

УДК 581.1

## **МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ: ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ**

**Н. А. Галибина, К. М. Никерова, Ю. Л. Мощенская, М. А. Ершова**

*Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия*

Ядровая древесина – физиологически неактивная часть ксилемы, которая образуется в результате смерти клеток паренхимы и характеризуется накоплением экстрактивных веществ, придающих древесине устойчивость к биodeградации. В обзоре обобщена последняя информация об анатомических, биохимических особенностях формирования ядровой древесины, описаны ключевые стадии ее формирования у основных лесообразующих пород, рассмотрена ее биологическая роль. Отдельное внимание уделено описанию последних достижений в изучении генов, кодирующих ключевые ферменты углеводного и фенольного обменов, метаболизма гормонов, некоторые факторы транскрипции, экспрессия которых возрастает при образовании ядровой древесины. В обзоре представлены оригинальные гипотезы, которые рассматривают образование ядровой древесины как форму старения тканей и сравнивают с программируемой клеточной смертью.

**Ключевые слова:** древесные растения; ксилогенез; заболонная древесина; транзитная зона; ядровая древесина; метаболиты; активность ферментов; экспрессия генов.

### **N. A. Galibina, K. M. Nikerova, Yu. L. Moshchenskaya, M. A. Yershova. PHYSIOLOGICAL, BIOCHEMICAL AND MOLECULAR GENETIC ASPECTS OF HEARTWOOD FORMATION MECHANISMS**

Heartwood is a physiologically inactive part of the xylem, which is formed as a result of parenchymal cell death and is characterized by the accumulation of extractives that prevent wood from biodegradation. The review summarizes the latest information about the anatomical and biochemical features of heartwood genesis, describes its major stages in the main stand-forming species, and examines the biological role of heartwood. Special attention is given to recent advancements in the study of the genes encoding key enzymes of carbohydrate and phenolic metabolism, hormone metabolism, and some transcription factors that are overexpressed during heartwood formation. The review presents original hypotheses that consider heartwood formation as a form of tissue aging and compare it to programmed cell death.

**Key words:** woody plants; xylogenes; sapwood; transition zone; heartwood; metabolites; enzyme activity; gene expression.

## Введение

В современном динамично изменяющемся обществе на фоне постоянно растущих энергетических и экологических проблем древесина приобретает все большее значение как важнейший возобновляемый источник энергии и как промышленное сырье для производства многочисленных продуктов. В этой связи ускорение роста и улучшение качества древесины, ее технологических свойств – основные задачи современной лесной биотехнологии. Формирование древесины (ксилемы) происходит в результате деятельности латеральной меристемы – камбия. Производные камбия, обращенные внутрь ствола, дифференцируются в структурные элементы ксилемы: сосуды, трахеиды, волокна, клетки аксиальной и лучевой паренхимы. Этот процесс включает рост клеток растяжением, формирование вторичной клеточной стенки и в случае волокон, сосудов и трахеид – программируемую клеточную смерть (ПКС). Живые клетки паренхимы участвуют в дыхательных процессах, обеспечивают запасание питательных веществ и передвижение их по проводящим тканям растения. По мере роста дерева в нем происходит смерть паренхимных клеток ксилемы, результатом чего становится образование спелой, или ядровой (heartwood, HW) древесины. Часть ксилемы, которая содержит живые паренхимные клетки с запасными (резервными) веществами, называется заболонной (sapwood, SW) древесиной [International..., 1964].

Заболонная древесина содержит 5–35 % живой паренхимы по объему [Panshin, de Zeeuw, 1980]. У голосеменных растений этот показатель составляет приблизительно 5–8 %, у покрытосеменных – 10–35 %. Клетки паренхимы во вторичной ксилеме могут быть чрезвычайно долгоживущими, продолжительность их жизни варьирует от 2 до 200 лет [Spicer, Holbrook, 2007]. Количество и скорость образования ядровой древесины находятся под генетическим контролем [Taylor et al., 2002; Spicer, 2005] и различаются в зависимости от породы деревьев, а также условий произрастания [Bamber, Fukazawa, 1985; Gjerdrum, 2003; Уголев, 2004; Nawrot et al., 2008; Wang et al., 2010].

Внутренние слои заболони, состоящие из живых клеток паренхимы, образуют хорошо выраженную у некоторых пород область – транзитную (переходную) зону (transition zone, TZ) [International..., 1964; Shain, Mackay, 1973; Bowman et al., 2005]. В транзитной зоне синтезируются вещества, которые в дальнейшем накапливаются в ядровой древесине [Burtin et al.,

1998; Magel, 2000; Taylor et al., 2002; Spicer, 2005].

Первые четкие определения SW и HW были даны в 1964 году Международной ассоциацией анатомов древесины (International Association of Wood Anatomists, IAWA [1964, p. 32]). В 1987 году вышла книга William E. Hillis «Heartwood and tree exudates», в которой в одной из первых была собрана информация по формированию заболонной и ядровой древесины, показаны различия в химическом составе, а также обращено внимание на свойства древесины в зависимости от соотношения SW и HW. В 2002 году PhD Adam M. Taylor с соавторами из университета Орегона (Department of Wood Science and Engineering, Oregon State University, USA) представили обширный обзор литературы о причинах формирования ядровой древесины, типах ее образования у разных пород, ферментах, которые участвуют в этих процессах [Taylor et al., 2002].

В отечественной древесиноведческой литературе редко применяется деление древесины в рамках одного ствола на заболонную и ядровую. В работах русских исследователей, например, специалистов по древесиноведению С. И. Ванина, Л. М. Перельгина, Б. Н. Уголева говорится о делении пород деревьев на ядровые – с потемнением центральной части древесины, спелодревесные – у которых центральная часть древесины не отличается по цвету, но имеет меньшую влажность, и заболонные породы, у которых центральная часть древесины не отличается ни по цвету, ни по влажности. Авторы подчеркивают возможность единого характера образования ядровой древесины, которая может быть выражена в разной степени. Отмечается, что каждое дерево проходит путь образования спелой древесины, и у некоторых она может быть четко оформлена, образуя ядро [Иванов, 1939; Ванин, 1949; Уголев, 2004]. В англоязычной литературе для обозначения спелой древесины, не отличающейся по цвету от заболони, иногда используют термин «riewood» [Račko et al., 2018].

Разным аспектам изучения HW посвящено очень много работ, особенно в зарубежной литературе. Показано, что в результате образования HW снижается содержание сахаров, белков, запасных компонентов (крахмала, липидов) и увеличивается количество вторичных метаболитов фенольной природы, смол, экстрактивных веществ, придающих древесине устойчивость к биодegradации [Hauch, Magel, 1998; Magel et al., 2000; Saito et al., 2008; Macfarlane et al., 2010; Wang et al., 2010; Pfautsch et al., 2012 и др.]. В последнее время все больше внимания

уделяется изучению молекулярно-генетических показателей формирования HW. В известной нам литературе в основном исследуется уровень экспрессии генов, кодирующих ферменты, участвующие в биосинтезе флавоноидов [Yang et al., 2004; Huang et al., 2010; Lim et al., 2016]. Образование HW иногда рассматривают как форму старения тканей и сравнивают с ПКС, которая происходит при формировании из ксилемных производных камбия сосудов, волокон и трахеид [Taylor et al., 2002; Spicer, 2005; Fromm, 2013; Lim et al., 2016].

В настоящей работе обобщена информация об анатомических, биохимических особенностях формирования HW, о роли генов, регулирующих ключевые стадии ее формирования.

### Биологическая роль ядровой древесины

Живые клетки паренхимы SW являются связующим звеном для симпласта и апопласта древесных тканей и выполняют важные функции в различных процессах, таких как запасание углеводов, транспорт воды от корней к листве и раневой ответ, в то время как HW не играет видимой физиологической роли [Hillis, 1987; Taylor et al., 2002; Beekwilder et al., 2014; Celedon et al., 2016]. В отличие от SW HW имеет важные для деревоперерабатывающей промышленности качества (цвет, низкая влажность, устойчивость к биodeградации) [Scheffer, Cowling, 1966; Bamber, Fukazawa, 1985; Hillis, 1987; Onuorah, 2001; Taylor et al., 2002; Ekeberg et al., 2006].

HW часто темнее по цвету, чем заболонь. Более темный цвет обусловлен вторичными метаболитами, экстрактивными веществами HW. Токсичные экстрактивные соединения в HW определяют ее естественную устойчивость к биodeградации [Bamber, Fukazawa, 1985; Hillis, 1987]. Удаление экстрактивных веществ приводит к тому, что прочные формы древесины становятся восприимчивы к гниению [Smith et al., 1989]. Напротив, добавление экстрактивных веществ повышает устойчивость к гниению нормальной, склонной к распаду древесины [Smith et al., 1989; Onuorah, 2001]. Среди экстрактивных веществ основную массу составляют стильбены и смоляные кислоты. Отдельные деревья сосны существенно различаются между собой по количеству стильбенов в ядровой древесине, при этом указанный признак может передаваться от родителей потомству [Harju, Venäläinen, 2006; Harju et al., 2009; Partanen et al., 2011]. Помимо прямой фунгицидной активности стильбены обладают антиоксидантными свойствами, тем самым

защищая растение от свободных радикалов, используемых многими грибковыми патогенами для разрушения клеточных стенок растения [Schultz, Nicholas, 2000; Belt et al., 2017]. Процесс формирования HW сопровождается эмболией, деградацией и инкрустацией экстрактивными веществами пор у проводящих элементов ксилемы, что значительно снижает проницаемость древесины и приводит к прекращению транспорта воды [Panshin, de Zeeuw, 1980; Yamamoto, 1982; Sperry et al., 1991; Fujii et al., 1997]. Закрытие пор также препятствует проникновению организмов, вызывающих гниение, в древесине.

