

УДК 581.143.32:577.152.1

КАТАЛАЗНАЯ АКТИВНОСТЬ В ЛИСТОВОМ АППАРАТЕ У СЕЯНЦЕВ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ РАЗНЫХ ФОРМ (*BETULA PENDULA* ROTH): VAR. *PENDULA* И VAR. *CARELICA* (MERCKLIN)

**К. М. Никерова, Н. А. Галибина, Ю. Л. Мощенская,
Л. Л. Новицкая, М. Н. Подгорная, И. Н. Софронова**

Институт леса Карельского научного центра РАН

Впервые проведено исследование каталазной активности в листовом аппарате 10-месячных сеянцев обычной березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) и карельской березы (*B. pendula* var. *carelica* (Mercklin)). Адаптирована методика определения активности каталазы спектрофотометрическим методом для изучаемых объектов. Приведены графики зависимости наблюдаемой оптической плотности от концентрации субстрата (перекиси водорода) и активности фермента от времени протекания реакции. Подобраны условия (время, концентрация субстрата) для определения активности фермента и модифицирована формула для расчета активности каталазы. Протекание реакции каталазного окисления наблюдали на разных фазах развития листа, которые отличались по морфометрическим показателям. Так, листья длиной 1–2 см были отнесены к I фазе, 3–4 см – ко II фазе, 5–6 см – к III фазе, 7–8 см – к IV фазе. Показана динамика изменения активности каталазы отдельно для каждой изучаемой формы (var. *pendula* и var. *carelica* соответственно), а также проведено сравнение активности фермента у разных форм. Установлено, что активность каталазы значительно была выше у сеянцев обычной березы повислой, по сравнению с карельской березой, на всех изучаемых стадиях. У обеих форм активность каталазы возрастала по мере увеличения длины листа. Таким образом, полученные результаты дают основания для обсуждения роли листа как тест-объекта для обнаружения аномалий в строении древесины у разных форм березы повислой уже на ранних этапах онтогенеза.

Ключевые слова: карельская береза; узорчатая древесина; сеянцы; лист; каталаза.

**K. M. Nikerova, N. A. Galibina, Yu. L. Moshchenskaya, L. L. Novitskaya,
M. N. Podgornaya, I. N. Sofronova. CATALASE ACTIVITY IN LEAVES OF
SILVER BIRCH SEEDLINGS OF DIFFERENT FORMS (*BETULA PENDULA*
ROTH): VAR. *PENDULA* AND VAR. *CARELICA* (MERCKLIN)**

In this work we studied catalase activity in the leaves of 10-months seedlings of *Betula pendula* Roth var. *pendula* and *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin). This kind of study was carried out for the first time. We have adapted the spectrophotometric method for the determination of catalase activity for the studied objects. We show how optical density depended on the concentration of the substrate (hydrogen peroxide) and how the enzyme activity depended on the reaction time. We selected the conditions (time, substrate concentration) for the determination of the enzyme activity and modified the formula for catalase activity calculations. The catalase oxidation reaction was observed at different

phases of leaf development, which differed one from another in morphometric indices. The division into phases was as follows: leaves 1–2 cm long – phase I, 3–4 cm long – phase II, 5–6 cm long – phase III, 7–8 cm long – phase IV. Information is provided on the dynamics of catalase activity changes for each of the studied birch forms (*var. pendula* and *var. carelica*, respectively), as well as in comparison. It was found that catalase activity was significantly higher in *var. pendula* seedlings than in *var. carelica* seedlings at all the studied phases. Both forms displayed an increase in catalase activity with increasing leaf length. Thus, the obtained differences have given us the reason to discuss the role of leaves as the test object for detection of anomalies in the wood structure of different birch forms at early stages of ontogeny.

К е y w o r d s: *Betula pendula var. carelica*; figured wood; seedlings; leaves; catalase.

Введение

Для нормальной жизнедеятельности растениям необходимы свет и кислород, без которых невозможно интенсивное протекание процессов дыхания и фотосинтеза. В основе этих процессов лежит огромное количество метаболических реакций, продуктами которых являются активные формы кислорода (АФК). В оптимальных условиях АФК продуцируются на низком уровне главным образом в хлоропластах, митохондриях и пероксисомах. В условиях стресса их образование может резко увеличиться и ингибировать защитные системы организма [Desikan et al., 2001]. Размер пула АФК зависит от относительных скоростей их образования и деструкции, а также от времени жизни. Антиоксидантные ферменты – супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы и другие, наряду с низкомолекулярными антиоксидантами, участвуют в регуляции уровня АФК [Полесская и др., 2004; Apel et al., 2004; Колупаев и др., 2015]. К тому же изменения активности антиоксидантных ферментов опосредованно отражают баланс метаболических процессов в онтогенезе растений, и поэтому им отводится особая роль в растительном организме [Половникова, Воскресенская, 2008].

В Институте леса КарНЦ РАН многие годы проводится изучение карельской березы – древесного растения с ярко выраженными структурными аномалиями. Внешне структурные аномалии представлены наличием узорчатой древесины, что делает карельскую березу интересным объектом для изучения и обуславливает ее высокую декоративную ценность. Одной из причин формирования аномалий является повышенный уровень сахарозы во флоэме в период активной камбиальной деятельности растений. Утилизация сахарозы происходит за счет ферментов ее метаболизации – сахарозосинтазы и инвертазы, причем растения *Betula pendula* Roth *var. pendula* без признаков узорчатости и растения *Betula pendula* Roth *var. carelica*, отличающиеся узорчатой древесиной,

имеют разнонаправленные ферментативные модели расщепления сахарозы. Разгрузка сахарозы у *var. pendula* связана с высокой активностью сахарозосинтазы в ксилеме, а у *var. carelica* – с высокой активностью апопластной инвертазы во флоэме [Галибина и др., 2016б].

