

УДК 581.1

## АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ДИССИМИЛЯЦИИ САХАРОЗЫ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ РАЗНЫХ ФОРМ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ

Ю. Л. Мощенская, Н. А. Галибина, К. М. Никерова, Л. Л. Новицкая

Институт леса Карельского научного центра РАН

Изучено распределение активности сахарозорасщепляющих ферментов в акцепторных органах (стебли, корни) сеянцев обычной (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской (*B. pendula* var. *carelica*) березы. У 1,5-месячных сеянцев основным аттрагирующим центром является корень, а расщепление сахарозы осуществляется преимущественно за счет сахарозосинтазы. Показано, что у карельской березы метаболизация сахарозы происходила более интенсивно по сравнению с растениями обычной березы. Обнаружена высокая активность ферментов диссимилиации сахарозы в стеблях 5-месячных растений, что свидетельствует о расходовании основной массы метаболитов на образование структуры этих органов. При этом у 5-месячных сеянцев обычной березы наблюдается высокая активность сахарозосинтазы, у карельской березы – апопластной инвертазы. Таким образом, биохимические и молекулярные различия между растениями обычной и карельской березы закладываются еще на ранних этапах онтогенеза до появления у карельской березы видимых признаков аномальной по структуре древесины. Показано влияние уровня доступного азота на активность сахарозорасщепляющих ферментов. Выращивание опытных растений на среде с низким содержанием азота приводило к подавлению метаболизации сахарозы в акцепторных органах. У обычной березы – за счет снижения активности сахарозосинтазы, у карельской березы – активности кислых инвертаз. То есть у сеянцев березы повислой в условиях низкой обеспеченности азотом происходило подавление ксилогенеза и все ресурсы расходовались на поддержание биомассы корней, при этом у карельской березы снижалась метаболизация сахарозы в апопласте, приводящая к паренхиматизации тканей.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; сахарозосинтаза; апопластная, вакуолярная, цитоплазматическая инвертаза.

### Yu. L. Moshchenskaya, N. A. Galibina, K. M. Nikerova, L. L. Novitskaya. ACTIVITY OF SUCROSE DISSIMILATING ENZYMES IN EARLY ONTOGENY IN DIFFERENT FORMS OF SILVER BIRCH

The distribution of interchangeable sucrose-cleaving enzymes' activities in sink organs (stem, root) of silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*B. pendula* var. *carelica*) seedlings was investigated. It is shown that the dominant sink organ in 1.5-month-old seedlings is the root, and sucrose cleavage is mainly performed by sucrose synthase. Early in the ontogeny sucrose metabolism in Karelian birch sink organs is more intensive compared to silver birch. As confirmed by the high activity of sucrose-cleaving enzymes in the stem, the bulk of metabolites in 5-month-old silver birch plants were spent on the formation of the stem's structure. We observed high activity of sucrose synthase in the stem of 5-month-old silver birch seedlings and high activity cell-wall invertase in Karelian birch. Thus, biochemical and molecular differences between silver

birch and Karelian birch originate from the early stages of the plants' ontogeny, before the traits of abnormal wood structure become visible in Karelian birch. The effect nitrogen availability on the activity of alternative sucrose-cleaving enzymes is shown. Cultivation of experimental plants in nitrogen-deficient media suppressed sucrose metabolism in sink organs: through reduced activity of sucrose synthase in silver birch, and through reduced activity of acid invertase in Karelian birch. This means that low nitrogen availability to silver birch seedlings resulted in inhibition of xylogenesis, and all the plant's resources were utilized to support root biomass, whereas in Karelian birch it caused a reduction in sucrose cleavage in the apoplast, thus leading to an increase in the amount of parenchyma cells.

**Key words:** *Betula pendula* Roth; sucrose synthase; apoplastic invertase; vacuolar invertase; cytosolic invertase.

## Введение

Сахароза является важным субстратом многих биохимических превращений, обеспечивающих рост и развитие проводящих тканей ствола древесных растений. На протяжении всего вегетационного периода у березы повислой она представляет собой основную транспортную форму фотоассимилятов [Новицкая и др., 2015]. Ферментная система деградации сахарозы у растений включает в себя сахарозосинтазу (СС, К. Ф. 2.4.1.13), цитоплазматическую (ЦпИнв), вакуолярную (ВакИнв) и апопластную (АпИнв) инвертазы (К. Ф. 3.2.1.26). На взрослых растениях двух форм березы повислой – на обычной березе с нормальным строением тканей ствола (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) и карельской березе (*B. pendula* var. *carelica*) с проявившимися признаками структурных аномалий – показаны различия в распределении активности СС и АпИнв в ксилеме в период активного камбиального роста. У растений обычной березы на фоне пониженной активности АпИнв наблюдаются высокие значения активности СС. Переход к узорчатому строению древесины приводит к смене направления дифференцировки клеток камбия в сторону увеличения числа паренхимных клеток и переориентации метаболизма акцепторных тканей на накопление запасных метаболитов. При этом активность СС в ксилеме резко снижается и возрастает вклад АпИнв в процесс деградации сахарозы в акцепторных тканях ствола, о чем свидетельствует высокая активность данного фермента [Галибина и др., 2015а, б]. Дальнейшие исследования показали, что активность СС и АпИнв в ксилеме безузорчатых деревьев карельской березы также отличается от таковой у растений обычной березы [Галибина и др., 2016а]. Выдвинуто предположение, что нарушения функционирования ферментных систем углеводного обмена у карельской березы начинаются еще в ходе раннего онтогенеза, до начала формирования аномальной древесины.