Процесс образования HW может сопровождаться рециркуляцией из нее питательных веществ в SW подобно резорбции питательных веществ от стареющих листьев [Bamber, Fukazawa, 1985]. При этом биогенные вещества могут представлять собой значительный источник питательных веществ, например, формирование HW у *Eucalyptus obliqua* поставляет 31 % всего фосфора, требующегося дереву [Taylor et al., 2002]. При изучении рециркуляции минеральных элементов из ядровой древесины в заболонь у *Chamaecyparis thyoides* было обнаружено, что их уровень в заболони деревьев, растущих на участках с низкой концентрацией питательных веществ в почве, поддерживался на уровне, сопоставимом с таковым на участках, более богатых питательными веществами. При этом у деревьев на бедных почвах в HW было относительно мало этих элементов. В зависимости от типа распределения элементов вдоль поперечной оси древесины было предложено разделить их на три категории: мобильные (N, P, K), промежуточные (Mg, Zn) и неподвижные (Ca, Mn) [Taylor et al., 2002]. При оценке данных о содержании минеральных элементов в древесине у 22 видов голосеменных и 71 вида покрытосеменных установлено, что количество P, N, K и S в HW ниже, чем в SW [Hillis, 1987; Magel, Holl, 1993; Magel et al., 2000; Meerts, 2002; Saito et al., 2008]. Для других элементов, таких как Ca, Mg, Mn, Fe, Al или As, структура распределения между SW и HW является более сложной и зависит от вида [Meerts, 2002] и условий произрастания [Houle et al., 2008]. На примере *Cryptomeria japonica* изучение радиального транспорта металлов путем введения рубидия (Rb) и европия (Eu) в заболонь выявило два этапа в этом процессе: (1) активный транспорт из заболони к внешней части HW через клетки лучевой паренхимы и (2) диффузия в HW [Okada et al., 2011, 2012].

Формирование ядровой древесины регулирует количество заболони на оптимальном

для растения уровне, поддерживая тем самым баланс между объемом автотрофной и гетеротрофной ткани. Соотношение HW/SW влияет на такие процессы, как (1) поддержание структуры (механическая функция), (2) водный транспорт, (3) запасание резервных соединений и (4) энергетические затраты на дыхание живой заболони [Taylor et al., 2002; Spicer, 2005; Mancuso, Shabala, 2010].

### Этапы формирования ядровой древесины

У деревьев всех пород в раннем возрасте древесина состоит только из заболони и лишь с течением времени начинается отмирание живых клеток паренхимы. С возрастом у многих древесных видов доля HW начинает занимать значительную часть ксилемы [Taylor et al., 2002; Spicer, 2005; Mancuso, Shabala, 2010]. Формирование HW начинается у белой акации на 2-й год, у некоторых видов эвкалипта – примерно в 5 лет, у сосны – в 12–20 лет, у ясени – в 60–70 лет и у бука – в 80–100 лет [Иванов, 1939; Dadswell, Hillis, 1962]. Можно выделить несколько этапов при формировании HW: обезвоживание ксилемы в транзитной зоне, отложение экстрактивных веществ, изменения в структуре клеточной стенки, разрушение ядра клеток [Nakada, Fukatsu, 2012].

В хвойных породах TZ содержит меньше воды, чем SW [Nakada et al., 1999, Nakada, 2006, 2007; Kuroda et al., 2009]. Исчезновение воды на границе между заболонью и транзитной зоной – одно из первых событий в образовании ядровой древесины [Nakada, 2006, 2007; Kuroda et al., 2009]. Отсутствие транспорта воды в HW обусловлено закрытием пор, соединяющих клетки между собой. Поры могут быть заблокированы инкрустацией экстрактивными веществами, которая происходит резко на границе HW/SW или в TZ [Yamamoto, 1982].

Экстрактивные вещества HW синтезируются из локально доступных соединений и метаболитов, транслоцированных из флоэмы и заболони [Hillis, 1987]. Процесс отложения соединений HW называют «псевдоодревеснением», поскольку он отличается от лигнификации – процесса, при котором лигнин откладывается в клеточных стенках формирующихся элементов ксилемы [Magel et al., 2000].

Гибель клеток паренхимы является ключевым этапом в формировании HW. Shain и Maskau [1973], определяя жизнеспособность паренхимы древесины (путем измерения потребления кислорода и/или путем наблюдения цитологических изменений), продемонстрировали, что активность лучевой паренхимы по-

степенно снижается с увеличением расстояния от камбия. При этом в TZ наблюдается всплеск метаболизма, что, по мнению авторов, связано с интенсивными обменными процессами в переходной зоне, предшествующими формированию HW. На примере разных видов (*Cryptomeria japonica*, *Melia azedarach*, *Pinus sylvestris*, *Larix decidua*, *Pseudotsuga menziesii* и *Robinia pseudoacacia*) было показано, что разрушению ядра в клетках паренхимы предшествуют различные изменения в его форме [Hillis, 1987]. Несмотря на большое число гипотез, высказанных за долгую историю изучения HW, факторы, которые запускают и регулируют этот процесс, до сих пор неизвестны. В настоящее время смерть лучевых клеток паренхимы древесины понимают как активный, контролируемый на генетическом уровне процесс старения клеток [Spicer, 2005; Spicer, Holbrook, 2007].

R. Nakada и E. Fukatsu [2012], изучая на примере *Larix kaempferi* (Lamb.) Carriere сезонные изменения в тканях ствола при формировании HW, выдвинули предположение, что дегидратация трахеид является инициацией этого процесса. Как показали авторы, разные этапы формирования HW происходят в разные сезоны (рис. 1): в первую очередь наблюдается исчезновение свободной воды из просвета трахеид (т. е. переход от заболони к транзитной зоне); ПКС клеток лучевой паренхимы происходит между апрелем и июлем, когда камбий наиболее активен; и, наконец, окрашенные экстрактивные вещества ядровой древесины (т. е. переход от TZ к HW) откладываются поздней осенью и ранней зимой [Nakada, Fukatsu, 2012].

### Метаболические процессы при формировании ядровой древесины

Образование HW – запрограммированная гибель клеток в стареющих слоях заболони – является последним этапом в жизненном цикле живых паренхимных клеток ксилемы, сопровождающимся снижением скорости метаболизма и ферментативной активности.

Гибель клеток паренхимы ксилемы начинается с уменьшения содержания белков и запасных веществ (крахмала, липидов) из-за повышенной активности гидролизующих ферментов, таких как амилазы, фосфатазы и липазы [Burtin et al., 1998; Magel et al., 2000]. В переходной зоне возрастает гидролиз сахарозы, образующейся при расщеплении полимеров, а также в результате постоянного импорта из внешних тканей заболони. Утилизация сахарозы происходит при участии ферментов ее

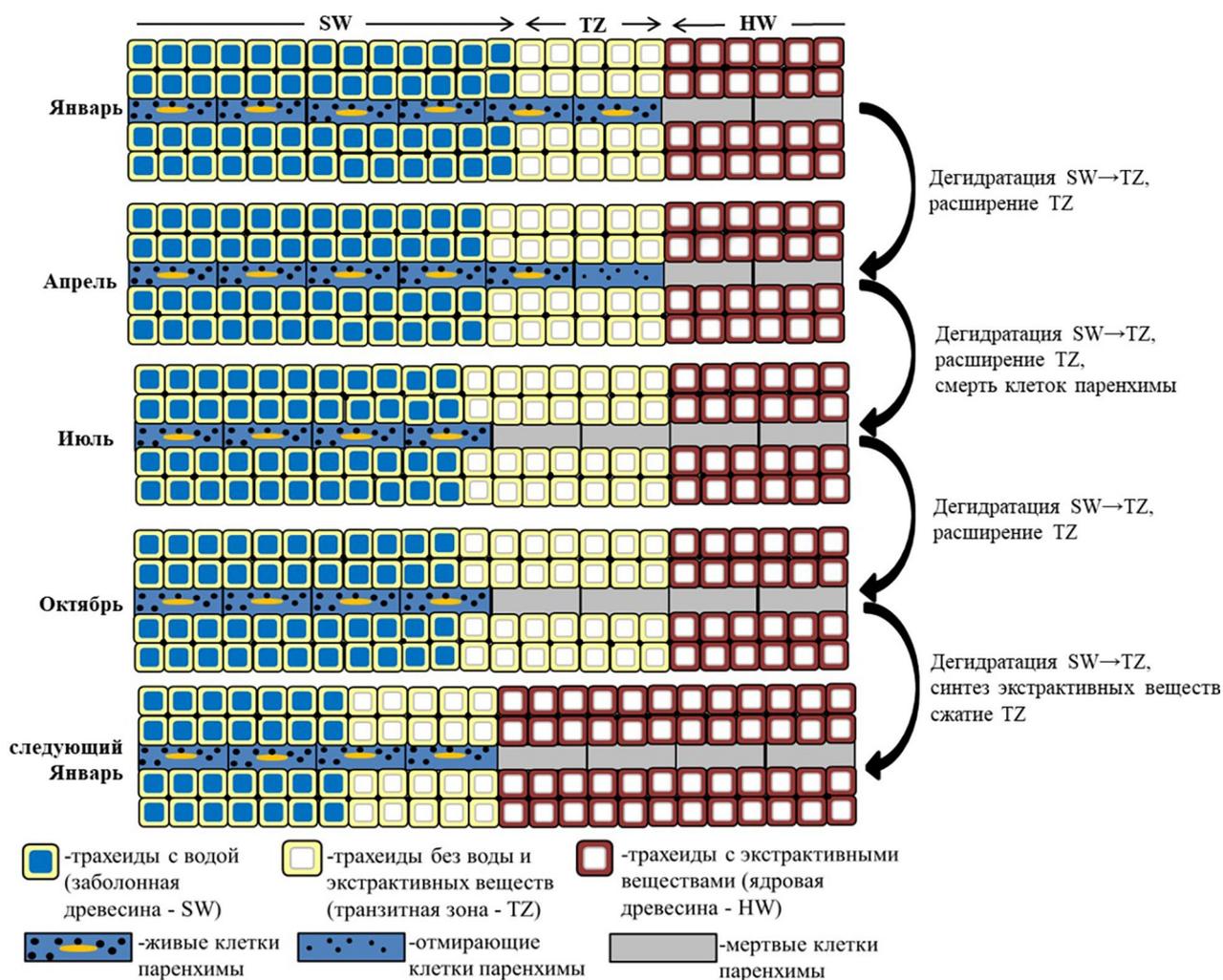


Рис. 1. Схематическое изображение сезонных изменений, происходящих в тканях ксилемы при формировании ядровой древесины [по: Nakada, Fukatsu, 2012 с изменениями]

Fig. 1. Schematic representation of seasonal changes occurring in xylem tissues during the heartwood formation [after: Nakada, Fukatsu, 2012 with changes]

гидролиза: сахарозосинтазы (СС) и инвертазы (рис. 2) [Xu et al., 1989; Magel et al., 2000]. Высокая активность этих ферментов поддерживает акцепторные свойства TZ.

Вначале продукты распада сахарозы (фруктоза, глюкоза и UDP-глюкоза) преимущественно используются для получения энергии (субстратное и окислительное фосфорилирование) [Holl, Lenzian, 1973; Magel, Holl, 1993] и в незначительной степени для синтеза экстрактивных веществ. Экстрактивные вещества фенольной природы являются сильными ингибиторами транспорта электронов в митохондриях, на основании чего митохондрии считаются первыми органеллами, прекращающими активность при формировании HW [Ziegler, 1968; Hillis, 1987].

