верхівки, що відмерла. Відбувається так зване, перевершування: один з пагонів другого порядку росте швидше інших і стає пагоном заміщення, тобто займає напрямок росту головного пагона і ніби продовжує його. Всі останні пагони другого порядку залишаються в якості звичайних бокових гілок, менш сильних, і ростуть вони під кутом до головного. Після першого перевершування стовбурець являє собою біологічну головну вісь дерева, але вона не є результатом діяльності єдиної верхівкової меристеми, тобто вона не моноподіальна. Нижня ділянка (2–4-річних приростів) є тільки віссю першого порядку, а верхній (приріст третього- п’ятого, інколи шостого років) – це вже вісь другого порядку. Отже, стовбурець 3–5-річної берези стає симподієм – складовою віссю.

Перевершування повторюється при подальшому рості стовбура молодого дерева берези уже щорічно. Причиною перевершування може

бути квіткування. До 30-річного віку стовбур берез являє собою головний симподій рослини, утворений з ділянок вісей пагонів від першого до 13–15 і більше порядків. Інші вісі цих же порядків (крім першого), які не були включені в склад стовбура, дають початок боковим гілкам, формують крону дерева.

Так як у стовбура, симподіально нарастає у берез і гілки крони. У дорослого дерева на кожній великій гілці у віці 10–15 років спостерігаються сліди перевершування як на біологічній головній вісі цієї гілки, так і на всіх послідовних розгалуженнях. Таким чином, все дерево берези і кожна велика гілка являють собою симподіальну систему пагонів.

Слід зауважити, що у цих порід перевершування і заміщення в системі пагонів відбувається не зовсім регулярно (інколи не щорічно). Таким чином, в цілому ці породи безумовно мають систему пагонів симподіальну, але в процесі росту стовбурів моноподіальне наростання його та гілок може чергуватися з симподіальним.

У низькостовбурових і кущистих формах беріз процес апікального домінування заторможений. Тому для них характерне базитонне галуження пагонів, тобто формуються найбільш великі гілки в нижній частині материнського пагона. А у високостовбурових формах беріз спостерігається акротонне галуження, при якому найбільш великі бокові гілки формуються ближче до верхівки материнського пагона. У середньорослих та низькорослих формах спостерігається переважно мезотонне галуження, тобто найбільш розвинуті бокові гілки формуються в середній частині материнського пагона.

Головний пагін у берези повислої та високостовбурових формах беріз карельської і української в переважній більшості зберігають від'ємний геотропізм і зростають ортотропно, а бокові пагони мають переважно плагіотропний напрямок росту. У цих деревних породах простежується зміна форм росту одного і того ж пагона, тобто вкорочений пагін, який декілька років повільно нарастає, стає, завдяки інтенсивному росту, подовженим.

Усі ці особливості мають важливе фітобіологічне значення для лісівничої практики. Аналіз показників росту берези карельської свідчить, що в процесі росту і розвитку рослин, у першу чергу відбувається диференціація дерев за формами росту (табл. 1). Диференціація за візерунчастою текстурою деревини звичайно починає проявлятися пізніше у дерев різних форм росту і про них можна судити тільки за морфологічними ознаками. Візерунчаста текстура деревини формується при переході рослин до симподіального галуження.

З даних таблиці 1 видно, що саджанці берези карельської за перше п'ятиріччя сильно диференціювалися за ростом і розвитком.

Таблиця 1. Диференціація саджанців п'ятирічних культур берези карельської на пробних площах в урочищі "Карачун"

Форма росту	Розподіл форм за ростом дерев, %	Наявність типових рослин за ознаками візерунковості	Середня висота, м	Середній приріст у висоту, см	Середній діаметр біля кореневої шийки, см
Високорослі	4,01	не виявлено	2,14	42,00	4,3
Середньорослі	29,07	не виявлено	1,72	34,46	3,8
Низькорослі	41,86	не чітко проявлення	1,22	24,30	3,5
Кушові та кущисті	25,06	установлені	0,74	14,90	3,2