Помимо сахаров для нормального роста растения и увеличения его продуктивности необходимы нитраты, которые не только индуцируют путь ассимиляции азота в растении, но и могут перепрограммировать углеродный метаболизм в направлении создания более благоприятных условий для этой ассимиляции [Coruzzi, Bush, 2001; Chikov, Bakirova, 2004; Crawford, 2006; Tsay et al., 2011]. Анализ характеристик почв вокруг ареала карельской березы показал, что она не распространяется в области как очень бедных (примитивных и горно-тундровых), так и относительно богатых почв (буроземов темноцветных) [Новицкая, 2008]. Было показано, что ограничение ареала карельской березы со стороны плодородных почв может быть обусловлено смещением зоны интенсивного апопластного усвоения сахарозы в сторону флоэмы под влиянием высоких доз азотного питания [Галибина и др., 2016б]. У обычной березы действие избытка нитратов усиливало использование сахарозы через сахарозосинтазный путь ее метаболизации, результатом чего было увеличение прироста древесины. В ксилеме карельской березы нитраты приводили к снижению активности как СС (уменьшение прироста древесины), так и АпИнв (уменьшение количества паренхимы, т. е. нормализация строения древесины) [Галибина и др., 2016б]. Подобного исследования влияния недостатка азота на активность основных сахарозорасщепляющих ферментов березы повислой ранее не проводилось.

Цель работы заключалась в исследовании активности сахарозосинтазы и инвертаз у сеянцев березы повислой на ранних этапах онтогенеза, как в норме, так и в условиях недостатка азотного питания.

## Объекты и методы исследования

Исследование проводили на сеянцах, выращенных из семян обычной березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) и карельской

березы (*B. pendula* var. *carelica* (Merklin)). Растения выращены из семян, полученных от контролируемого опыления (Forelia OY, Финляндия). Семена карельской березы получены от родительских деревьев с ярко выраженными признаками узорчатости древесины. Растения выращивали в камере при температуре 23 °С, 16-часовом фотопериоде, освещенности 8 клк на питательном грунте Terra Vita следующего состава: N – 0,91 %, P – 0,2 %, K – 0,094 %.

Исследование активности ферментов диссимиляции сахарозы на ранних этапах онтогенеза проводили на двух группах растений. Растения первой группы выращивали примерно до 3–5 см в высоту и снимали для анализа в возрасте 1,5 месяца. Возраст растений второй группы на момент отбора составил 5 месяцев, высота надземной части растений данной группы была ~25 см.

Для определения влияния азота на активность ферментов диссимиляции сахарозы часть растений выращивали в условиях недостатка азотного питания на естественном почвогрунте (почвенный горизонт Bf), состав: N – 0,095 %, P – 0,051 %, K – 0,065 %. Отбор тканей проводили по достижении растениями 5-месячного возраста.

На анализ отбирали корни и стебли. Растительный материал фиксировали в жидком азоте и хранили при –80 °С.

Для определения ферментативной активности растительные ткани растирали в жидком азоте и гомогенизировали при 4 °С в 50 мМ буфере Нерес (рН 7,5), содержащем 1мМ ЭДТА, 1 мМ ЭГТА, 3 мМ ДТТ, 5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,5 мМ PMSF. После 20-минутной экстракции гомогенат центрифугировали при 10 000 g в течение 20 минут (центрифуга Sigma 2-16PK, Германия). Осадок трехкратно промывали буфером. Объединенный супернатант и осадок диализовали при 4 °С в течение 18–20 часов против буфера для гомогенизации, разбавленного в 10 раз. В полученных после диализа ферментативных препаратах свободные гексозы и сахароза не определялись. В осадке определяли активность АпИнв, в супернатанте – ЦпИнв, ВакИнв, СС. Активность ферментов определяли после инкубации полученного препарата при 30 °С в течение 30 минут. Инкубационная среда для определения активности СС содержала 73 мМ трис-НСl (рН 7,5), 2,5 мМ УДФ-глюкозу, 20 мМ фруктозу, 5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 3 мМ ДТТ. Активность СС определяли в направлении синтеза сахарозы по количеству образовавшейся фруктозы спектрофотометрически (спектрофотометр СФ-2000, Россия) [Галибина и др., 2015а]. Инкубационная среда для определения активности инвертазы содержала 100 мМ ацетатный буфер (рН 4,7) (АИнв и ВакИнв) или 50 мМ Нерес

(рН 7,5) (ЦитИнв) и 25 мМ сахарозу. Количество образовавшейся в процессе инкубации глюкозы определяли глюкозооксидазным методом (набор реагентов «Глюкоза-Агат», Россия) [Галибина и др., 2015б]. Активность ферментов выражали в мкмоль распавшейся сахарозы на г сырой ткани (мкмоль/г сырой ткани).

Обработку данных по результатам исследования проводили с использованием общепринятых методов статистической обработки данных с использованием пакетов программ Microsoft Excel и StatGraphics для Windows.

Приведенные данные представлены в виде средних арифметических значений по биологической повторности в количестве 5–10 деревьев каждой группы. Аналитическая повторность трехкратная. Бары на диаграммах – ошибка средней. Различия в распределении показателей между группами растений определяли методом оценки значимости различий средних величин (t-критерий Стьюдента). Статистически значимыми считались различия при  $p < 0,05$ .