Углеродные скелеты, накапливающиеся за счет нефункциональных митохондрий (фос-

фоенлипируват), вместе с продуктом пентозофосфатного пути (ПФП) (эритрозо-4-фосфат) (рис. 2) являются основными субстратами шикиматного пути – механизма, используемого растениями для образования бензольного ядра (рис. 3). В переходной зоне и/или внутренних слоях заболони обнаруживается повышение активности некоторых ферментов цикла Кребса (малат- и сукцинатдегидрогеназа), а также фермента, катализирующего первую реакцию ПФП (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа) [Hauch, Magel, 1998].

Конечным продуктом шикиматного пути является фенилаланин (рис. 3), который включается в биосинтез флаваноидов посредством фенилпропаноидного метаболизма и биосинтетических путей флаваноидов (рис. 4) [Hillis 1987; Magel et al., 2000; Veritognolo et al., 2002]. При этом участвуют такие ферменты, как фе-

## Метаболизм сахарозы и гликолиз

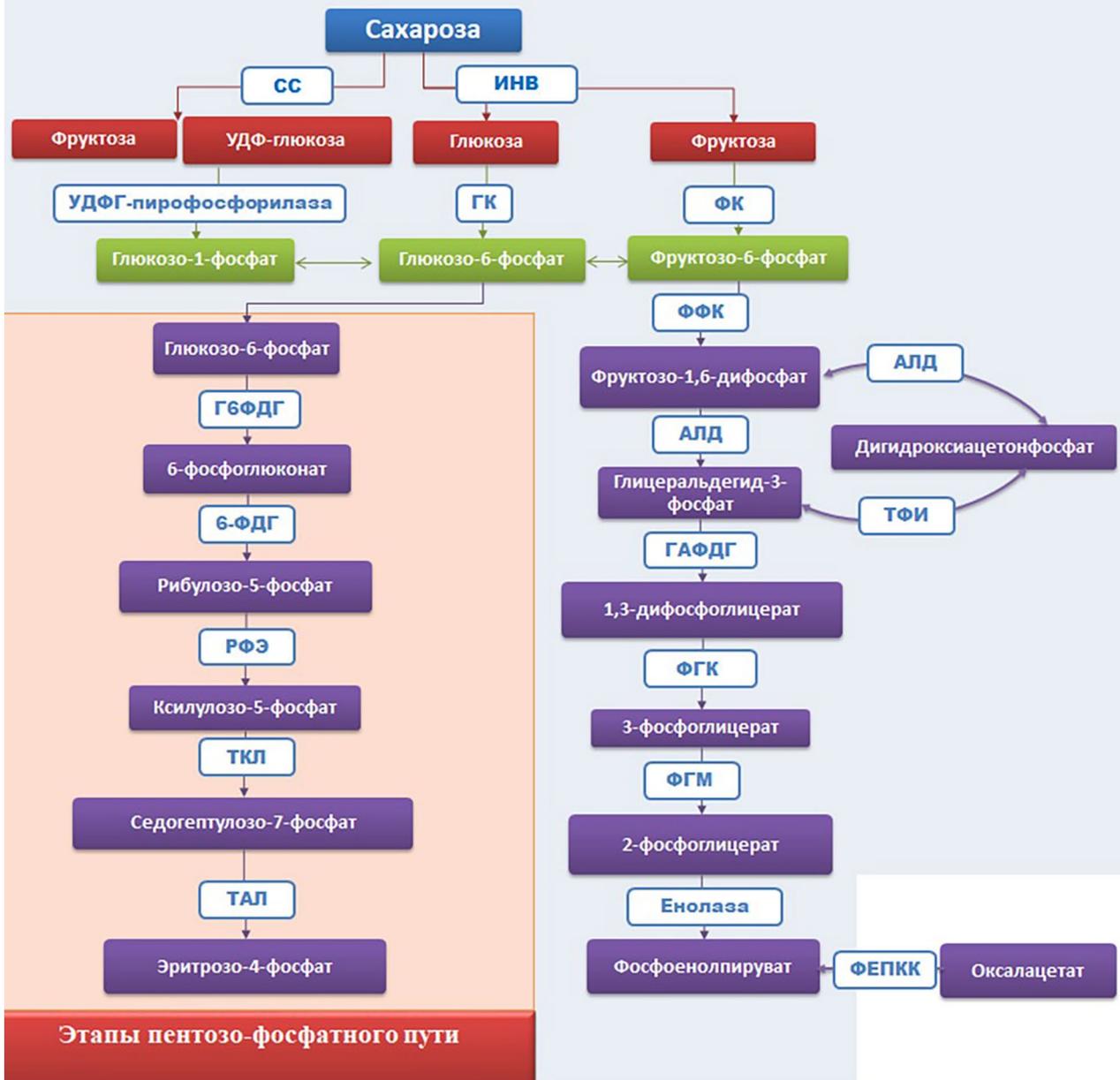


Рис. 2. Пути метаболизма сахарозы и основные этапы гликолиза и пентозо-фосфатного пути, предшествующие формированию ядровой древесины:

СС – сахарозосинтаза, ИНВ – инвертаза, ГК – гексокиназа, ФК – фруктокиназа, ФФК – фосфофруктокиназа, АЛД – альдолаза, ТФИ – триозофосфатизомераза, ГАФДГ – глицеральдегидфосфатдегидрогеназа, ФГК – фосфоглицерокиназа, ФГМ – фосфоглицеромутаза, ФЕПКК – фосфоенолпируваткарбоксыкиназа, Г6ФДГ – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, 6-ФДГ – 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, РФЭ – рибулозо-5-фосфат-3-эпимераза, ТКЛ – транскетолаза, ТАЛ – трансальдолаза

Fig. 2. Sucrose metabolism pathways and the main stages of glycolysis and the pentose phosphate pathway preceding the heartwood formation:

СС – sucrose synthase, ИНВ – invertase, ГК – hexokinase, ФК – fructokinase, ФФК – phosphofructokinase, АЛД – aldolase, ТФИ – triosephosphate isomerase, ГАФДГ – glyceraldehyde phosphate dehydrogenase, ФГК – phosphoglycerokinase, ФГМ – phosphoglyceromutase, ФЕПКК – phosphoenolpyruvate carboxykinase, Г6ФДГ – glucose-6-phosphate dehydrogenase, 6-ФДГ – 6-phosphogluconate dehydrogenase, РФЭ – ribulose-5-phosphate-3-epimerase, ТКЛ – transketolase, ТАЛ – transaldolase



Рис. 3. Схематическое изображение этапов шикиматного пути:

ДАГФ – 3-деокси-D-арабиногептулозонат-7-фосфат, ДГХС – 3-дегидрохинатсинтаза, ДГХД – 3-дегидрохинатдегидротата, ШК – шикиматкиназа, ЕПШФС – 5-енолпирувилшикимат-3-фосфатсинтаза, ХС – хоризматсинтаза, ХМ – хоризматмутаза, ПАТ – префенатаминотрансфераза, АДГ – аргенатдегидрогеназа

Fig. 3. Schematic representation of the shikimate pathway stages:

ДАГФ – 3-deoxy-D-arabinoheptulosonate-7-phosphate, ДГХС – 3-dehydroquinate synthase, ДГХД – 3-dehydroquinate dehydratase, ШК – shikimate kinase, ЕПШФС – 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase, ХС – chorismate synthase, ХМ – chorismate mutase, ПАТ – prephenate aminotransferase, АДГ – argenate dehydrogenase

нилаланинаммиаклиаза (ФАЛ) – ключевой фермент, переключающий метаболизм на синтез флаваноидов; халконсинтаза (ХС) – ключевой фермент синтеза флаваноидных компонентов; флаванон-3-гидроксилаза и дигидрофлаванол-4-редуктаза [Burtin et al., 1998; Duroux et al., 1998; Magel et al., 2000; Beritognolo et al., 2002; Taylor et al., 2002; Mayer et al., 2006; Moraes, Pereira, 2012]. Несмотря на повышенную активность этих ферментов в TZ, считается, что основная масса экстрактивных веществ ядровой древесины формируется вторичными реакциями, такими как гидролиз фенольных гликозидов [Duroux et al., 1998], окисление, интерконверсия и полимеризация низкомолекулярных фенольных соединений [Dellus et al., 1997; Burtin et al., 1998], в которых в качестве ферментов могут выступать пероксидазы [Dehon et al., 2002].

Выделяют два типа образования HW, основанные на макро- и микроскопических и биохимических исследованиях, – *Robinia*-Type (семейство Бобовые) и *Juglans*-Type (семейство Ореховые). У растений, отнесенных к первому типу, экстрактивные вещества накапливаются в узкой зоне между заболонью и ядровой древесиной. При этом в стареющей заболони нет никаких фенольных прекурсоров [Nair et al., 1981; Bergström et al., 1999; Bergström, 2003; Magel et al., 2000]. Экстрактивные вещества синтезируются из сахарозы, образуемой из крахмала [Magel et al., 2000]. В TZ повышается активность СС, ФАЛ и ХС. Молекулярный анализ показал, что если активность ХС регулируется на уровне экспрессии кодирующих ее генов, то активности ФАЛ – в основном на посттрансляционном уровне [Magel, Hübner, 1997; Magel et al., 2000].

У растений, отнесенных ко второму типу, фенольные прекурсоры аккумулируются в стареющих тканях заболони и уже преобразуются в TZ [Burtin et al., 1998; Taylor et al., 2002]. Присутствие этих веществ, по-видимому, вызывает нежелательное изменение цвета заболони во время транспортировки и хранения древесины [Koch, 2004] или запланированное во время обработки паром [Burtin et al., 1998]. Фенольные экстрактивные вещества также могут синтезироваться *de novo* из сахаров в TZ [Beritognolo et al., 2002] за счет деятельности ФАЛ и ХС, как у первого типа [Dellus et al., 1997; Burtin et al., 1998; Mayer et al., 2006]. Встречается у таких растений, как *Pseudotsuga* [Dellus et al., 1997], *Platycarya* [Tanaka et al., 1998], *Prunus serotina* [Mayer et al., 2006] и *Eucalyptus globulus* [Moraes, Pereira, 2012].