Уровень выраженности признака узорчатости может быть неодинаков у разных растений карельской березы, ввиду высокого уровня эндогенной изменчивости. Кроме того, у карельской березы при любом варианте скрещивания родительских форм в потомстве появляются особи как с узорчатой, так и с безузорчатой текстурой древесины [Новицкая, 2008]. Поэтому диагностика этого признака, особенно на ранних этапах онтогенеза, имеет особое значение.

В наших предыдущих исследованиях показано, что в период активного камбиального роста в тканях ствола у взрослых растений с узорчатой древесиной (*B. pendula var. carelica*) активность пероксидазы (ЕС 1.11.1.7) выше, чем у растений без признаков узорчатости (*B. pendula var. pendula*) [Галибина и др., 2013, 2016а]. Высокая активность пероксидазы у *B. pendula var. carelica* коррелирует с высокой активностью апопластной инвертазы. Сахароза в акцепторных тканях у карельской березы метаболизируется преимущественно по инвертазному пути, в результате которого образуются глюкоза и фруктоза [Галибина и др., 2016б]. Утилизация избытка гексоз происходит за счет реакций цикла Кребса и пентозофосфатного пути. При этом продуцируются АФК за счет деятельности ферментов дегидрогеназ и оксигеназ [Донцов и др., 2006; Couée et al., 2006; Wellen, Thompson, 2010], и синтезируются вещества фенольной природы. Фенолы могут стать субстратами пероксидазного окисления и привести к возрастанию пероксидазной активности во флоэме, в результате чего организм избавляется от вредного воздействия АФК [Андреев, 2001; Jansen et al., 2001; Rizhsky et al., 2002; Duroux, Welinder, 2003; Agati et al., 2012]. Кроме того, и сама глюкоза может вступать в реакции

с АФК, образуя субстраты пероксидазного окисления [Синькевич и др., 2009]. Эти сведения, а также полученные в нашей лаборатории экспериментальные данные позволяют использовать пероксидазную активность в ксилеме березы для экспресс-диагностики степени узорчатости древесины [Галибина и др., 2016а].

Поиск критериев (или тест-признаков), позволяющих отличить карельскую березу от других форм уже на ранних этапах онтогенеза, когда еще нет видимых признаков аномалий, относится к числу перспективных задач, требующих решения. Мы считаем возможным к такого рода критериям отнести изменения активности ферментов антиоксидантной системы, в частности, пероксидазы. В наших работах показано, что отличия по пероксидазной активности выявлены не только при изучении тканей ствола, но также и в листовом аппарате березы обычной и карельской [Никерова, Галибина, 2016, в печати]. Так, пероксидазная активность в листьях *var. pendula* была выше, чем в листьях у *var. carelica* [Галибина и др., 2013; Никерова, Галибина, в печати], что связано с усилением акцепторных свойств камбиальной зоны. С другой стороны, первым ферментом, принимающим участие в утилизации АФК, а особенно H_2O_2 , которая накапливается в процессе дыхания, является каталаза (ЕС 1.11.1.6). Однако исследования каталазной активности в листьях карельской березы, насколько нам известно, ранее не проводились. Мы предполагаем, что лист может стать удобным тест-материалом для ранней идентификации узорчатости древесины, а в качестве тестируемого признака предлагаем изучать активность каталазы.

В связи с вышесказанным целью данной работы стало исследование каталазной активности у 10-месячных сеянцев обычной березы повислой и карельской березы на разных стадиях развития листа.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования – 10-месячные сеянцы обычной березы повислой (*Betula pendula* Roth *var. pendula*) и карельской березы (*B. pendula* Roth *var. carelica* (Mercklin)). Сеянцы карельской березы были получены из семян от контролируемого опыления деревьев с ярко выраженными признаками узорчатости (Forelia OY, Финляндия). Сеянцы выращивали в светоустановке при температуре воздуха 21–22 °С, освещенности около 5 клк и 16-часовом светопериоде.

Все исследуемые листья находились во внепочечном периоде развития, когда лист имеет

форму, характерную для взрослого, но обладает разными размерами. Поэтому для анализа отбирали листья, обладающие наибольшей длиной, которая составила 7–8 см. Эти листья были отнесены к IV фазе развития. Остальные фазы выделяли в процентах от длины наибольшего листа (75, 50 и 25 % соответственно). Так, листья, длина которых составила 5–6 см, были отнесены к III фазе развития, листья длиной 3–4 см – ко II фазе, 1–2 см – к I фазе. Навески составили 0,3–0,4 г. Для листьев IV фазы (масса листа 0,27–0,5 г) использовали 1 лист, для листьев III фазы (масса листа 0,13–0,25 г) – 1–2 листа, для листьев I и II фаз (ввиду их малого веса – 0,025–0,1 г) для анализа отбирали 2–5 листьев, взятых с разных растений.

Растительный материал растирали с жидким азотом и гомогенизировали в среде следующего состава: 50 мМ К, Na-фосфатный буфер (рН 7,8), 0,5 мМ ЭДТА; соотношение ткань : буфер – 1 : 10. После 20-минутной экстракции при 4 °С гомогенат дважды центрифугировали при 10 000 g в течение 15 минут (центрифуга Sigma 2-16PK, Германия).

Активность каталазы в супернатанте определяли на спектрофотометре (СФ 2000, Россия) по ферментативному разложению перекиси водорода при 240 нм [Beers, Sizer, 1952]. Инкубационная среда содержала 67 мМ К, Na-фосфатный буфер (рН 7,8) и 14,7 мМ перекись водорода. Активность каталазы выражали в мкмоль перекиси водорода на мг белка, восстановленной за 4 мин (мкмоль H_2O_2 /мг белка). Содержание белка определяли по методу Бредфорда [Bradford, 1976].