## Результаты

### *Активность ферментов диссимиляции сахарозы в акцепторных органах 1,5-месячных сеянцев Betula pendula Roth*

У сеянцев *B. pendula* var. *pendula* притекающая из листьев сахароза расщеплялась преимущественно в корнях за счет деятельности СС, активность которой достигала 44 мкмоль/г сырой ткани, что в 2,2 раза больше, чем в стебле (рис. 1). В отличие от корня в стебле наблюдалась высокая степень утилизации дисахарида по инвертазному пути, в основном за счет работы АпИнв (10 мкмоль/г сырой ткани), а также ВакИнв (2,4 мкмоль/г сырой ткани) и ЦитИнв (0,9 мкмоль/г сырой ткани) (рис. 1, А). В корнях активность инвертаз была меньше в 1,5–2 раза (рис. 1, Б).

У сеянцев *B. pendula* var. *carelica* метаболизация сахарозы в корнях за счет активности СС (88 мкмоль/г сырой ткани) (рис. 1, Б) была в 3 раза больше, чем в стебле (рис. 1, А). В отличие от сеянцев обычной березы растения, выращенные из семян карельской березы, имели большую активность СС как в стебле (в 1,5 раза), так и в корне (в 2 раза) (рис. 1).

### *Активность ферментов диссимиляции сахарозы в акцепторных органах 5-месячных сеянцев Betula pendula Roth*

У 5-месячных сеянцев *B. pendula* var. *pendula* по сравнению с 1,5-месячными растениями

возрастает интенсивность метаболизации сахарозы, особенно в надземной части. Так, в стебле 5-месячных сеянцев в 7 раз выше активность СС (139 мкмоль/г сырой ткани), в 3,6 раза – активность АпИнв (37 мкмоль/г сырой ткани) и в 2,3 раза – активность ЦитИнв (3,3 мкмоль/г сырой ткани) (рис. 2, А). В корнях к пяти месяцам в 2,5 раза возрастает активность СС, значение ее достигает 111 мкмоль/г сырой ткани (рис. 2, Б).

У 5-месячных сеянцев *B. pendula var. carelica*, по сравнению с 1,5-месячными растениями, в стебле метаболизация сахарозы сахарозосинтазой увеличивается всего в 1,5 раза, в то время как активность апопластной инвертазы возрастает в 6,3 раза, значение ее достигает 54 мкмоль/г сырой ткани (рис. 2, А). В корнях отмечается снижение активности СС до 20 мкмоль/г сырой ткани (рис. 2, Б).

Высокие значения активности сахарозорасщепляющих ферментов в стебле свидетельствуют, что у 5-месячных сеянцев он становится основным аттрагирующим органом. Суммарная активность ферментов в стебле, по сравнению с корнем, преобладает в 1,5 и 3,4 раза у обычной и карельской березы соответственно.

У 5-месячных растений, по сравнению с 1,5-месячными, происходит изменение соотношения активности двух сахарозорасщепляющих ферментов. У обычной березы в акцепторных органах наблюдается высокая активность СС, значение которой в 4 раза выше активности АпИнв. У карельской березы, напротив, при невысокой активности СС (в 3 раза ниже по сравнению с обычной березой) существенно повышается активность АпИнв (рис. 2, А).

*Влияние низкой обеспеченности азотом на морфометрические показатели и активность сахарозорасщепляющих ферментов у сеянцев березы повислой*

У растений, выращенных на бедных почвах, по сравнению с нормой существенно снизилась длина побега – в 4 и 6 раз у обычной и карельской березы соответственно. При этом длина корней у обеих форм березы повислой уменьшилась всего в 2 раза (рис. 3).

У сеянцев *B. pendula var. pendula*, выращенных на почвах с низким содержанием доступного азота, по сравнению с нормой, снижалась степень метаболизации сахарозы в стебле и в корнях в 13 и 5 раз соответственно (рис. 4). Особенно существенно уменьшилась активность СС. Так, в стебле активность СС снизилась в 31 раз, а активность инвертаз в 3–5 раз; в корне саха-

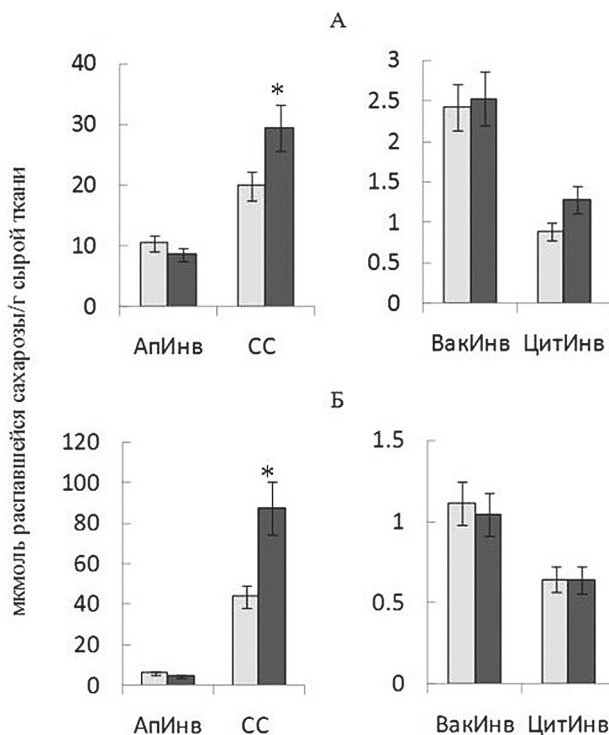


Рис. 1. Активность апопластной (АпИнв), вакуолярной (ВаКИнв), цитоплазматической (ЦитИнв) инвертазы и сахарозосинтазы (СС) в стебле (А) и корне (Б) 1,5-месячных сеянцев обычной (светлые столбики) и карельской (темные столбики) березы. \* Здесь и на рис. 2 различия статистически значимы по отношению к растениям *B. pendula var. pendula* ( $p < 0,05$ )