Рис. 4. Основные этапы биогенеза фенилпропаноидов и флавоноидов при формировании ядровой древесины:

ФАЛ – фенилаланинаммиаклиаза, 4ГТК – 4-гидроксилаза *транс*-коричной кислоты, ФОК – фенолоксидаза, ОМТ – *о*-метилтрансфераза, ХС – халконсинтаза

Fig. 4. Main stages of phenylpropanoids and flavonoids biogenesis in the heartwood formation:

ФАЛ – phenylalanine ammonia lyase, 4ГТК – 4-hydroxylase of *trans*-cinnamic acid, ФОК – phenoloxidase, ОМТ – *о*-methyltransferase, ХС – chalcone synthase

### Молекулярно-генетический контроль формирования ядровой древесины

До сих пор неясно, когда и как происходит иницирование образования HW. В некоторых работах [Magel et al., 2000; Plomion et al., 2001; Yang et al., 2004; Spicer, 2005; Huang et al., 2009] формирование HW определяется как сложный биологический процесс, обусловленный ПКС клеток лучевой паренхимы в TZ, ориентированных как в осевом, так и в радиальном направлении. Имеются данные об участии растительных гормонов – этилена и ауксина в регуляции образования HW [Hillis, 1987; Nilsson et al., 2002; Yang et al., 2004; Lim et al., 2016]. Известно, что образование HW у древесных пород в значительной степени зависит от скорости роста, возраста, вида и условий окружающей среды [Gjerdrum, 2003], вместе с тем в литературе имеется множество данных, что этот процесс регулируется молекулярно-генетическими фак-

торами [Yang et al., 2004; Huang et al., 2009; Lim et al., 2016; Celedon, Bohlmann, 2017].

В некоторых работах [Yang et al., 2004; Huang et al., 2009; Lim et al., 2016; Celedon, Bohlmann, 2017] показано изменение экспрессии генов в ходе образования HW. Транскриптомный анализ позволил выявить ряд генов – индикаторов образования HW, имеющих статистически значимую дифференциальную экспрессию в TZ, по сравнению с SW (табл.). Полученные данные показывают, что в TZ в большей степени экспрессируются те гены, которые участвуют в процессах вторичного метаболизма, в ходе которых образуются экстрактивные вещества.

В исследованиях, проведенных на растениях *Robinia pseudoacacia* L. и *Juglans nigra*, была показана корреляция между содержанием экстрактивных веществ в TZ и уровнем транскрипции генов, кодирующих ФАЛ (*PAL*) и ХС (*CHS*) [Magel, Hübner, 1997; Beritognolo et al., 2002]. Исследование древесины сосны обыкновенной

Гены, гиперэкспрессирующиеся в транзитной зоне по сравнению с заболонью в ходе формирования ядровой древесины

Genes overexpressed in the transition zone compared to sap wood during heartwood formation

Ген Gene	Название белка Protein name	Ссылка Reference
<b>Метаболизм сахарозы Metabolism of sucrose</b>		
<i>SUS</i>	Сахарозосинтаза Sucrose synthase	Yang et al., 2004; Lim et al., 2016
<i>PFK</i>	Фосфофруктокиназа Phosphofructokinase	Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>INV</i>	Инвертаза Invertase	«
<i>FK</i>	Фруктокиназа Fructokinase	«
<i>GPI</i>	Глюкозо-6-фосфатизомераза Glucose-6-phosphate isomerase	«
<i>HK</i>	Гексокиназа Hexokinase	«
<b>Гликолиз Glycolysis</b>		
<i>FBA</i>	Фруктозо-1,6-дифосфатальдолоза Fructose-1,6-diphosphate aldolase	«
<i>TAL</i>	Трансальдолаза Transaldolase	«
<i>TFI</i>	Триозофосфатизомераза Triosephosphate isomerase	«
<i>PGK</i>	Фосфоглицераткиназа Phosphoglycerate kinase	«
<i>ENO</i>	Енолаза Enolase	Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Lim, 2017
<b>Пентозо-фосфатный путь Pentose-phosphate pathway</b>		
<i>G6PDH</i>	Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа Glucose-6-phosphate dehydrogenase	Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>6PGDH</i>	6-фосфоглюконатдегидрогеназа 6-phosphogluconate dehydrogenase	«
<i>TKL/TKT</i>	Транскетолаза Transketolase	«
<b>Глюконеогенез Gluconeogenesis</b>		
<i>PEPCK</i>	Фосфоенолпируваткарбоксикиназа Phosphoenolpyruvate carboxykinase	Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Lim, 2017
<b>Шикиматный путь Shikimate pathway</b>		
<i>DHS</i>	3-дезоксид-арабиногептулозонат-7-фосфатсинтаза 3-deoxy-D-arabinoheptulosonate-7-phosphate synthase	Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>DHQS</i>	Дегидрохиннатсинтаза Dehydroquinnate synthase	«
<i>SDH</i>	Шикиматдегидрогеназа Shikimate dehydrogenase	«
<i>SK</i>	Шикиматкиназа Shikimate kinase	«
<i>EPSPS</i>	5-енолпирувилшикимат-3-фосфатсинтаза 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase	«
<i>CS</i>	Хоризматсинтаза Chorismate synthase	«
<i>CM</i>	Хоризматмутаза Chorismate mutase	«
<i>PDT</i>	Префенатдегидратаза Prephenate dehydratase	«

Окончание табл.

Table (continued)

Ген Gene	Название белка Protein name	Ссылка Reference
<b>Биогенез фенолпропаноидов и флавоноидов</b> <b>Biogenesis of phenylpropanoids and flavonoids</b>		
<i>PAL</i>	Фенилаланинаммиаклиаза Phenylalanine ammonia lyase	Beritognolo et al., 2002; Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Celedon, Bohlmann, 2017; Lim, 2017
<i>4CL</i>	4-кумарат-КоА-лигаза 4-coumarate-CoA ligase	Hauch, Magel, 1998; Magel et al., 2000; Beritognolo et al., 2002; Lim et al., 2016; Celedon, Bohlmann, 2017
<i>STS</i>	Стильбенсинтаза Stilbene synthase	Lim et al., 2016; Celedon, Bohlmann, 2017; Lim, 2017
<i>OMT</i>	О-метилтрансфераза O-methyl transferase	Yang et al., 2004; Lim et al., 2016;
<i>CHS</i>	Халконсинтаза Chalcone synthase	Magel, Hübner, 1997; Beritognolo et al., 2002
<b>Метаболизм гормонов</b> <b>Hormone metabolism</b>		
<i>Ga2ox</i>	Гибберелин-2-оксидаза Gibberelin-2-oxidase	Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>ACO</i>	Аминоциклопропан-1-карбоксилатоксидаза Aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase	«
<i>SAM</i>	S-аденозилметионинсинтаза S-adenosylmethionine synthase	Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Lim, 2017
<b>Дегидратация и программируемая клеточная смерть</b> <b>Dehydration and programmed cell death</b>		
<i>BFN</i>	Бифункциональная эндонуклеаза Bifunctional endonuclease	Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>DRP</i>	Белки, связанные с высыханием растений DRPs (Desiccation-Related Protein)	«
<b>Формирование клеточной стенки и лигнификация</b> <b>Cell wall formation and lignification</b>		
<i>HCT</i>	Шикимат-О-гидроксициннамоилтрансфераза Shikimate-O-hydroxycinnamoyl transferase	«
<i>C3H</i>	Кумарат-3-гидроксилаза Coumarate-3-hydroxylase	«
<i>CCOMT</i>	Каффеоил-КоА-О-метилтрансфераза Caffeoyl-CoA-O-methyl transferase	Lim et al., 2016; Lim, 2017; Paasela et al., 2017
<i>CCR</i>	Циннамоил-КоА-редуктаза Cinnamoyl-CoA reductase	Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>CAD</i>	Циннамоил-алкоголь-дегидрогеназа Cinnamoyl alcohol dehydrogenase	Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>ABF</i>	α-L-арабинофуранозидаза α-L-arabinofuranosidase	Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>XET</i>	Ксилоглюкан-эндотрансгликозилаза Xyloglucan endotransglycosylase	«
<b>Факторы транскрипции</b> <b>Transcription factors</b>		
<i>MYB</i>	MYB-белок (myeloblastosis) MYB- protein (myeloblastosis)	«
<i>NAC</i>	NAC-доменсодержащий белок NAC-domain-containing protein	Lim et al., 2016
<i>KNAT3</i>	Гомеодоменсодержащий белок (KNOTTED-like for <i>Arabidopsis thaliana</i> ) Homeodomain-containing protein (KNOTTED-like for <i>Arabidopsis thaliana</i> )	Huang et al., 2009
<b>Ответные реакции растений</b> <b>Plant responses</b>		
<i>CHI (Class VII)</i>	Хитиназа (Class VII) Chitinase (Class VII)	Lim et al., 2016; Lim, 2017
<i>PR10</i>	PR-белок (pathogenesis-related) PR-protein (pathogenesis-related)	«

с использованием транскриптомного анализа также выявило повышенный паттерн экспрессии гена *PAL*, а также генов *4CL*, *STS*, *OMT*, кодирующих 4-кумарат-КоА-лигазу, стильбенсинтазу и О-метилтрансферазу соответственно [Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Lim, 2017]. Данные ферменты играют ключевую роль в биосинтезе фенолпропаноидов в TZ, что является особенностью формирования ядровой древесины у хвойных пород [Celedon, Bohlmann, 2017].

У растений *Pinus sylvestris* во время формирования HW также активируются гены биосинтеза лигнина [Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Lim, 2017; Paasela et al., 2017] (табл.). Одним из основных компонентов экстрактивных веществ хвойных пород являются смоляные кислоты, однако в работе Lim с соавторами [2016] показано, что экспрессия генов *TPS* и *CYP720B*, кодирующих дитерпенсинтазу и цитохром P450, была выше в SW, по сравнению с TZ, в течение всего года. Полученные данные указывают на то, что смоляные кислоты у *P. sylvestris* загружаются из заболони, а не синтезируются в переходной зоне, из чего следует, что формирование ядровой древесины у данного вида относится к типу II [Celedon, Bohlmann, 2017].

На растениях *P. sylvestris* и *Robinia pseudoacacia* была показана также гиперэкспрессия генов *G6PDH*, *6PGDH*, *TKL/TKT*, *PEPCK*, кодирующих ферменты гликолиза и ПФП (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, транскетолаза, фосфоенолпируваткарбоксикиназа) [Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Lim, 2017]. Интересными являются данные по уровню экспрессии гена, кодирующего *CC (SUS)*, показано 4–5-кратное ее увеличение в TZ, по сравнению с SW [Yang et al., 2004; Lim et al., 2016; Lim, 2017]. Активность *CC* часто рассматривают как показатель метаболической активности растительных тканей [Winter, Hubner, 2000], что указывает на возможный синтез метаболитов в транзитной зоне еще до начала ПКС.