Статистическая обработка данных осуществлялась в среде Microsoft Excel. Для определения активности фермента на каждой фазе развития листа проводили по 5–7 независимых опытов. На диаграммах приведены средние значения и их стандартные ошибки ($n \geq 5$). Для оценки достоверности различий использовали t-критерий Стьюдента. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Данные были получены на оборудовании ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН.

Результаты

Подбор условий для определения активности каталазы

При подборе условий для определения активности каталазы необходимо учитывать ее чрезвычайную активность [Чеснокова и др., 2006; Mhamdi et al., 2010], которая в начале

реакции может возрастать за доли секунды. Концентрации H_2O_2 , с которыми работает каталаза, во много раз превышают концентрации, нейтрализующиеся пероксидазами [Загоскина, Назаренко, 2016]. Таким образом, при незначительном скачке во времени реакции активность изменяется значительно, поэтому так важно достичь времени выхода фермента в более стабильную фазу. Об активности каталазы мы судили по интенсивности уменьшения оптической плотности в области поглощения перекиси водорода ($\lambda = 240$ нм). Для этого был построен калибровочный график в диапазоне изучаемых концентраций H_2O_2 , который показывает зависимость оптической плотности от концентрации субстрата (рис. 1).

На рисунке 2 приведена зависимость активности каталазы от времени реакции. Измерения были проведены на одном из опытных образцов. Линейная зависимость активности каталазы от времени реакции наблюдалась в диапазоне 3–6 мин (рис. 2), поэтому для реакции каталазного окисления было выбрано время 4 мин.

Для изучаемых объектов была адаптирована следующая схема определения каталазной активности. В качестве контрольного варианта использовали 1,9 мл фосфатного буфера; в качестве опытного варианта использовали 0,9 мл фосфатного буфера с добавлением 1 мл перекиси. Измеряли оптические плотности контрольного и опытного образцов (D_1 и D_2 соответственно в формуле для расчета активности каталазы) при 240 нм относительно холстой кюветы, содержащей фосфатный буфер. Затем добавляли в контрольный и опытный образцы по 100 мкл супернатанта и вновь измеряли значения оптических плотностей (D_3 и D_4 соответственно в формуле для расчета активности каталазы).

Для нахождения активности каталазы (A) использовали формулу:

$$A = \frac{20 * (((D_2 - D_1) - (D_4 - D_3)) * 1000 * V)}{(45,4 * m)}$$

где D – оптическая плотность при длине волны 240 нм; 45,4 – калибровочный коэффициент перекиси водорода, $M^{-1} \text{ см}^{-1}$; V – объем супернатанта, мл; m – масса растительной ткани, взятой для анализа, г; 20 – коэффициент, показывающий разведение супернатанта.

Анализ активности каталазы в листьях сеянцев обычной и карельской березы

В результате проведенных опытов установлено, что у обеих изучаемых форм березы каталазная активность в листьях возрастала при

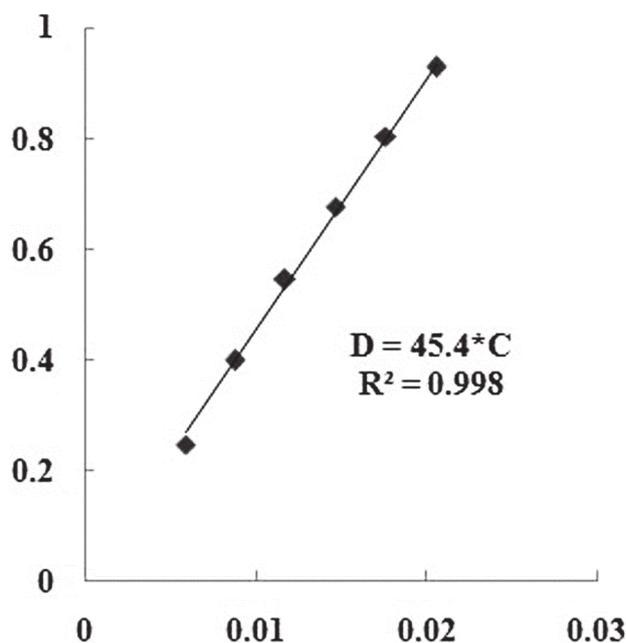


Рис. 1. Зависимость оптической плотности от концентрации перекиси (по оси абсцисс – концентрация перекиси водорода в моль/л, по оси ординат – оптическая плотность в единицах оптической плотности). На графике приведены уравнение зависимости оптической плотности (D) от концентрации перекиси водорода (C) и значение коэффициента аппроксимации (R^2)

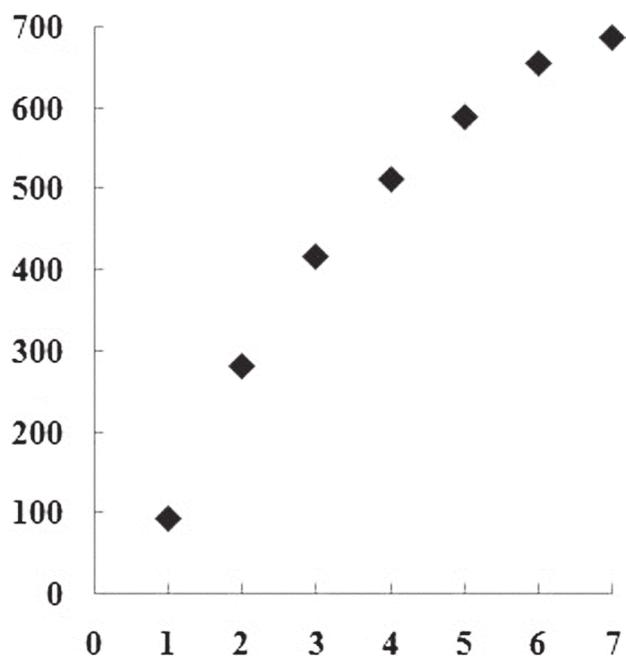


Рис. 2. Зависимость активности каталазы (количество восстановленной перекиси) от времени (по оси абсцисс – время в минутах, по оси ординат – каталазная активность в мкмоль восстановленной перекиси/г сырой ткани)