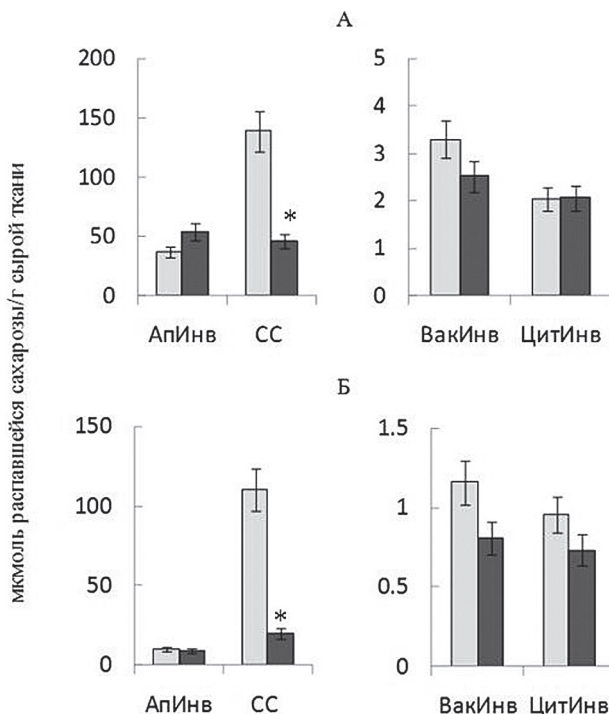


Рис. 2. Активность апопластной (АпИнв), вакуолярной (ВаКИнв), цитоплазматической (ЦитИнв) инвертазы и сахарозосинтазы (СС) в стебле (А) и корне (Б) 5-месячных сеянцев обычной (светлые столбики) и карельской (темные столбики) березы

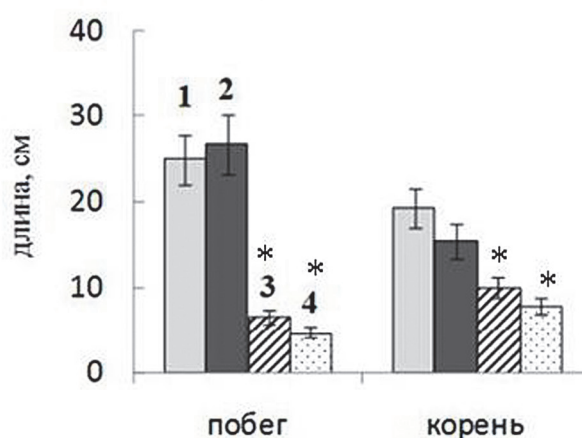
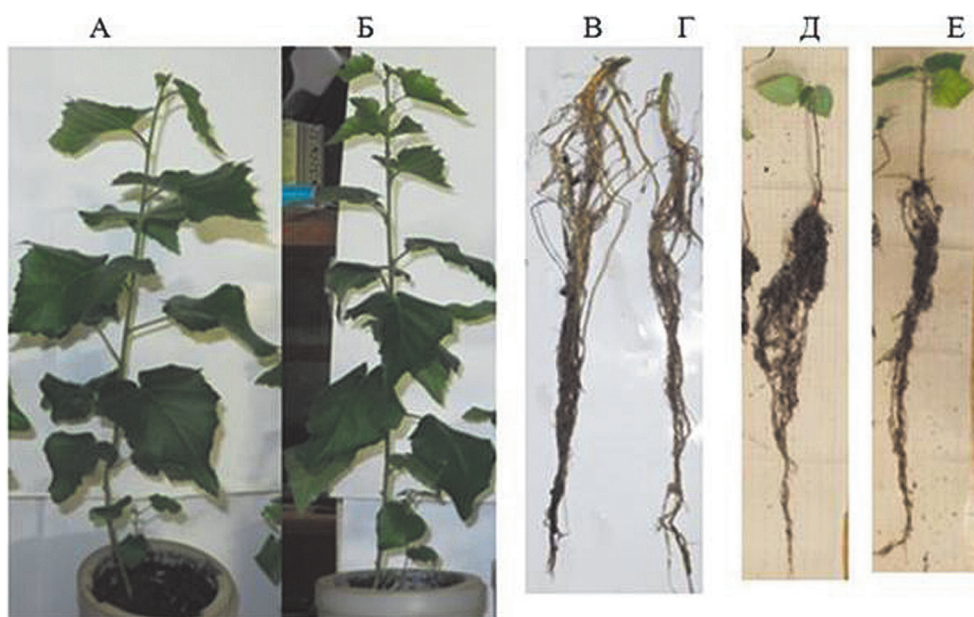


Рис. 3. На фотографиях внешний вид 5-месячных сеянцев обычной (А, В, Д) и карельской (Б, Г, Е) березы, выросших при нормальном уровне азота (А–Г) и недостатке азотного питания (Д, Е). На диаграмме длина побега и корней 5-месячных сеянцев обычной (1, 3) и карельской (2, 4) березы, выросших при нормальном уровне азота (1, 2) и недостатке азотного питания (3, 4). \* Здесь и на рис. 4 различия статистически значимы по отношению к контролю ( $p < 0,05$ )

розосинтазная активность уменьшилась в 7 раз на фоне снижения инвертазной активности в 2–3 раза.