Високорослі форми становили тільки 4,01, середньорослі – 29,07, низькорослі – 41,86, кушові і кущисті – 25,06 %. Специфічні морфологічні особливості на прояв ознак берези карельської найперше проявилися на кушових формах. Певні ознаки були установлені на окремих стовбурцях у низькорослих формах. Найбільшої висоти досягли високорослі форми: в середньому – $214 \pm 10,55$ см ($\Gamma = \pm 0,2126$; $m = \pm 0,37$), середній приріст їх за п'ятиріччя – 42,95 см, середній діаметр біля кореневої шийки – 4,3 см. У цих формах ознак на візерунчасту текстуру деревини не було виявлено і в подальшому. Середньорослі форми представлені значно більшою кількістю екземплярів у порівнянні з високорослими. Вони досягли висоти $172 \pm 9,61$ см ($\Gamma = \pm 0,267$; $m = \pm 1,78$), середній приріст їх становив – 34,4 см, середній діаметр біля кореневої шийки – 3,8 см. Найбільшу кількість екземплярів склали низькорослі форми, у яких були виявлені перші характерні муфтовидні потовщення на стовбурцях в окремих екземплярах дерев. Середня висота у них досягла $122 \pm 7,43$ см ($\Gamma = \pm 0,182$; $m = \pm 1,21$), середньорічний приріст їх становив 24,36 см, середній діаметр біля кореневої шийки – 3,5 см. Значно менше проявилось кушових форм. Середня висота їх досягла тільки $74 \pm 4,56$ см ($\Gamma = 0,197$; $m = \pm 1,32$), середньорічний приріст їх становив – 14,90 см, середній діаметр біля кореневої шийки – 3,2 см.

Репродуктивні органи у берези карельської і української різностатеві, тобто квітки мають лише тичинки або лише маточки і тому їх слід віднести до однодомних рослин. Як чоловічі, так і жіночі квітки по 3 у дихазіях, які зібрані у сережки. Сережки чоловічих квіток формуються восени попереднього року, жіночі з'являються весною. Ці дерева є типовими вітрозапильними породами. Оскільки ці берези є перехреснозапильними рослинами, у них біологічно різнірідні нащадки. Тому навіть одне дерево утворює генетичну популяцію.

Характерною особливістю популяцій беріз карельської та української є їх розщеплення на життєві форми. Життєвий цикл у них складається з цілого ряду етапів. Тривалість етапу вегетативного розвитку в різних формах наступає в різні строки, тому і генеративний розвиток неоднаковий. Вегетативний розвиток найбільший у особин, які мають посилений ріст вегетативних органів, тобто високорослі форми – високостовбурові. У інших формах процес генеративного розвитку настає раніше [9, 10, 11].

Початок плодоношення у кущових формах був зафіксований у 6–8-річному віці, низькостовбурових – у 10–12-річному, середньостовбурових і високостовбурових – у 10–12-річному віці. Таке варіювання початку плодоношення слід вважати за прояв пластичності генетичного механізму форм та гібридів до умов середовища [12]. Відомо, що перехід до репродуктивного розвитку визначається умовами місцезростання рослин.

Висновки та перспективи подальших досліджень

З онтогенетичних особливостей берези карельської і української в лісокультурній практиці перш за все слід урахувувати поліморфність їх особин при створенні чистих культур. Насінневі нащадки беріз через властивий їм поліморфізм диференціюються на життєві форми, тому культури у них ніколи не бувають однорідними (чистими), а мають у своєму складі різні форми (морфи).

Береза карельська і береза українська – унікальні явища природи. Їх особливістю є продукування високодекоративної візерунчастої текстури деревини, яка високо ціниться на світовому ринку. Тому дослідження їх вирощування та отримання гібридів має перспективне наукове та практичне значення.

Література

1. *Sinnott E.W.* Plant Morphogenesis, McGraw – Hill Book Company, New York, 1960. (цитовано за Леопольдом А., 1968) ~
2. *Эзау К.* Анатомия семенных растений. М.: Изд-во «Мар», книга 1, 1980. – С. 13–32.
3. *Хржановский В.Г.* Курс общей ботаники. Часть первая (цитология, гистология, органогения, размножение). – С. 29–370. Часть вторая (систематика растений). М.: «Высшая школа», 1982. – С. 217–266.
4. *Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др.* Ботаника: морфология и анатомия растений. М.: «Просвещение», 1988. – С. 20–35; 96–129; 152–208; 228–295.
5. *Литвак П.В., Ткачук В.І.* Берези карельська і українська. Житомир: “Волинь”, 1998. – 142 с.
6. *Вент Ф.* В мире растений. М.: «Мир», 1972. – 192 с.

7. *Леопольд А.* Рост и развитие растений. – М.: Изд-во «Мир», 1968. – 494 с.
8. *Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р.* Жизнь земного растения. – М.: «Мир», 1983. – С. 258–303
9. *Соколов Н.О.* Карельская береза. – Петрозаводск: Госиздат Карело-Финской СС. 1950 – 114 с.
10. *Литвак П.В.* Ріст берези карельської в Центральному Поліссі УРСР. – К.: // Лісове господарство, лісова, паперова і деревообробна промисловість – 1968. № 5. – С. 8–9.
11. *Любавская А.Я.* Селекция и разведение карельской березы. – М.: «Лесная промышленность», 1966 – 124 с.
12. *Ветчинникова Л.В., Харин В.Н., Спектор Е.Н., Бумагина З.Д.* Многомерный анализ изменчивости признаков узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве карельской березы. // Лесоведение, № 4, 2003 (июль-август). – С. 70–74.