Наряду с вышеперечисленными генами важную роль в регуляции ПКС, процессов вторичного метаболизма, ответных реакций, а также реакций биосинтеза компонентов вторичной клеточной стенки играют факторы транскрипции (ТФ), в частности ТФ с NAC-доменом и MYB-доменом [Dubos et al., 2010; Bollhöner et al., 2012; Nakano et al., 2015]. В исследовании, проведенном на сосне [Lim et al., 2016; Lim, 2017], выявлена гиперэкспрессия *MYB* и *NAC* в TZ по сравнению с SW в течение всего года. Было также показано, что экспрессия данных ТФ коррелирует с экспрессией генов, вовлеченных в биосинтез стильбенов в TZ. В ходе работы, проведенной на растениях *Juglans nig-*

*ra* L. [Huang et al., 2009], получены данные, свидетельствующие также о возможном участии в формировании HW еще одного ТФ – *KNAT3* (KNOTTED-like for *Arabidopsis thaliana* 3). Выявлено значительное превышение уровня транскрипции гена *KNAT3* в TZ и внутренних слоях заболони по сравнению с внешней заболонью.

Исследования, проведенные на растениях разных видов, показали, что при формировании HW, так же как и при ПКС, происходит нарушение целостности клеток, фрагментация ядра, дегенерация митохондрий, разрушение вакуолей и высвобождение фенольных экстрактивных веществ [Nauch, Magel, 1998; Magel et al., 2000]. В некоторых исследованиях [Farage-Barhom et al., 2008; Bollhöner et al., 2012] имеются данные о том, что важным участником регуляции ПКС растений является бифункциональная эндонуклеаза, кодируемая геном *BFN*. Наряду с этим на растениях *P. sylvestris* показано тридцатикратное увеличение экспрессии гена *BFN* в TZ в ходе формирования HW [Lim et al., 2016; Lim, 2017]. Гиперэкспрессия гена *BFN* согласуется с имеющимися данными о ядерной дегенерации клеток лучевой паренхимы в TZ. Это свидетельствует, что ПКС действительно является этапом формирования HW [Taylor et al., 2002; Spicer, 2005; Nakada, Fukatsu, 2012].

Имеющиеся в литературе данные указывают на то, что формированию HW предшествует потеря воды в TZ [Rust, 1999; Bergström, 2003; Nakada, Fukatsu, 2012]. В исследованиях Lim с соавт. [2016, 2017] показано снижение в TZ уровня транскрипции генов, кодирующих белки аквапорины, связанные с межклеточным транспортом и гомеостазом [Nachez et al., 2006]. На фоне снижения экспрессии аквапоринов в TZ, по сравнению с заболонью, наблюдается превышение уровня транскрипции генов *DRP* (Desiccation-Related Protein), кодирующих белки, связанные с высыханием растений. Гиперэкспрессия *DRPs* защищает клетки переходной зоны от дефицита воды в ходе формирования HW. Кроме того, в TZ показана высокая, по сравнению с заболонью, активность генов *PR10* и *CHI*, кодирующих PR-белок (pathogenesis-related) и хитиназу участвующих в защитных реакциях растений [Lim et al., 2016; Lim, 2017]. Показано, что хитиназа участвует также в лигнификации вторичной клеточной стенки [Grover, 2012].

## Заключение

С момента первого описания разных по качеству частей древесины (заболонной и ядровой), выявления того, что свойства древесины существенно зависят от соотношения этих частей,

и до настоящего времени у специалистов разных областей не уменьшался интерес к изучению процесса формирования ядровой древесины. В зависимости от развития приборной базы и появления современных методов исследования приоритетными были разные аспекты этой проблемы: изучение анатомических особенностей и анализ жизнедеятельности паренхимных клеток при формировании ядровой древесины; химический состав заболонной и ядровой древесины; биохимические вопросы, включающие изучение ферментов углеводного и фенольного метаболизма, которые задействованы в формировании ядровой древесины; изучение экспрессии генов углеводного и фенольного метаболизма; поиск транскрипционных факторов, регулирующих формирование ядровой древесины; изучение образования ядровой древесины с позиций программируемой клеточной смерти.

Несмотря на долгую историю изучения формирования ядровой древесины, наши знания о механизмах, регулирующих ее образование, ограничены. Экспериментально трудно наблюдать процессы, происходящие в заболони и приводящие к образованию ядровой древесины. Это связано с невысоким процентом живых клеток в пределах переходной зоны и, следовательно, малым количеством ДНК и РНК, которые, кроме того, имеют низкое качество. Накопление фенольных компонентов в клетках паренхимы также затрудняет применение современных биохимических и молекулярных методов. В связи с этим процесс формирования ядровой древесины остается малоизученным и требует дальнейшего исследования у многих коммерчески важных видов и основных лесообразующих пород.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).*

## Литература

Ванин С. И. Древесиноведение. Л.: Гослестехиздат, 1949. 472 с.

Иванов Л. А. Анатомия растений. Л.: Гослестехиздат, 1939. С. 83–96.

Уголев Б. Н. Древесиноведение и товароведение коммерческих пород: Учеб. пособие к проведению лабораторной работы для студентов по спец. 022900. М.: Изд-во МГУЛ, 2004. 76 с.

Bamber R. K., Fukazawa K. Sapwood and heartwood: A review // *Forestry Abstr.* 1985. Vol. 46. P. 567–580.

Beekwilder J., Houwelingen A., Cankar K., Dijk A., Jong R., Stoopen G., Bouwmeester H., Achkar J., Sonke T., Bosch D. Valencene synthase from the heart-

wood of Nootka cypress (*Callitropsis nootkatensis*) for biotechnological production of valencene // *Plant Biotechnol. J.* 2014. Vol. 12, no. 2. P. 174–182. doi: 10.1111/pbi.12124

Belt T., Keplinger T., Hänninen T., Rautkaria L. Cellular level distributions of Scots pine heartwood and knot heartwood extractives revealed by Raman spectroscopy imaging // *Industrial Crops & Products.* 2017. Vol. 108 P. 327–335. doi: 10.1016/j.indcrop.2017.06.056

Bergström B. Chemical and structural changes during heartwood formation in *Pinus sylvestris* // *Forestry.* 2003. Vol. 76, no. 1. P. 45–53. doi: 10.1093/forestry/76.1.45

Bergström B., Gustafsson G., Gref R., Ericsson A. Seasonal changes of pinosylvin distribution in the sapwood/heartwood boundary of *Pinus sylvestris* // *Trees.* 1999. No. 14. P. 65–71. doi: 10.1007/PL00009754

Beritognolo I., Magel E., Abdel-Latif A., Charpentier J., Jay-Allemand C., Breton C. Expression of genes encoding chalcone synthase, flavanone 3-hydroxylase and dihydroflavonol 4-reductase correlates with flavanol accumulation during heartwood formation in *Juglans nigra* // *Tree Physiol.* 2002. No. 22. P. 291–300. doi: 10.1093/treephys/22.5.291

Bollhöner B., Prestele J., Tuominen H. Xylem cell death: emerging understanding of regulation and function // *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63, no. 3. P. 1081–1094. doi: 10.1093/jxb/err4382012

Bowman W. P., Barbour M. M., Turnbull M. H., Tissue D. T., Whitehead D., Griffin K. L. Sap flow rates and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO<sub>2</sub> efflux from stems of mature *Dacrydium cupressinum* trees // *New Phytologist.* 2005. Vol. 167, no. 3. P. 815–828.

Burtin P., Jay-Allemand C., Charpentier J., Janin G. Natural wood colouring process in *Juglans* sp. (*J. nigra*, *J. regia* and hybrid *J. nigra* 23 × *J. regia*) depends on native phenolic compounds accumulated in the transition zone between sapwood and heartwood // *Trees.* 1998. No. 12. P. 258–264.

Celedon J., Chiang A., Yuen M., Diaz-Chavez M. L., Madilao L. L., Finnegan P. M., Barbour E. L., Bohlmann J. Heartwood-specific transcriptome and metabolite signatures of tropical sandalwood (*Santalum album*) reveal the final step of (Z)-santalol fragrance biosynthesis // *Plant J.* 2016. Vol. 86, no. 4. P. 289–299. doi: 10.1111/tpj.13162

Celedon J., Bohlmann J. An extended model of heartwood secondary metabolism in formed by functional genomics // *Tree Physiol.* 2017. No. 38. P. 311–319. doi: 10.1093/treephys/tpx070

Dadswell H. E., Hillis W. E. Chapter 1-Wood // *Wood Extractives and their Significance to the Pulp and Paper Industry.* 1962. P. 3–55.

Dehon L., Macheix J. J., Durand M. Involvement of peroxidases in the formation of the brown coloration of heartwood in *Juglans nigra* // *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53, no. 367. P. 303–311.

Dellus V., Mila I., Scalabert A., Menard C., Michon V., Herve du Penhoat C. L. M. Douglas-fir polyphenols and heartwood formation // *Phytochem.* 1997. Vol. 45, no. 8. P. 1573–1578.