У растений карельской березы метаболизация сахарозы в стебле снизилась в 3 раза, а в корне не изменилась (рис. 4). Уменьшение расщепления дисахарида в стебле произошло в большей степени за счет снижения активности кислых инвертаз АпИнв (в 5 раз) и ВакИнв (в 4 раза), активность ЦитИнв и СС изменилась не так сильно (уменьшение в 2–3 раза). При этом у растений карельской березы, выращенных при дефиците азота, активность СС в стебле была в 4 раза выше, чем у таких же растений обычной березы.

## Обсуждение

Транспорт сахарозы из фотосинтезирующих листьев контролируется способностью акцепторов к ее расщеплению, что поддерживает градиент дисахарида. В повышении акцепторной силы органа важную роль играют апопластная инвертаза [Koch, 2004; Iraqi et al., 2005; Godt, Roitsch, 2006; Canam et al., 2008; Barratt et al., 2009 и др.] и сахарозосинтаза [Godt, Roitsh, 2006; Coleman et al., 2008; Nilsson et al., 2010 и др.]. В акцепторных органах как 1,5-месячных, так и 5-месячных растений активность данных ферментов значительно выше по сравнению с другими сахарозорасщепляющими ферментами (ВакИнв, ЦпИнв).

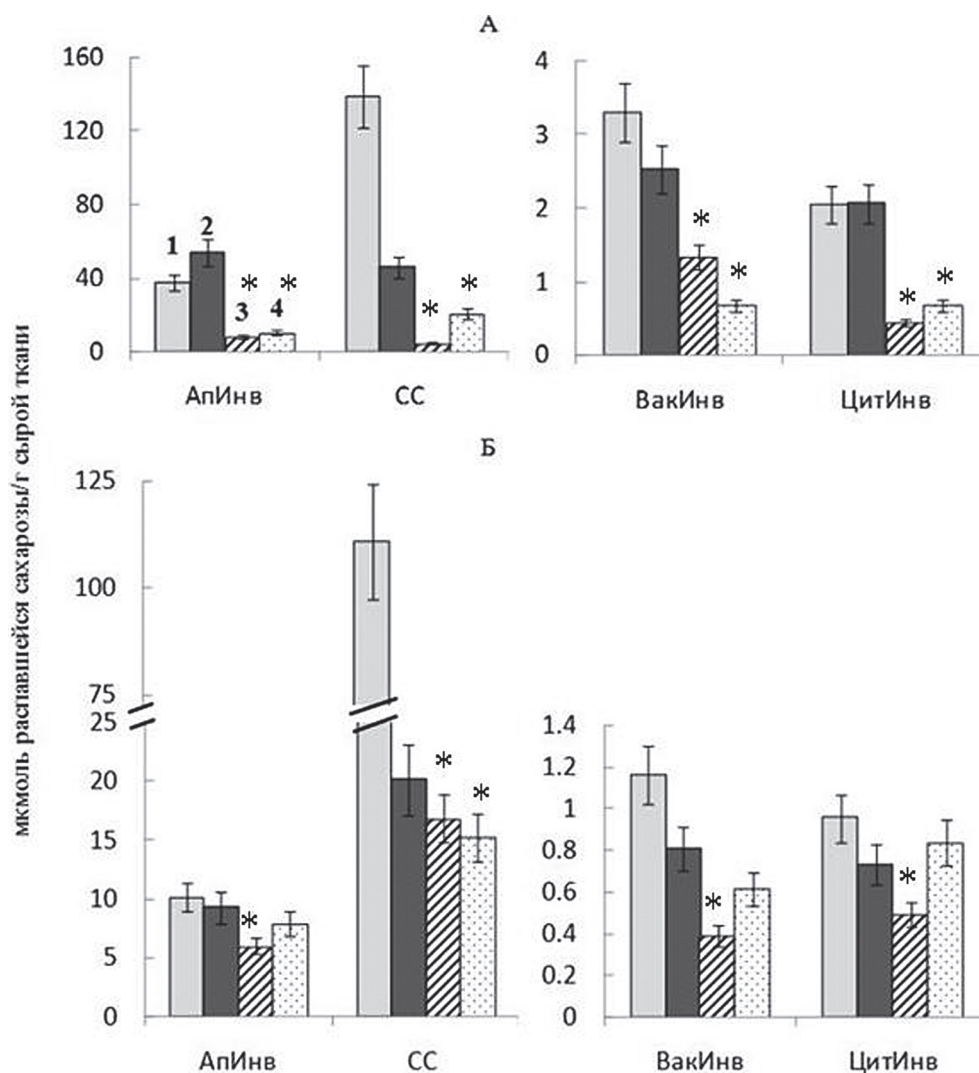


Рис. 4. Активность апопластной (АпИнв), вакуолярной (Вакинв), цитоплазматической (ЦитИнв) инвертазы и сахарозосинтазы (СС) в стебле (А) и корне (Б) 5-месячных сеянцев обычной (1, 3) и карельской (2, 4) березы, выросших при нормальном уровне азота (1, 2) и недостатке азотного питания (3, 4)

У 1,5-месячных растений березы повислой корень является основным потребляющим органом (метаболизация сахарозы в корнях выше по сравнению со стеблем) (рис. 1).