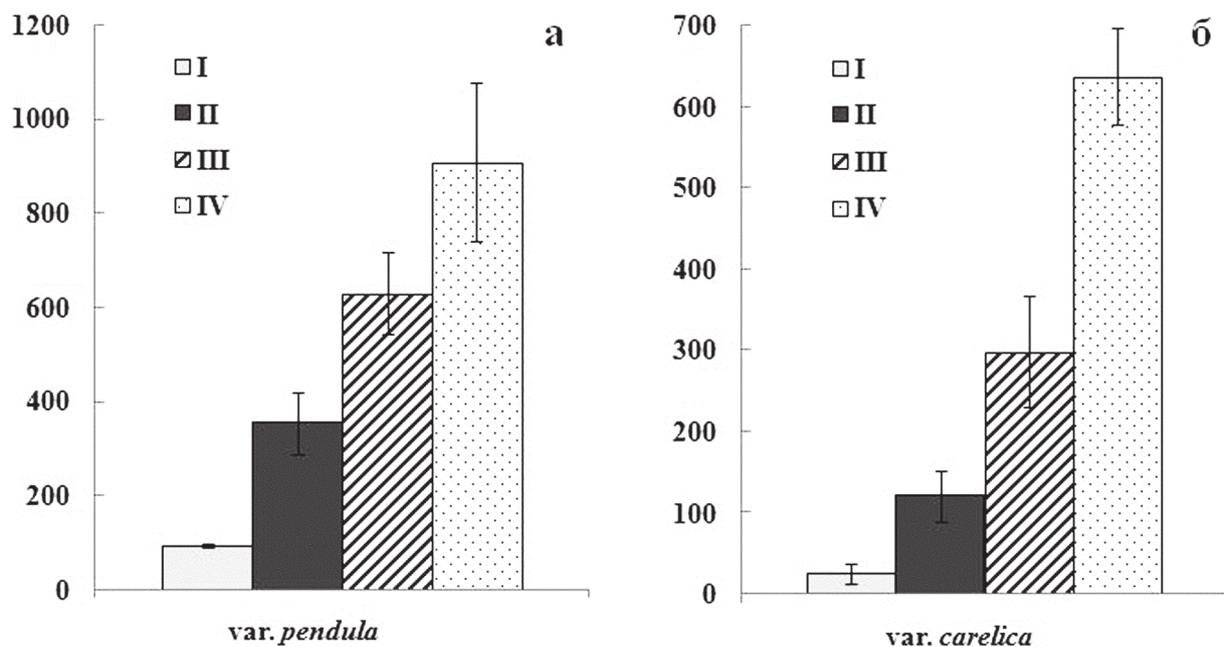


Рис. 3. Активность каталазы (мкмоль H₂O₂/мг белка) в листьях, отличающихся стадией развития (I–IV), у 10-месячных сеянцев *B. pendula* var. *pendula* (а) и *B. pendula* var. *carelica* (б):

I фаза – лист 1–2 см, II фаза – лист 3–4 см, III фаза – лист 5–6 см, IV фаза – лист 7–8 см

переходе их от I к IV фазе развития, то есть с увеличением длины листовой пластинки. У *var. pendula* она изменялась в диапазоне от 93 до 909, а у *var. carelica* – от 26 до 638 мкмоль H₂O₂/мг белка (рис. 3). В частности, у обычной березы при переходе листа из первой фазы во вторую активность каталазы возрастала в 3,8 раза; между II и III фазами она увеличивалась в 1,8 раза, а между III и IV фазами – еще в 1,4 раза (рис. 3, а).

У сеянцев карельской березы активность каталазы в листьях II фазы развития была в 4,7 раза выше, чем в листьях I фазы; в листьях III фазы – в 2,5 раза выше, чем в листьях II фазы; а в листьях с наибольшей длиной – в 2,1 раза выше, чем в листьях III фазы (рис. 3, б).

Сравнительный анализ полученных результатов позволил установить, что активность каталазы в листьях обычной березы на всех фазах развития была выше, чем у сеянцев карельской березы. При этом увеличение каталазной активности от молодого к зрелому листу у карельской березы происходило более динамично. В частности, активность фермента в листьях длиной 1–2 см, по сравнению с листьями длиной 7–8 см, у карельской березы была ниже в 24,5 раза, а у обычной березы – всего в 9,8 раза. При увеличении размеров листа отмеченная разница между обычной и карельской березой снижалась. Так, на первой фазе активность каталазы у сеянцев *var. pendula* была выше, чем у сеянцев *var. carelica*,

в 3,6 раза, на второй фазе – в 2,9 раза, на третьей фазе – в 2,1 раза, а на четвертой фазе – всего в 1,4 раза.

Отдельно отметим результаты визуального анализа растений. Сеянцы карельской березы были более облиственны, чем сеянцы обычной березы повислой. Кроме того, у карельской березы листовой аппарат был равномерно представлен листьями всех изучаемых фаз развития, а у обычной березы молодые листья (II и особенно I фаз) встречались единично и возобновление листового аппарата происходило не так интенсивно.