- Dubos C., Stracke R., Grotewold E., Weisshaar B., Martin C., Lepiniec L. MYB transcription factors in *Arabidopsis* // Trends Plant Sci. 2010. Vol. 15, no. 10. P. 573–581. doi: 10.1016/j.tplants.2010.06.005
- Duroux L., Delmotte F., Lancelin J., Keravis G., Jay-Allemand C. Insight into naphthoquinone metabolism:  $\beta$ -glucosidase-catalysed hydrolysis of hydrojuglone  $\beta$ -d-glucopyranoside // Biochem J. 1998. Vol. 333, no. 2. P. 275–283 doi: 10.1042/bj3330275
- Ekeberg D., Flæte P., Eikesnes M., Fongen M., Naess-Andresen C. F. Qualitative and quantitative determination of extractives in heartwood of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) by gas chromatography // J. Chromatogr. A. 2006. No. 1109. P. 267–272. doi: 10.1016/j.chroma.2006.01.027
- Farage-Barhom S., Burd S., Sonogo L., Perl-Treves R., Lers A. Expression analysis of the BFN1 nuclease gene promoter during senescence, abscission, and programmed cell death-related processes // J. Exp. Bot. 2008. Vol. 59, no. 12. P. 3247–3258. doi: 10.1093/jxb/ern176
- Fromm J. Cellular aspects of wood formation. Heidelberg; New York; Dordrecht; London: Springer, 2013. P. 3–39.
- Fujii T., Suzuki Y., Kuroda N. Bordered pit aspiration in the wood of *Cryptomeria japonica* in relation to air permeability // IAWA J. 1997. Vol. 18, no. 1. P. 69–76.
- Gjerdrum P. Heartwood in relation to age and growth rate in *Pinus sylvestris* L. in Scandinavia // Forestry. 2003. Vol. 76, no. 4. P. 413–424.
- Grover A. Plant chitinases: Genetic diversity and physiological roles // Crit. Rev. Plant Sciences. 2012. Vol. 31. P. 57–73. doi: 10.1080/07352689.2011.616043
- Hachez C., Zelazny E., Chaumont F. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: A key to understand their physiological functions? // Biochim. Biophys. Acta – Biomembranes. 2006. Vol. 1758, no. 8. P. 1142–1156.
- Harju A. M., Venäläinen M. Measuring the decay resistance of Scots pine heartwood indirectly by the Folin-Ciocalteu assay // Can. J. Forest Res. 2006. No. 36. P. 1797–1804. doi: 10.1139/x06-074
- Harju K., Vesterinen J., Yli-Kauhaluoma J. Solid-phase synthesis of amino acid derived *N*-unsubstituted pyrazoles via sydnone // Organic Letters. 2009. Vol. 11, no. 11. P. 2219–2221. doi: 10.1021/ol900704b
- Hauch S., Magel E. Extractable activities and protein content of sucrose-phosphate synthase, sucrose synthase and neutral invertase in trunk tissues of *Robinia pseudoacacia* L. are related to cambial wood production and heartwood formation // Planta. 1998. Vol. 207. P. 266–274.
- Hillis W. E. Heartwood and tree exudates. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1987. 268 p.
- Holl W., Lenzian K. Respiration in the sapwood and heartwood of *Robinia pseudoacacia* // Phytochem. 1973. Vol. 12, no. 5. P. 975–977. doi: 10.1016/0031-9422(73)85002-2
- Houle D., LaFlèche M. R., Duchesne L. Sequential extractions of elements in tree rings of balsam fir and white spruce // Comm. Soil Sci. Plant Anal. 2008. Vol. 39, no. 7–8. P. 1138–1146.
- Huang Z., Meilan R., Woeste K. A KNAT3-like homeobox gene from *Juglans nigra* L., JnKNAT3-like, highly expressed during heartwood formation // Plant Cell Rep. 2009. No. 28. P. 1717–1724. doi: 10.1007/s00299-009-0771-6
- Huang Z., Tsai C., Harding S., Meilan R., Woeste K. A Cross-species transcriptional profile analysis of heartwood formation in black walnut // Plant Mol. Biol. Rep. 2010. No. 28. P. 222–230. doi: 10.1007/s11105-009-0144-x
- International association of wood anatomists (IAWA). Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Winterthur, Switzerland: Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia, 1964. 186 p.
- Koch K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development // Current Opinion in Plant Biol. 2004. No. 7. P. 235–246.
- Kuroda K., Yamashita K., Fujiwara F. Cellular level observation of water loss and the refilling of tracheids in the xylem of *Cryptomeria japonica* during heartwood formation // Trees. 2009. No. 23. P. 1163–1172. doi: 10.1007/s00468-009-0356-6
- Lim K., Harju A., Paulin L., Kärkkäinen K., Paase-la T., Venäläinen M., Auvinen P., Teeri T. Developmental changes in Scots pine transcriptome during heartwood formation // Plant Physiol. 2016. No. 172(3). P. 1–38. doi: 10.1104/pp.16.01082
- Lim K. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) heartwood formation and wounding stress: A view from the transcriptome // Biol. 2017.
- Macfarlane C., Lardner T., Patterson K., Grigg A. H. A new model for predicting understorey leaf area from biomass in eucalypt forest to test the ecohydrological equilibrium theory // Methods Ecol. Evol. 2010. Vol. 1, no. 4. P. 371–379. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00038.x
- Magel E., Einig W., Hampp R. Carbohydrates in trees // Developments in Crop Science. 2000. Vol. 26. P. 317–336. doi: 10.1016/S0378-519X(00)80016-1
- Magel E., Holl W. Storage carbohydrates and adenine nucleotides in trunks of *Fagus sylvatica* L. in relation to discolored wood // Holzforschung. 1993. Vol. 47, no. 1. P. 19–24. doi: 10.1515/hfsg.1993.47.1.19
- Magel E., Hübner B. Distribution of phenylalanine ammonia lyase and chalcone synthase within trunks of *Robinia pseudoacacia* L. // Botanica Acta. 1997. Vol. 110, no. 4. doi: 10.1111/j.1438-8677.1997.tb00646.x
- Mancuso S., Shabala S. Waterlogging signalling and tolerance in plants. Berlin; Heidelberg, Germany: Springer, 2010. P. 1–294.
- Mayer I., Koch G., Puls J. Topochemical investigations of wood extractives and their influence on colour changes in American black cherry (*Prunus serotina* Borkh.) // Holzforschung. 2006. Vol. 60, no. 6. P. 589–594. doi: 10.1515/HF.2006.100
- Meerts P. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review // Ann. For. Sci. 2002. Vol. 59. P. 713–722. doi: 10.1051/forest:2002059
- Morais M. C., Pereira H. Variation of extractives content in heartwood and sapwood of *Eucalyptus globulus* trees // Wood Sci. Technol. 2012. Vol. 46, no. 4. P. 709–719.

- Nair M. N. B., Shah J. J., Pandalai R. C. Wood anatomy and histochemical changes of sapwood during heartwood formation in *Bridelia retusa* Spreng // Plant Sci. 1981. Vol. 90, no. 5. P. 425–433.
- Nakada R., Fujisawa Y., Hirakawa Y. Soft X-ray observation of water distribution in the stem of *Cryptomeria japonica* D. Don I: General description of water distribution // J. Wood Sci. 1999. Vol. 45. P. 188–193.
- Nakada R. Within-stem water distribution in living trees of some conifers // IAWA J. 2006. Vol. 27, no. 3. P. 313–327. doi: 10.1163/22941932-90000157
- Nakada R. Variation of water distribution within living stems and its causal factors in *Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don // Bull. of the Forest Tree Breeding Center (Japan). 2007. No. 23. P. 121–254.
- Nakada R., Fukatsu E. Seasonal variation of heartwood formation in *Larix kaempferi* // Tree Physiol. 2012. Vol. 32. P. 1497–1508. doi: 10.1093/treephys/tps108
- Nakano Y., Yamaguchi M., Endo H., Rejab N. A., Misato O. NAC–MYB-based transcriptional regulation of secondary cell wall biosynthesis in land plants // Front. Plant Sci. 2015. doi: 10.3389/fpls.2015.00288
- Nawrot M., Pazdrowski W., Szymański M. Dynamics of heartwood formation and axial and radial distribution of sapwood and heartwood in stems of European larch (*Larix decidua* Mill.) // J. Forest Sci. 2008. No. 54. P. 409–417.
- Nilsson M., Wikman S., Eklund L. Induction of discolored wood in Scots pine (*Pinus sylvestris*) // Tree Physiol. 2002. Vol. 22, no. 5. P. 331–338.
- Okada N., Hirakawa Y., Katayama Y. Application of activable tracers to investigate radial movement of minerals in the stem of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) // J. Wood Sci. 2011. Vol. 57, no. 5. P. 421–428.
- Okada N., Hirakawa Y., Katayama Y. Radial movement of sapwood-injected rubidium into heartwood of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in the growing period // J. Wood Sci. 2012. No. 58. P. 1–8. doi: 10.1007/s10086-011-1218-6
- Onuorah E. O. The efficacy of heartwood extracts of *Azelia africana* and *Erythrophleum suaveolens* as wood preservative // Journal-Timber Development Association of India. 2001. Vol. 47, no. 1/2. P. 10–26.
- Paasela T., Lim K. J., Pietiäinen M., Teeri T. H. The O-methyltransferase PMT 2 mediates methylation of pinosylvin in Scots pine // New Phytologist. 2017. Vol. 214, no. 4. P. 1537–1550.
- Panshin A. J., de Zeeuw C. Textbook of wood technology. Toronto; Orlando, Canada: McGraw-Hill, 1980. 722 p.
- Partanen J., Harju A., Venäläinen M., Kärkkäinen K. Highly heritable heartwood properties of Scots pine: possibilities for selective seed harvest in seed orchards // Can. J. For. Res. 2011. No. 41. P. 1993–2000. doi: 10.1139/X11-116
- Pfautsch S., Macfarlane C., Ebdon N., Meder R. Assessing sapwood depth and wood properties in *Eucalyptus* and *Corymbia* spp. using visual methods and near infrared spectroscopy (NIR) // Trees. 2012. Vol. 26, no. 3. P. 963–974.
- Plomion C., Leprovost G., Stokes A. Wood formation in trees // Plant Physiol. 2001. Vol. 127, no. 4. P. 1513–1523.
- Račko V., Kačík F., Mišíková O., Hlaváč P., Čunderlík I., Ďurkovič J. The onset of hazel wood formation in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stems // Ann. Forest Sci. 2018. Vol. 75, no. 3. 82 p.
- Rust S. Comparison of three methods for determining the conductive xylem area of Scots pine (*Pinus sylvestris*) // Forestry. 1999. Vol. 72, no. 2. P. 103–108.
- Saito K., Mitsutani T., Imai T., Matsushita Y., Fukushima K. Discriminating the indistinguishable sapwood from heartwood in discolored ancient wood by direct molecular mapping of specific extractives using time-of-flight secondary ion mass spectrometry // Anal. Chem. 2008. Vol. 80, no. 5. P. 1552–1557.
- Scheffer T. C., Cowling E. Natural resistance of wood to microbial deterioration // Ann. Rev. Phytopathol. 1966. Vol. 4. P. 147–170.
- Schultz T. P., Nicholas D. D. Naturally durable heartwood: Evidence for a proposed dual defensive function of the extractives // Phytochem. 2000. Vol. 54. P. 47–52.
- Shain L., Mackay J. P. G. Seasonal fluctuation in respiration if aging xylem in relation to heartwood formation in *Pinus radiata* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 737–741.
- Smith A. L., Campbell C. L., Walker D. B., Hannover J. W. Extracts from black locust as wood preservatives: Extraction of decay resistance from black locust heartwood // Holzforschung. 1989. Vol. 43. P. 293–296.
- Sperry J. S., Perry A. H., Sullivan J. E. M. Pit membrane degradation and air-embolism formation in aging xylem vessels of *Populus tremuloides* // J. Exp. Bot. 1991. Vol. 42, no. 244. P. 1399–1406.
- Spicer R. Senescence in secondary xylem: Heartwood formations an active developmental program // Physiol. Ecol. 2005. P. 457–475. doi: 10.1016/B978-012088457-5/50024-1
- Spicer R., Holbrook N. M. Parenchyma cell respiration and survival in secondary xylem: does metabolic activity decline with cell age // Plant Cell Env. 2007. Vol. 30. P. 934–943.
- Tanaka T., Jiang Z. H., Kouno I. Distribution of ellagic acid derivatives and a diarylheptanoid in wood of *Platycarya strobilacea* // Phytochem. 1998. Vol. 47, no. 5. P. 851–854.
- Taylor A., Gartner B., Morrell J. Heartwood formation and natural durability – a review // Wood Fiber Sci. 2002. Vol. 34, no. 4. P. 587–611.
- Wang L., Li X., Lian H., Ni D., He Y., Chen X., Ruan Y. Evidence that high activity of vacuolar invertase is required for cotton fiber and arabidopsis root elongation through osmotic dependent and independent pathways, respectively // Plant Physiol. 2010. Vol. 154. P. 744–756.
- Winter H., Huber S. Regulation of sucrose metabolism in higher plants: Localization and regulation of activity of key enzymes // Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol. 2000. Vol. 35, no. 4. P. 253–289.
- Xu D., Sung S., Loboda T., Kormanik P., Black C. Characterization of sucrolysis via the uridine diphosphate and pyrophosphate-dependent sucrose synthase pathway // Plant Physiol. 1989. Vol. 90. P. 635–642.
- Yamamoto K. Yearly and seasonal process of maturation of ray parenchyma cells in *Pinus* species // Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ. 1982. Vol. 39. P. 245–296.