Высокая акцепторная сила корня поддерживается в основном за счет активности СС (рис. 1, Б), что согласуется с литературными данными [Никитин, Измайлов, 2016]. Сахарозосинтаза присутствует в растении повсеместно, но наибольшая ее активность обнаружена в молодых растущих тканях [Coleman et al., 2008, 2010]. В клетке СС находится в свободном или связанном с плазматической мембраной состоянии [Amor et al., 1995; Sturm, Tang, 1999]. Мембраносвязанная форма сахарозосинтазы образует комплекс с целлюлозосинтазой [Sturm, Tang, 1999; Winter, Huber, 2000; Ruan et al., 2003], что дает возможность

прямого использования образуемой в результате активности СС УДФ-глюкозы для биосинтеза целлюлозы, входящей в состав клеточных стенок. В результате деятельности СС углерод расходуется на построение клеточных структур и необратимо выводится из метаболизма. Таким образом, у сеянцев березы повислой СС – основной фермент, создающий акцепторную силу гетеротрофных тканей.

У 1,5-месячных сеянцев карельской березы по сравнению с растениями обычной березы активность СС выше как в корне, так и в стебле, что может свидетельствовать о более интенсивном протекании у нее процессов структурообразования уже на ранних этапах развития. Ранее на взрослых растениях карельской березы показано, что наибольшая активность СС на фоне интенсивного протекания ксилогенеза

наблюдается в ксилеме безузорчатых участков ствола узорчатых растений карельской березы [Галибина и др., 2016a].

По результатам наших исследований (рис. 2, А) можно заключить, что уже у 5-месячных растений, по сравнению с 1,5-месячными, основным акцептором ассимилятов становится стебель. Аттрагирующая способность стебля возрастает по мере роста и развития древесных растений, при этом клеточные стенки ксилемы становятся основными аккумуляторами биомассы [Антонова, 2011]. Преимущественное развитие стебля или корня (двух конкурирующих акцепторных органов) регулируется в растении сигнальными процессами, опосредованными растительными гормонами (ауксины, цитокинины). Недавно появились работы, указывающие также на участие сахаров в реакциях быстрого ответа, необходимых для поддержания координации развития корня и стебля в условиях действия эндогенных и экзогенных факторов [Wang, Ruan, 2016].

У 5-месячных сеянцев обычной березы, как и у 1,5-месячных растений, в стебле и в корне выше активность СС, а активность АпИнв значимо ниже (рис. 2). У сеянцев карельской березы, напротив, в стебле на фоне меньшей активности СС (в 4 раза по сравнению с обычной березой) возрастает активность апопластного фермента (в 1,5 раза по сравнению с обычной березой). Таким образом, в стебле карельской березы уменьшение метаболизации сахарозы по сахарозосинтазному пути компенсируется увеличением ее утилизации по инвертазному пути. Эти закономерности согласуются с данными, полученными на взрослых деревьях [Галибина и др., 2015a, б]. То есть уже на ранних этапах развития у двух форм березы повислой наблюдаются различия в путях метаболизации дисахарида. У обычной березы сахароза преимущественно расходуется на синтез клеточных стенок дифференцирующихся клеток ксилемы. У карельской березы наблюдается более низкая активность ферментов с внутриклеточной локализацией (СС, ВакИнв, ЦитИнв) и высокая активность АпИнв, что свидетельствует о расщеплении сахарозы в апопласте и накоплении гексоз, которые, являясь сигнальными молекулами, могут участвовать в реализации морфогенетических эффектов, лежащих в основе аномального ксилогенеза карельской березы. Повышенная активность АпИнв в стебле карельской березы на фоне сниженной активности СС подтверждает высказанные другими авторами предположения [Barratt et al., 2009; Gerber et al., 2014] о возможном участии инвертазы в синтезе компонентов клеточных стенок.

Преимущество использования ассимилятов в растении на развитие различных акцепторных органов определяется не только эндогенными механизмами, но и внешними факторами среды, в том числе плодородием почвы. Выращивание растений двух форм березы повислой на почве с низким содержанием доступного азота привело к сокращению темпов роста надземной биомассы, при этом они имели тонкие, но длинные корни (рис. 3).

У сеянцев обычной березы, выращенных при дефиците минеральных элементов, наблюдалось снижение ферментативной активности всех сахарозорасщепляющих ферментов (рис. 4). Особенно сильно снизилась активность СС (в стебле в 31 раз и в корне в 7 раз) на фоне незначительного снижения инвертазной активности (в 3–5 и 2–3 раза в стебле и в корнях соответственно). Большее падение сахарозосинтазной активности в стебле, по сравнению с корнем, привело и к большей потере надземной биомассы. На горохе посевном показано, что даже низкие (1 мМ) концентрации нитратов могут увеличивать активность СС и приводить к накоплению вегетативной биомассы растений [Никитин, Измайлов, 2016].