Обсуждение

Известно, что у многих растений активность антиоксидантных ферментов возрастает от молодого листа к зрелому [Prochazkova et al., 2001], что связано с увеличением уровня дыхания и затрат энергии на метаболизм [Sairam et al., 2003; Мазей и др., 2009]. В процессах, происходящих в клетках и тканях сеянцев, то есть на ранних этапах онтогенеза, особенно важна роль каталазы [Willekens et al., 1995]. Высокие показатели активности этого фермента наблюдали именно в молодых жизнеспособных органах и тканях растений [Карасев и др., 2015]. В результате нашего исследования установлено, что у сеянцев обычной и карельской березы возрастание активности каталазы коррелировало с увеличением длины листа

(рис. 3). С одной стороны, это может свидетельствовать об интенсификации процессов дыхания и фотосинтеза, а с другой стороны, логично связано с накоплением активных форм кислорода, содержание которых увеличивается по мере старения листа.

Определение каталазной активности в листовом аппарате имеет особое значение с точки зрения функционирования листа в целостной системе донорно-акцепторных отношений. Акцепторные зоны (зоны роста или запасаения), в нашем случае это формирующиеся ствольные ткани, получают ассимиляты, которые образовались в листе в ходе фотосинтеза и дыхания [Шелякин и др., 2016]. Тот факт, что разница в активности каталазы между I и IV фазами развития листа у сеянцев карельской березы значительно превышает таковую у сеянцев обычной березы, может свидетельствовать о более интенсивном протекании у нее метаболических процессов в связи с донорной функцией листа. Визуально изученные сеянцы карельской березы имели больше листьев, особенно молодых, по сравнению с сеянцами обычной березы повислой. К тому же онтогенез листа у карельской березы протекал быстрее, чем у обычной формы. Подобные отличия в развитии листового аппарата были выявлены на примере взрослых деревьев. В проведенных ранее исследованиях показано, что взрослые растения карельской березы отличались по общему количеству листьев (особенно брахибластов и их площади) и по суммарной ассимилирующей поверхности в большую сторону по сравнению с растениями обычной березы [Николаева, Новицкая, 2007], в связи с чем, вероятно, лучше снабжали ствольные ткани ассимилятами. У 8-летних растений карельской березы было выше суммарное содержание фотосинтетических пигментов и их количество в светособирающем комплексе по сравнению с обычной березой [Галибина и др., 2013]. Такая же тенденция наблюдалась на ранних этапах онтогенеза (неопубликованные данные). Особенности формирования фотосинтетического аппарата у исследованных видов обеспечивают интенсивный приток фотоассимилятов, особенно сахарозы, в ткани ствола, что может приводить к нарушению камбиальной деятельности и развитию структурных аномалий. Так, во флоэме 2-летних сеянцев карельской березы по сравнению с обычной березой содержание сахарозы было выше [Галибина и др., 2014]. У сеянцев обычной и карельской березы в возрасте нескольких месяцев в стебле выявлены отличия в распределении активности сахарозосинтазы и инвертазы, главных ферментов утилизации сахарозы

[Мощенская, Галибина, 2016]. Как показали наши опыты, обычная и карельская формы березы на начальных стадиях онтогенеза различаются и по активности каталазы в листьях. Мы предполагаем, что выявленные закономерности могут составить основу для ферментативной идентификации признака узорчатости ствола березы в самом начале ее развития.

Заключение

Таким образом, нами впервые была определена каталазная активность в листьях у 10-месячных сеянцев двух форм березы повислой (обычной и карельской), морфологически не отличающихся между собой. Как показали результаты данного и предыдущих исследований, различный метаболический статус изучаемых растений складывается на самых ранних этапах онтогенеза, и это выражается в различных значениях биохимических показателей и разнонаправленности метаболических стратегий. Изменения активности каталазы, как важного фермента, участвующего в формировании донорно-акцепторных отношений между листовым аппаратом и тканями ствола, также отражают различный метаболический статус растений березы повислой двух форм – обычной и карельской. Полученные результаты дают основание рассматривать лист как орган первичной диагностики для выявления предрасположенности к возникновению узорчатой структуры древесины березы карельской уже в самом раннем возрасте.

Исследование выполнено при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0220-2014-0001) и гранта РФФИ № 16-04-100639_p_a.

Литература

- Андреев И. М. Функции вакуоли в клетках высших растений // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 5. С. 777–778.
- Галибина Н. А., Мошкина Е. В., Никерова К. М. и др. Активность пероксидазы как индикатор степени узорчатости древесины карельской березы // Лесоведение. 2016а. № 4. С. 294–304.
- Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Никерова К. М. Избыток экзогенных нитратов подавляет формирование аномальной древесины у карельской березы // Онтогенез. 2016б. Т. 47, № 2. С. 83–91. doi: 10.7868/S047514501602004X
- Галибина Н. А., Теребова Е. Н., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Динамика неструктурных углеводов в органах и тканях двухлетних сеянцев *Betula*

pendula и *Betula pubescence* в период вегетации // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 108–116.

Галибина Н. А., Целищева Ю. Л., Андреев В. П. и др. Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев березы повислой // Ученые записки ПетрГУ. Серия Естественные и технические науки. 2013. Т. 133, № 4. С. 7–13.

Донцов В. И., Крутько В. Н., Мрикаев Б. М., Уханов С. В. Активные формы кислорода как система: значение в физиологии, патологии и естественном старении // Труды ИСА РАН. 2006. Т. 19. С. 50–69.

Загоскина Н. В., Назаренко Л. В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник Московского городского педагогического университета. Серия Естественные науки. 2016. № 2 (22). С. 9–23.

Карасев В. Н., Карасева М. А., Серебрякова Н. Е., Абрамова Д. А. Активность каталазы как показатель жизненного состояния древесных растений в городских условиях // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2015. № 43. С. 88–90.

Колупаев Ю. Е., Рябчун Н. И., Вайнер А. А. и др. Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 4. С. 533–541. doi: 10.7868/S0015330315030112

Мазей Н. Г., Шиленков А. В., Вяль Ю. А. Влияние низких температур на дыхание прорастающих семян гречихи // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. 2009. № 18. С. 36–38.

Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А. Активность ферментов диссимиляции сахарозы в раннем онтогенезе разных форм березы повислой // Годичное собрание общества физиологов растений России. Сигнальные системы растений: от рецептора до ответной реакции организма: тезисы докл. Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 21–24 июня 2016 г.). СПб., 2016. С. 64–65.

Никерова К. М., Галибина Н. А. Донорно-акцепторные отношения листового аппарата и тканей ствола у разных форм березы повислой (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* и var. *carelica* (Mercklin) // Годичное собрание общества физиологов растений России. Сигнальные системы растений: от рецептора до ответной реакции организма: тезисы докл. Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 21–24 июня 2016 г.). СПб., 2016. С. 241–242.

Никерова К. М., Галибина Н. А. Влияние нитратного азота на пероксидазную активность в тканях *Betula pendula* Roth var. *pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) // Сибирский лесной журнал (в печати).

Николаева Н. Н., Новицкая Л. Л. Структурные особенности ассимиляционного аппарата и формирование аномальной древесины карельской березы // Лесоведение. 2007. № 1. С. 70–73.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.

Полесская О. Г., Каширина Е. И., Алехина Н. Д. Изменение активности антиоксидантных ферментов

в листьях и корнях пшеницы в зависимости от формы и дозы азота в среде // Физиология растений. 2004. Т. 51, № 5. С. 686–691.

Половникова М. Г., Воскресенская О. Л. Активность компонентов антиоксидантной защиты и полифенолоксидазы у газонных растений в онтогенезе в условиях городской среды // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 5. С. 777–785.

Синькевич М. С., Дерябин А. Н., Трунова Т. И. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // Физиология растений. 2005. Т. 56, № 2. С. 186–192.

Чеснокова Н. П., Понукалина Е. В., Бизенкова М. Н. Общая характеристика источников образования свободных радикалов и антиоксидантных систем // Успехи современного естествознания. 2006. № 7. С. 37–41.

Шелякин М. А., Захожий И. Г., Головки Т. К. Онтогенетические аспекты дыхания растений (на примере *Rubus chamaemorus* L.) // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 1. С. 98–107. doi: 10.7868/S0015330316010164

Agati G., Azzarello E., Pollastri S., Tattini M. Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance // Plant Sci. 2012. Vol. 196. P. 67–76. doi: 10.1016/j.plantsci.2012.07.014

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Annu. Rev. Plant Biol. 2004. Vol. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Beers R. F. Jr., Sizer I. W. A spectrometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195. P. 133–140.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding // Anal. Biochem. 1976. Vol. 72, no. 1–2. P. 248–254.

Couée I., Sulmon C., Gouesbet G., El Amrani A. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57, no. 3. P. 449–459. doi: 10.1093/jxb/erj027

Desikan R., Mackerness S. A.-H., Hancock J. T., Neill S. J. Regulation of the Arabidopsis transcriptome by oxidative stress // Plant Physiol. 2001. Vol. 127, no. 1. P. 159–172. doi: 10.1104/pp.127.1.159

Duroux L., Welinder K. G. The peroxidase gene family in plants: a phylogenetic overview // J. Mol. Evol. 2003. Vol. 57, no. 4. P. 397–407. doi: 10.1007/s00239-003-2489-3

Jansen M. A. K., Van den Noort R. E., Tan M. Y. et al. Phenol-oxidizing peroxidases contribute to the protection of plants from ultraviolet radiation stress // Plant Physiol. 2001. Vol. 126, no. 3. P. 1012–1023. doi: 10.1104/pp.126.3.1012

Mhamdi A., Queval G., Chaouch S. et al. Catalase function in plants: a focus on Arabidopsis mutants as stress-mimic models // J. Exp. Bot. 2010. Vol. 61, no. 15. P. 4197–4220. doi: 10.1093/jxb/erq282

Prochazkova D., Sairam R. K., Srivastava G. C., Singh D. V. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves // Plant Sci.

2001. Vol. 161, no. 4. P. 765–771. doi: 10.1016/S0168-9452(01)00462-9

Rizhsky L., Hallak-Herr E., Van Breusegem F. et al. Double antisense plants lacking ascorbate peroxidase and catalase are less sensitive to oxidative stress than single antisense plants lacking ascorbate peroxidase or catalase // *Plant J.* 2002. Vol. 32, no. 3. P. 329–342. doi: 10.1046/j.1365-3113.2002.01427.x

Sairam R. K., Singh D. V., Srivastava G. C. Changes in activity of activity of antioxidant enzymes in sunflower leaves of different ages // *Biol. Plant.* 2003. Vol. 47, no. 1. P. 61–66. doi: 10.1023/A:1027328814591

Wellen K. E., Thompson C. B. Cellular metabolic stress: Considering how cells respond to nutrient excess // *Mol. Cell.* 2010. Vol. 40, no. 2. P. 323–332. doi: 10.1016/j.molcel.2010.10.004

Willekens H., Inzé D., Van Montagu M., Van Camp W. Catalases in plants // *Molecular Breeding.* 1995. Vol. 1, no. 3. P. 207–228. doi: 10.1007/BF02277422

Поступила в редакцию 02.08.2016

References

Andreev I. M. Functions of the vacuole in higher plant cells. *Russ. J. Plant Physiol.* 2001. Vol. 48, no. 5. P. 777–778. doi: 10.1023/A:1016776523371

Chesnokova N. P., Ponukalina E. V., Bizenkova M. N. Obschaya karakteristika istochnikov obrazovaniya svobodnykh radikalov i antioksidantnykh sistem [General characteristic of the sources of free radical formation and antioxidant systems]. *Uspehi sovremennogo estestvoznaniya [Advances in Current Natural Sciences]*. 2006. No. 7. P. 37–41.