Yang J., Kamdem D., Keathley D., Han K. Seasonal changes in gene expression at the sapwood – heartwood transition zone of black locust (*Robinia pseudo-acacia*) revealed by cDNA microarray analysis // *Tree Physiol.* 2004. Vol. 24. P. 461–474.

Ziegler H. Biologische Aspekte der Kernholzbildung // *HOLZ als Roh- und Werkstoff.* 1968. Vol. 26, no. 2. P. 61–68.

Поступила в редакцию 12.10.2020

## References

Ivanov L. A. *Anatomiya rastenii* [Plant anatomy]. Leningrad: Goslestekhizdat, 1939. P. 83–96.

Ugolev B. N. *Drevesinovedenie i tovarovedenie kommercheskikh porod: Ucheb. posobie k provedeniyu laboratornoi raboty dlya studentov po spets. 022900* [Wood science and commodity science of commercial breeds: A textbook for laboratory work for students of specialty 022900]. Moscow: MGUL, 2004. 76 p.

Vanin S. I. *Drevesinovedenie* [Wood science]. Leningrad: Goslestekhizdat, 1949. 472 p.

Bamber R. K., Fukazawa K. Sapwood and heartwood: A review. *Forestry Abstr.* 1985. Vol. 46. P. 567–580.

Beekwilder J., Houwelingen A., Cankar K., Dijk A., Jong R., Stoopen G., Bouwmeester H., Achkar J., Sonke T., Bosch D. Valencene synthase from the heartwood of Nootka cypress (*Callitropsis nootkatensis*) for biotechnological production of valencene. *Plant Biotechnol. J.* 2014. Vol. 12, no. 2. P. 174–182. doi: 10.1111/pbi.12124

Belt T., Keplinger T., Hänninen T., Rautkaria L. Cellular level distributions of Scots pine heartwood and knot heartwood extractives revealed by Raman spectroscopy imaging. *Industrial Crops & Products.* 2017. Vol. 108. P. 327–335. doi: 10.1016/j.indcrop.2017.06.056

Bergström B. Chemical and structural changes during heartwood formation in *Pinus sylvestris*. *Forestry.* 2003. Vol. 76, no. 1. P. 45–53. doi: 10.1093/forestry/76.1.45

Bergström B., Gustafsson G., Gref R., Ericsson A. Seasonal changes of pinosylvin distribution in the sapwood/heartwood boundary of *Pinus sylvestris*. *Trees.* 1999. No. 14. P. 65–71. doi: 10.1007/PL00009754

Beritognolo I., Magel E., Abdel-Latif A., Charpentier J., Jay-Allemand C., Breton C. Expression of genes encoding chalcone synthase, flavanone 3-hydroxylase and dihydroflavonol 4-reductase correlates with flavanol accumulation during heartwood formation in *Juglans nigra*. *Tree Physiol.* 2002. No. 22. P. 291–300. doi: 10.1093/treephys/22.5.291

Bollhöner B., Prestele J., Tuominen H. Xylem cell death: emerging understanding of regulation and function. *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63, no. 3. P. 1081–1094. doi: 10.1093/jxb/err438

Bowman W. P., Barbour M. M., Turnbull M. H., Tissue D. T., Whitehead D., Griffin K. L. Sap flow rates and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO<sub>2</sub> efflux from stems of mature *Dacrydium cupressinum* trees. *New Phytologist.* 2005. Vol. 167, no. 3. P. 815–828.

Burtin P., Jay-Allemand C., Charpentier J., Janin G. Natural wood colouring process in *Juglans* sp. (*J. nigra*, *J. regia* and hybrid *J. nigra* 23 × *J. regia*) depends on native phenolic compounds accumulated in the transition zone between sapwood and heartwood. *Trees.* 1998. No. 12. P. 258–264.

Celedon J., Chiang A., Yuen M., Diaz-Chavez M. L., Madilao L. L., Finnegan P. M., Barbour E. L., Bohlmann J. Heartwood-specific transcriptome and metabolite signatures of tropical sandalwood (*Santalum album*) reveal the final step of (Z)-santalol fragrance biosynthesis. *Plant J.* 2016. Vol. 86, no. 4. P. 289–299. doi: 10.1111/tpj.13162

Celedon J., Bohlmann J. An extended model of heartwood secondary metabolism in formed by functional genomics. *Tree Physiol.* 2017. No. 38. P. 311–319. doi: 10.1093/treephys/tpx070

Dadswell H. E., Hillis W. E. Chapter 1-Wood. *Wood Extractives and their Significance to the Pulp and Paper Industry.* 1962. P. 3–55.

Dehon L., Macheix J. J., Durand M. Involvement of peroxidases in the formation of the brown coloration of heartwood in *Juglans nigra*. *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53, no. 367. P. 303–311.

Dellus V., Mila I., Scalabert A., Menard C., Michon V., Herve du Penhoat C. L. M. Douglas-fir polyphenols and heartwood formation. *Phytochem.* 1997. Vol. 45, no. 8. P. 1573–1578.

Dubos C., Stracke R., Grotewold E., Weisshaar B., Martin C., Lepiniec L. MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 2010. Vol. 15, no. 10. P. 573–581. doi: 10.1016/j.tplants.2010.06.005

Duroux L., Delmotte F., Lancelin J., Keravis G., Jay-Allemand C. Insight into naphthoquinone metabolism:  $\beta$ -glucosidase-catalysed hydrolysis of hydrojuglone  $\beta$ -d-glucopyranoside. *Biochem J.* 1998. Vol. 333, no. 2. P. 275–283. doi: 10.1042/bj3330275

Ekeberg D., Flæte P., Eikenes M., Fongen M., Naess-Andresen C. F. Qualitative and quantitative determination of extractives in heartwood of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) by gas chromatography. *J. Chromatogr. A.* 2006. No. 1109. P. 267–272. doi: 10.1016/j.chroma.2006.01.027

Farage-Barhom S., Burd S., Sonogo L., Perle Treves R., Lers A. Expression analysis of the BFN1 nuclease gene promoter during senescence, abscission, and programmed cell death-related processes. *J. Exp. Bot.* 2008. Vol. 59, no. 12. P. 3247–3258. doi: 10.1093/jxb/ern176

Fromm J. Cellular aspects of wood formation. Heidelberg; New York; Dordrecht; London: Springer, 2013. P. 3–39.

Fujii T., Suzuki Y., Kuroda N. Bordered pit aspiration in the wood of *Cryptomeria japonica* in relation to air permeability. *IAWA J.* 1997. Vol. 18, no. 1. P. 69–76.

Gjerdrum P. Heartwood in relation to age and growth rate in *Pinus sylvestris* L. in Scandinavia. *Forestry.* 2003. Vol. 76, no. 4. P. 413–424.

Grover A. Plant chitinases: Genetic diversity and physiological roles. *Crit. Rev. Plant Sci.* 2012. Vol. 31. P. 57–73. doi: 10.1080/07352689.2011.616043