У растений карельской березы при недостаточном азотном питании активность СС в стебле снижается всего в 2 раза, при этом в большей степени снижается активность кислых инвертаз – ВакИнв (в 4 раза) и особенно АпИнв (в 5 раз). То есть в условиях недостатка минеральных элементов у карельской березы уменьшается выход свободных гексоз в апопласт, которые в свою очередь могут изменять программу дифференцировки клеток камбиальной зоны и приводить к повышению степени паренхиматизации тканей ствола, придавая древесине карельской березы характерный узор.

Таким образом, при недостатке азотного питания у сеянцев березы повислой происходит подавление ксилогенеза и все ресурсы тратятся на поддержание биомассы корней, при этом у карельской березы снижается метаболизация сахарозы в апопласте, приводящая к паренхиматизации тканей.

## **Заключение**

В ходе проведенной работы показано, что у растений в возрасте 1,5 месяца основным аттрагирующим центром является корень, а расщепление сахарозы в акцепторных тканях растения осуществляется преимущественно за счет активности СС. Выявлено, что на ранних этапах формирования растения метаболизация сахарозы у карельской березы происходит

более интенсивно по сравнению с растениями обычной березы повислой. По достижении растениями 5-месячного возраста происходит переориентация путей утилизации сахарозы, и наиболее высокая активность сахарозорасщепляющих ферментов наблюдается в стебле. У обычной березы повислой большая часть синтезирующихся метаболитов расходуется на процессы структурообразования, о чем свидетельствует высокая активность СС. У растений карельской березы высокие значения активности кислых инвертаз способствуют накоплению большого количества гексоз в акцепторных органах и запасных метаболитов. Таким образом, биохимические и молекулярные различия между растениями обычной березы повислой и карельской березы закладываются еще на ранних этапах развития растения до начала формирования характерной аномальной по структуре древесины.

Выращивание растений в условиях недостаточного азотного питания приводило к снижению уровня метаболизации сахарозы в акцепторных органах, у обычной березы повислой – за счет снижения активности СС, у растений карельской березы – активности кислых инвертаз.

Авторы выражают благодарность И. Н. Софроновой и М. Н. Подгорной за помощь в проведении биохимических анализов.

Исследование выполнено с использованием оборудования ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0220-2014-0001) и гранта РФФИ № 16-04-100639\_p\_a.

## Литература

Антонова Г. Ф. Формирование ксилемы и флоэмы хвойных // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: материалы межд. конф. (Петрозаводск, 20–24 июня 2011 г.). Петрозаводск, 2011. С. 6–11.

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиального роста // Физиология растений. 2015а. Т. 62, № 3. С. 1–10. doi: 10.7868/S0015330315030057

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиология растений. 2015б. Т. 62, № 6. С. 804–813. doi: 10.7868/S0015330315060068

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Мощенская Ю. Л., Никерова К. М. Аномальный морфогенез камбиальной зоны карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) // Годичное собрание общества физиологов растений России. Сигнальные системы растений: от рецептора до ответной реакции организма (Санкт-Петербург, 21–24 июня 2016). СПб., 2016а. С. 37–38.

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

Никитин А. В., Измайлов С. Ф. Ферменты дисимилиации сахарозы как мишени действия нитрата в раннем онтогенезе гороха посевного // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 1. С. 159–164. doi: 10.7868/S0015330315060135

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

Новицкая Л. Л., Галибина Н. А., Никерова К. М. Транспорт и запасание сахаров во флоэме *Betula pendula* Roth var. *pendula* и var. *carelica* // Труды Карельского научного центра РАН. № 11. 2015. С. 35–47. doi: 10.17076/eb216

Amor Y., Haigler C. H., Johnson S. et al. A membrane-associated form of sucrose synthase and its potential role in synthesis of cellulose and callose in plants // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1995. Vol. 92:93. P. 9353–9357.

Barratt D. H., Derbyshire P., Findlay K. et al. Normal growth of *Arabidopsis* requires cytosolic invertase but not sucrose synthase // PNAS. 2009. Vol. 106. P. 13124–13129. doi: 10.1073/pnas.0900689106

Canam T., Mak S. W. Y., Mansfield S. D. Spatial and temporal expression profiling of cell wall invertase genes during early development in hybrid poplar // Tree Physiol. 2008. Vol. 28. P. 1059–1067. doi: 10.1093/treephys/28.7.1059

Chikov V. I., Bakirova G. G. Role of the apoplast in the control of assimilate transport, photosynthesis, and plant productivity // Russ. J. Plant Physiol. 2004. Vol. 53. P. 420–431. doi: 10.1023/B:RUPP.0000028691.49600.c2

Coleman H. D., Beamish L., Reid A. et al. Altered sucrose metabolism impacts plant biomass production and flower development // Transgenic Res. 2010. Vol. 19. P. 269–283. doi: 10.1007/s11248-009-9309-5

Coleman H. D., Samuels A. L., Guy R. D., Mansfield S. D. Perturbed lignification impacts tree growth in hybrid poplar – a function of sink strength, vascular integrity, and photosynthetic assimilation // Plant Physiology. 2008. Vol. 148. P. 1229–1237.