Dontsov V. I., Krutko V. N., Mrikaev B. M., Uhanov S. V. Aktivnyie formy kisloroda kak sistema: znachenie v fiziologii, patologii i estestvennom starenii [Reactive oxygen species as a system: role in physiology, pathology and natural ageing]. *Trudy Instituta sistemnogo analiza Rossiyskoy akademii nauk [Proceedings of the Institute for Systems Analysis of Russian Academy of Sciences (ISA RAS)]*. 2006. Vol. 19. P. 50–69.

Galibina N. A., Moshkina E. V., Nikerova K. M., Moshchenskaya Yu. L., Znamenskii S. R. Aktivnost' peroksidazy kak indikator stepeni uzorchatosti drevesiny karelskoy berezy [Peroxidase activity as a degree indicator of the Karelian birch veining]. *Lesovedenie [Russian Journal of Forest Science]*. 2016a. No. 4. P. 294–304.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Nikerova K. M. Excess of exogenous nitrates inhibits formation of abnormal wood in the Karelian birch. *Russ. J. Dev. Biol.* 2016b. Vol. 47, no. 2. P. 69–76. doi: 10.1134/S106236041602003X

Galibina N. A., Tselishcheva Yu. L., Andreev V. P., Sofronova I. N., Nikerova K. M. Aktivnost' peroksidazy v organah i tkanyah derev'ev berezy povisloy [Peroxidase activity in the organs and tissues of silver birch trees]. *Uchenyie zapiski PetrGU. Seriya Estestvennyie i tehnikeskie nauki [Proceedings of Petrozavodsk State University. Natural and Engineering Sciences]*. 2013. Vol. 133, no. 4. P. 7–13.

Galibina N. A., Terebova E. N., Novitskaya L. L., Sofronova I. N. Dinamika nestrukturnykh uglevodov v organah i tkanyah dvuhletnih seyantsev *Betula pendula* i *Betula pubescence* v period vegetatsii [Nonstructural carbohydrates dynamics in the organs and tissues of two-year-old seedlings of *Betula pendula* and *Betula pubescence* during the growing season]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2014. No. 5. P. 108–116.

Karasev V. N., Karaseva M. A., Serebryakova N. E., Abramova D. A. Aktivnost' katalazy kak pokazatel'

zhiznennogo sostoyaniya drevesnykh rasteniy v gorodskikh usloviyakh [Catalase activity as an indicator of the vital state of woody plants in urban environments]. *Aktualnyie problemy lesnogo kompleksa [Current Problems of Timber Complex]*. 2015. No. 43. P. 88–90.

Kolupaev Y. E., Vayner A. A., Yastreba T. O., Oboznyi A. I., Ryabchun N. I. Antioxidant enzyme activity and osmolyte content in winter cereal seedlings under hardening and cryostress. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015. Vol. 62, no. 4. P. 499–506. doi: 10.1134/S1021443715030115

Mazei N. G., Shilenkov A. V., Vy'ala Yu. A. Vliyanie nizkikh temperatur na dyhanie prorashtayuschih semyan grechihii [Impact of lower temperatures on the respiration of germinating buckwheat seeds]. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V. G. Belinskogo [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky]*. 2009. No. 18. P. 36–38.

Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A. Aktivnost' fermentov dissimilyatsii saharozy v rannem ontogeneze raznykh form berezy povisloy [Activity of sucrose dissimilating enzymes in early ontogenesis of different silver birches forms]. *Godichnoe sobranie obshchestva fiziologov rasteniy Rossii. Signalnyie sistemy rasteniy: ot retseptora do otvetnoy reaktsii organizma: tezisy dokl. Vseros. konf. (Sankt-Peterburg, 21–24 iyunya 2016 g.) [Annual Meeting of Russian Society of Plant Physiologists. Signaling System of Plants: from the Receptor to the Response of the Organism: Abstracts of All-Russian Conference (Saint-Petersburg, June 21–24, 2016)]*. St. Petersburg, 2016. P. 64–65.

Nikerova K. M., Galibina N. A. Donorno-aktseptornyye otnosheniya listovogo apparata i tkaney stvola u raznykh form berezy povisloy (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* i var. *carelica* (Mercklin) [Donor-acceptor interactions of leaves and trunk tissues in different forms of silver birches (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* and var. *carelica* (Mercklin)]. *Godichnoe sobranie obshchestva fiziologov rasteniy Rossii. Signalnyie sistemy rasteniy: ot retseptora do otvetnoy reaktsii organizma: tezisy dokl. Vseros. konf. (Sankt-Peterburg, 21–24 iyunya 2016 g.) [Annual Meeting of Russian Society of Plant Physiologists. Signaling System of Plants: from the Receptor to the Response of the Organism: Abstracts of All-Russian Conference (Saint-Petersburg, June 21–24, 2016)]*. St. Petersburg, 2016. P. 241–242.

Nikerova K. M., Galibina N. A. Vliyanie nitratnogo azota na peroksidaznuyu aktivnost' v tkanyah *Betula pendula* Roth var. *pendula* i *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) [Influence of nitrate nitrogen on peroxidase activity in the tissues of *Betula pendula*: var. *pendula* and *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin)]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Journal of Forest Science] (appear).

Nikolaeva N. N., Novitskaya L. L. Strukturnyye osobennosti assimilyatsionnogo apparata i formirovaniye anomalnoy drevesiny karelskoj berezy [Structural peculiarities of the assimilatory apparatus and formation of anomalous wood in the Karelian birch]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science]. 2007. No. 1. P. 70–73.

Novitskaya L. L. Karelskaya bereza: mekhanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalii [The Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities]. Petrozavodsk: Verso, 2008. 144 p.