- Hachez C., Zelazny E., Chaumont F. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: A key to understand their physiological functions? *Biochim. Biophys. Acta – Biomembranes*. 2006. Vol. 1758, no. 8. P. 1142–1156.
- Harju A. M., Venalainen M. Measuring the decay resistance of Scots pine heartwood indirectly by the Folin-Ciocalteu assay. *Can. J. Forest Res.* 2006. No. 36. P. 1797–1804. doi: 10.1139/x06-074
- Harju K., Vesterinen J., Yli-Kauhaluoma J. Solid-phase synthesis of amino acid derived *N*-unsubstituted pyrazoles via sydnone. *Organic Letters*. 2009. Vol. 11, no. 11. P. 2219–2221. doi: 10.1021/ol900704b
- Hauch S., Magel E. Extractable activities and protein content of sucrose-phosphate synthase, sucrose synthase and neutral invertase in trunk tissues of *Robinia pseudoacacia* L. are related to cambial wood production and heartwood formation. *Planta*. 1998. Vol. 207. P. 266–274.
- Hillis W. E. Heartwood and tree exudates. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1987. 268 p.
- Holl W., Lenzian K. Respiration in the sapwood and heartwood of *Robinia pseudoacacia*. *Phytochem*. 1973. Vol. 12, no. 5. P. 975–977. doi: 10.1016/0031-9422(73)85002-2
- Houle D., LaFlèche M. R., Duchesne L. Sequential extractions of elements in tree rings of balsam fir and white spruce. *Comm. Soil Sci. Plant Anal.* 2008. Vol. 39, no. 7–8. P. 1138–1146.
- Huang Z., Meilan R., Woeste K. A KNAT3-like homeobox gene from *Juglans nigra* L., JnKNAT3-like, highly expressed during heartwood formation. *Plant Cell Rep.* 2009. No. 28. P. 1717–1724. doi: 10.1007/s00299-009-0771-6
- Huang Z., Tsai C., Harding S., Meilan R., Woeste K. A Cross-species transcriptional profile analysis of heartwood formation in black walnut. *Plant Mol. Biol. Rep.* 2010. No. 28. P. 222–230. doi: 10.1007/s11105-009-0144-x
- International association of wood anatomists (IAWA). Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Winterthur, Switzerland: Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia, 1964. 186 p.
- Koch K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biol.* 2004. No. 7. P. 235–246.
- Kuroda K., Yamashita K., Fujiwara F. Cellular level observation of water loss and the refilling of tracheids in the xylem of *Cryptomeria japonica* during heartwood formation. *Trees*. 2009. No. 23. P. 1163–1172. doi: 10.1007/s00468-009-0356-6
- Lim K., Harju A., Paulin L., Kärkkäinen K., Paase-la T., Venäläinen M., Auvinen P., Teeri T. Developmental changes in Scots pine transcriptome during heartwood formation. *Plant Physiol.* 2016. No. 172(3). P. 1–38. doi: 10.1104/pp.16.01082
- Lim K. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) heartwood formation and wounding stress: A view from the transcriptome. *Biol.* 2017.
- Macfarlane C., Lardner T., Patterson K., Grigg A. H. A new model for predicting understorey leaf area from biomass in eucalypt forest to test the ecohydrological equilibrium theory. *Methods Ecol. Evol.* 2010. Vol. 1, no. 4. P. 371–379. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00038.x
- Magel E., Einig W., Hampp R. Carbohydrates in trees. *Developments in Crop Science*. 2000. Vol. 26. P. 317–336. doi: 10.1016/S0378-519X(00)80016-1
- Magel E., Holl W. Storage carbohydrates and adenine nucleotides in trunks of *Fagus sylvatica* L. in relation to discolored wood. *Holzforschung*. 1993. Vol. 47, no. 1. P. 19–24. doi: 10.1515/hfsg.1993.47.1.19
- Magel E., Hübner B. Distribution of phenylalanine ammonia lyase and chalcone synthase within trunks of *Robinia pseudoacacia* L. *Botanica Acta*. 1997. Vol. 110, no. 4. doi: 10.1111/j.1438-8677.1997.tb00646.x
- Mancuso S., Shabala S. Waterlogging signalling and tolerance in plants. Berlin; Heidelberg, Germany: Springer, 2010. P. 1–294.
- Mayer I., Koch G., Puls J. Topochemical investigations of wood extractives and their influence on colour changes in American black cherry (*Prunus serotina* Borkh.). *Holzforschung*. 2006. Vol. 60, no. 6. P. 589–594. doi: 10.1515/HF.2006.100
- Meerts P. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review. *Ann. For. Sci.* 2002. Vol. 59. P. 713–722. doi: 10.1051/forest:2002059
- Morais M. C., Pereira H. Variation of extractives content in heartwood and sapwood of *Eucalyptus globulus* trees. *Wood Sci. Technol.* 2012. Vol. 46, no. 4. P. 709–719.
- Nair M. N. B., Shah J. J., Pandalai R. C. Wood anatomy and histochemical changes of sapwood during heartwood formation in *Bridelia retusa* Spreng. *Plant Sci.* 1981. Vol. 90, no. 5. P. 425–433.
- Nakada R., Fujisawa Y., Hirakawa Y. Soft X-ray observation of water distribution in the stem of *Cryptomeria japonica* D. Don I: General description of water distribution. *J. Wood Sci.* 1999. Vol. 45. P. 188–193.
- Nakada R. Within-stem water distribution in living trees of some conifers. *IAWA J.* 2006. Vol. 27, no. 3. P. 313–327. doi: 10.1163/22941932-90000157
- Nakada R. Variation of water distribution within living stems and its causal factors in *Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don. *Bull. of the Forest Tree Breeding Center (Japan)*. 2007. No. 23. P. 121–254.
- Nakada R., Fukatsu E. Seasonal variation of heartwood formation in *Larix kaempferi*. *Tree Physiol.* 2012. Vol. 32. P. 1497–1508. doi: 10.1093/treephys/tps108
- Nakano Y., Yamaguchi M., Endo H., Rejab N. A., Misato O. NAC–MYB-based transcriptional regulation of secondary cell wall biosynthesis in land plants. *Front. Plant Sci.* 2015. doi: 10.3389/fpls.2015.00288
- Nawrot M., Pazdrowski W., Szymański M. Dynamics of heartwood formation and axial and radial distribution of sapwood and heartwood in stems of European larch (*Larix decidua* Mill.). *J. Forest Sci.* 2008. No. 54. P. 409–417.
- Nilsson M., Wikman S., Eklund L. Induction of discolored wood in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Tree Physiol.* 2002. Vol. 22, no. 5. P. 331–338.
- Okada N., Hirakawa Y., Katayama Y. Application of activable tracers to investigate radial movement of minerals in the stem of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*). *J. Wood Sci.* 2011. Vol. 57, no. 5. P. 421–428.

Okada N., Hirakawa Y., Katayama Y. Radial movement of sapwood-injected rubidium into heartwood of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in the growing period. *J. Wood. Sci.* 2012. No. 58. P. 1–8. doi: 10.1007/s10086-011-1218-6

Onuorah E. O. The efficacy of heartwood extracts of *Azelia africana* and *Erythrophleum suaveolens* as wood preservative. *Journal-Timber Development Association of India.* 2001. Vol. 47, no. 1/2. P. 10–26.

Paasela T., Lim K. J., Pietiäinen M., Teeri T. H. The O-methyltransferase PMT 2 mediates methylation of pinosylvin in Scots pine. *New Phytologist.* 2017. Vol. 214, no. 4. P. 1537–1550.

Panshin A. J., de Zeeuw C. Textbook of wood technology. Toronto, Orlando, Canada: McGraw-Hill, 1980. 722 p.

Partanen J., Harju A., Venäläinen M., Kärkkäinen K. Highly heritable heartwood properties of Scots pine: possibilities for selective seed harvest in seed orchards. *Can. J. For. Res.* 2011. No. 41. P. 1993–2000. doi: 10.1139/X11-116

Pfautsch S., Macfarlane C., Ebdon N., Meder R. Assessing sapwood depth and wood properties in *Eucalyptus* and *Corymbia* spp. using visual methods and near infrared spectroscopy (NIR). *Trees.* 2012. Vol. 26, no. 3. P. 963–974.

Plomion C., Leprovost G., Stokes A. Wood formation in trees. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 127, no. 4. P. 1513–1523.

Račko V., Kačík F., Mišíková O., Hlaváč P., Čunderlík I., Ďurkovič J. The onset of hazel wood formation in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stems. *Ann. Forest Sci.* 2018. Vol. 75, no. 3. 82 p.

Rust S. Comparison of three methods for determining the conductive xylem area of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Forestry.* 1999. Vol. 72, no. 2. P. 103–108.

Saito K., Mitsutani T., Imai T., Matsushita Y., Fukushima K. Discriminating the indistinguishable sapwood from heartwood in discolored ancient wood by direct molecular mapping of specific extractives using time-of-flight secondary ion mass spectrometry. *Anal. Chem.* 2008. Vol. 80, no. 5. P. 1552–1557.

Scheffer T. C., Cowling E. Natural resistance of wood to microbial deterioration. *Ann. Rev. Phytopathol.* 1966. Vol. 4. P. 147–170.

Schultz T. P., Nicholas D. D. Naturally durable heartwood: Evidence for a proposed dual defensive function of the extractives. *Phytochem.* 2000. Vol. 54. P. 47–52.

Shain L., Mackay J. P. G. Seasonal fluctuation in respiration of aging xylem in relation to heartwood formation in *Pinus radiata*. *Can. J. Bot.* 1973. Vol. 51. P. 737–741.

Smith A. L., Campbell C. L., Walker D. B., Hanover J. W. Extracts from black locust as wood preservatives: Extraction of decay resistance from black locust heartwood. *Holzforschung.* 1989. Vol. 43. P. 293–296.

Sperry J. S., Perry A. H., Sullivan J. E. M. Pit membrane degradation and air-embolism formation in aging xylem vessels of *Populus tremuloides*. *J. Exp. Bot.* 1991. Vol. 42, no. 244. P. 1399–1406.

Spicer R. Senescence in secondary xylem: Heartwood formations an active developmental program. *Physiol. Ecol.* 2005. P. 457–475. doi: 10.1016/B978-012088457-5/50024-1

Spicer R., Holbrook N. M. Parenchyma cell respiration and survival in secondary xylem: does metabolic activity decline with cell age. *Plant Cell Env.* 2007. Vol. 30. P. 934–943.

Tanaka T., Jiang Z. H., Kouno I. Distribution of ellagic acid derivatives and a diarylheptanoid in wood of *Platycarya strobilacea*. *Phytochem.* 1998. Vol. 47, no. 5. P. 851–854.

Taylor A., Gartner B., Morrell J. Heartwood formation and natural durability – a review. *Wood Fiber Sci.* 2002. Vol. 34, no. 4. P. 587–611.

Wang L., Li X., Lian H., Ni D., He Y., Chen X., Ruan Y. Evidence that high activity of vacuolar invertase is required for cotton fiber and arabidopsis root elongation through osmotic dependent and independent pathways, respectively. *Plant Physiol.* 2010. Vol. 154. P. 744–756.

Winter H., Huber S. Regulation of sucrose metabolism in higher plants: Localization and regulation of activity of key enzymes. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* 2000. Vol. 35, no. 4. P. 253–289.

Xu D., Sung S., Loboda T., Kormanik P., Black C. Characterization of sucrolysis via the uridine diphosphate and pyrophosphate-dependent sucrose synthase pathway. *Plant Physiol.* 1989. Vol. 90. P. 635–642.

Yamamoto K. Yearly and seasonal process of maturation of ray parenchyma cells in *Pinus* species. *Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ.* 1982. Vol. 39. P. 245–296.

Yang J., Kamdem D., Keathley D., Han K. Seasonal changes in gene expression at the sapwood – heartwood transition zone of black locust (*Robinia pseudo-acacia*) revealed by cDNA microarray analysis. *Tree Physiol.* 2004. Vol. 24. P. 461–474.

Ziegler H. Biologische Aspekte der Kernholzbildung. *HOLZ als Roh- und Werkstoff.* 1968. Vol. 26, no. 2. P. 61–68.

Received October 12, 2020

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Галибина Наталия Алексеевна

заместитель директора по научной работе, д. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: galibina@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

## CONTRIBUTORS:

### Galibina, Natalia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: galibina@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 768160

**Никерова Ксения Михайловна**

руководитель аналитической лаборатории, к. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: knikerova@yandex.ru  
тел.: (8142) 768160

**Мощенская Юлия Леонидовна**

старший научный сотрудник лаб. физиологии и цитологии  
древесных растений, к. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: tselishcheva.yulia@mail.ru  
тел.: (8142) 768160

**Ершова Мария Алексеевна**

аспирант лаб. физиологии и цитологии древесных  
растений  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: santa\_maria\_gera@mail.ru  
тел.: (8142) 768160

**Nikerova, Ksenia**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: knikerova@yandex.ru  
tel.: (8142) 768160

**Moshchenskaya, Yulia**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: tselishcheva.yulia@mail.ru  
tel.: (8142) 768160

**Yershova, Maria**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: santa\_maria\_gera@mail.ru  
tel.: (8142) 768160