Polesskaya O. G., Kashirina E. I., Alekhina N. D. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots as a function of nitrogen source and supply. *Russ. J. Plant Physiol.* 2004. Vol. 51, no. 5. P. 615–620. doi: 10.1023/B:RUPP.0000040746.66725.77

Polovnikova M. G., Voskresenskaya O. L. Activities of antioxidant system components and polyphenol oxidase in ontogeny of lawn grasses under megapolis conditions. *Russ. J. Plant Physiol.* 2008. Vol. 55, no. 5. P. 699–705. doi: 10.1134/S1021443708050154

Shelyakin M. A., Zakhochiy I. G., Golovko T. K. Ontogenetic aspects of plant respiration (by the example of *Rubus chamaemorus* L.). *Russ. J. Plant Physiol.* 2016. Vol. 63, no. 1. P. 92–100. doi: 10.1134/S1021443716010167

Sin'kevich M. S., Deryabin A. N., Trunova T. I. Characteristics of oxidative stress in potato plants with modified carbohydrate metabolism. *Russ. J. Plant Physiol.* 2009. Vol. 56, no. 2. P. 168–174. doi: 10.1134/S1021443709020046

Zagoskina N. V., Nazarenko L. V. Aktivnyie formy kisloroda i antioksidantnaya sistema rasteniy [Active oxygen species and antioxidant system of plants]. *Vestnik Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo universiteta. Seriya Estestvennyie nauki* [Bulletin of Moscow State Pedagogical University. Natural Sciences Series]. 2016. No. 2 (22). P. 9–23.

Agati G., Azzarello E., Pollastri S., Tattini M. Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance. *Plant Sci.* 2012. Vol. 196. P. 67–76. doi: 10.1016/j.plantsci.2012.07.014

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2004. Vol. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Beers R. F. Jr., Sizer I. W. A spectrometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *J. Biol. Chem.* 1952. Vol. 195. P. 133–140.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal Biochem.* 1976. Vol. 72, no. 1–2. P. 248–254.

Couée I., Sulmon C., Gouesbet G., El Amrani A. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57, no. 3. P. 449–459. doi: 10.1093/jxb/erj027

Desikan R., Mackerness S. A.-H., Hancock J. T., Neill S. J. Regulation of the Arabidopsis transcriptome by oxidative stress. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 127, no. 1. P. 159–172. doi: 10.1104/pp.127.1.159

Duroux L., Welinder K. G. The peroxidase gene family in plants: a phylogenetic overview. *J. Mol. Evol.* 2003. Vol. 57, no. 4. P. 397–407. doi: 10.1007/s00239-003-2489-3

Jansen M. A. K., Van den Noort R. E., Tan M. Y., Prinsen E., Lagrimini L. M., Thorneley R. N. Phenol-oxidizing peroxidases contribute to the protection of plants from ultraviolet radiation stress. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 126, no. 3. P. 1012–1023. doi: 10.1104/pp.126.3.1012

Mhamdi A., Queval G., Chaouch S., Vanderauwera S., Van Breusegem F., Noctor G. Catalase function in plants: a focus on Arabidopsis mutants as stress-mimic models. *J. Exp. Bot.* 2010. Vol. 61, no. 15. P. 4197–4220. doi: 10.1093/jxb/erq282

Prochazkova D., Sairam R. K., Srivastava G. C., Singh D. V. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. *Plant Sci.* 2001. Vol. 161, no. 4. P. 765–771. doi: 10.1016/S0168-9452(01)00462-9

Rizhsky L., Hallak-Herr E., Van Breusegem F., Rachmilevitch S., Barr J. E., Rodermel S., Inzé D., Mittler R. Double antisense plants lacking ascorbate peroxidase and catalase are less sensitive to oxidative stress than single antisense plants lacking ascorbate peroxidase or catalase. *Plant J.* 2002. Vol. 32, no. 3. P. 329–342. doi: 10.1046/j.1365-313X.2002.01427.x

Sairam R. K., Singh D. V., Srivastava G. C. Changes in activity of activity of antioxidant enzymes in sunflower leaves of different ages. *Biol. Plant.* 2003. Vol. 47, no. 1. P. 61–66. doi: 10.1023/A:1027328814591

Wellen K. E., Thompson C. B. Cellular metabolic stress: Considering how cells respond to nutrient excess. *Mol. Cell.* 2010. Vol. 40, no. 2. P. 323–332. doi: 10.1016/j.molcel.2010.10.004

Willekens H., Inzé D., Van Montagu M., Van Camp W. Catalases in plants. *Molecular Breeding.* 1995. Vol. 1, no. 3. P. 207–228. doi: 10.1007/BF02277422

Received August 02, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Никерова Ксения Михайловна

младший научный сотрудник аналитической лаборатории
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: knikerova@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

Галибина Наталия Алексеевна

зав. аналитической лабораторией, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: galibina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Мощенская Юлия Леонидовна

младший научный сотрудник лаб. физиологии и цитологии
древесных растений
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: tselishcheva.yulia@mail.ru
тел.: (8142) 568216

Новицкая Людмила Львовична

зав. лаб. физиологии и цитологии древесных растений,
д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: novits@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 568216

Подгорная Марина Николаевна

ведущий биолог лаб. физиологии и цитологии
древесных растений
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
e-mail: marishka89.11@list.ru
тел.: (8142) 568216

Софронова Ирина Николаевна

ведущий биолог лаб. физиологии и цитологии
древесных растений
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sofronova_ira@mail.ru
тел.: (8142) 568216

CONTRIBUTORS:

Nikerova, Kseniya

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

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

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) 568216

Novitskaya, Ludmila

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: novits@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 568216

Podgornaya, Marina

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: marishka89.11@list.ru
tel.: (8142) 568216

Sofronova, Irina

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sofronova_ira@mail.ru
tel.: (8142) 568216