Coruzzi G., Bush D. R. Nitrogen and carbon nutrient and metabolite signalling in plants // Plant Physiol. 2001. Vol. 125. P. 61–64. doi: 10.1104/pp.108.25500

Crawford N. M. Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. P. 471–478. doi: 10.1093/jxb/erj050

Gerber L., Zhang B., Roach M. et al. Deficient sucrose synthase activity in developing wood does not specifically affect cellulose biosynthesis, but causes an overall decrease in cell wall polymers // New Phytologist. 2014. Vol. 203. P. 1220–1230. doi: 10.1111/nph.12888



Godt D. E., Roitsch T. The developmental and organ specific expression of sucrose cleaving enzymes in sugar beet suggests a transition between apoplastic and symplasmic phloem unloading in the tap roots // *Plant Physiol. Biochem.* 2006. Vol. 44. P. 656–665. doi: 10.1016/j.plaphy.2006.09.019

Iraqi D., Le V. Q., Lamhamedi M. S., Tremblay F. M. Sucrose utilization during somatic embryo development in black spruce: involvement of apoplastic invertase in the tissue and of extracellular invertase in the medium // *J. Plant Physiol.* 2005. Vol. 162. P. 115–124. doi: 10.1016/j.jplph.2003.06.001

Koch K. E. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development // *Current Opinion in Plant Biology.* 2004. Vol. 7. P. 235–246. doi: 10.1016/j.pbi.2004.03.014

Nilsson R., Bernfur K., Gustavsson N. et al. Proteomics of plasma membranes from poplar trees reveals tissue distribution of transporters, receptors, and proteins in cell wall formation // *Mol. Cell. Proteomics.* 2010. Vol. 9. P. 368–387. doi: 10.1074/mcp.M900289-MCP200

Ruan Y. L., Llewellyn D. J., Furbank R. T. Suppression of sucrose synthase gene expression represses

cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development // *Plant Cell Online.* 2003. Vol. 15. P. 952–964. doi: 10.1105/tpc.010108

Sturm A., Tang G. Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning // *Trends Plant Sci.* 1999. Vol. 4. P. 401–407. doi: 10.1016/S1360-1385(99)01470-3

Tsay Y. F., Ho C. H., Chen H. Y., Lin S. H. Integration of nitrogen and potassium signaling // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2011. Vol. 62. P. 207–226. doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103837

Wang L., Ruan Y. L. Shoot – root carbon allocation, sugar signalling and their coupling with nitrogen uptake and assimilation // *Functional Plant Biology.* 2016. Vol. 43, no. 2. P. 105–113. doi: 10.1071/FP15249

Winter H., Huber S. C. Regulation of Sucrose Metabolism in Higher Plants: localization and regulation of activity of key enzymes // *Critical Reviews in Plant Sciences.* 2000. Vol. 19. P. 31–67. doi: 10.1080/07352680091139178

Поступила в редакцию 02.08.2016

## References

Amor Y., Haigler C. H., Johnson S., Wainscott M., Delmer D. P. A membrane-associated form of sucrose synthase and its potential role in synthesis of cellulose and callose in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1995. Vol. 92:93. P. 9353–9357.

Antonova G. F. Formation of xylem and phloem in conifers. Structural and Functional Deviations from Normal Growth and Development of Plants under the Influence of Environmental Factors: Proceedings of the International Conference (Petrosavodsk, 20–24 June, 2011). Petrosavodsk, 2011. P. 6–11.

Barratt D. H., Derbyshire P., Findlay K., Pike M., Wellner N., Lunn J., Feil R., Simpson C., Maule A. J., Smith A. M. Normal growth of Arabidopsis requires cytosolic invertase but not sucrose synthase. *PNAS.* 2009. Vol. 106. P. 13124–13129. doi: 10.1073/pnas.0900689106

Canam T., Mak S. W. Y., Mansfield S. D. Spatial and temporal expression profiling of cell wall invertase genes during early development in hybrid poplar. *Tree Physiol.* 2008. Vol. 28. P. 1059–1067. doi: 10.1093/treephys/28.7.1059

Chikov V. I., Bakirova G. G. Role of the apoplast in the control of assimilate transport, photosynthesis, and plant productivity. *Russ. J. Plant Physiol.* 2004. Vol. 53. P. 420–431. doi: 10.1023/B:RUPP.0000028691.49600.c2

Coleman H. D., Beamish L., Reid A., Park J. Y., Mansfield S. D. Altered sucrose metabolism impacts plant biomass production and flower development. *Transgenic Res.* 2010. Vol. 19. P. 269–283. doi: 10.1007/s11248-009-9309-5

Coleman H. D., Samuels A. L., Guy R. D., Mansfield S. D. Perturbed lignification impacts tree growth in hybrid poplar- a function of sink strength, vascular integrity, and photosynthetic assimilation. *Plant Physiology.* 2008. Vol. 148. P. 1229–1237.

Coruzzi G., Bush D. R. Nitrogen and carbon nutrient and metabolite signalling in plants. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 125. P. 61–64. doi: 10.1104/pp.108.25500

Crawford N. M. Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants. *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57. P. 471–478. doi: 10.1093/jxb/erj050

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Activity of sucrose synthase in trunk tissues of the Karelian birch during cambial growth. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2015a. Vol. 62, no. 3. P. 381–389. doi: 10.1134/S102144371503005X

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Activity of invertase in trunk tissues of the Karelian birch. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2015b. Vol. 62, no. 6. P. 804–813. doi: 10.1134/S1021443715060060

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Moshchenskaya Yu. L., Nikerova K. M. Abnormal morphogenesis of cambial zone in Karelian birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica*). *Godichnoe sobranie obshchestva fiziologov rastenij Rossii. Signal'nye sistemy rastenij: ot receptora do otvetnoj reakcii organizma* (St. Petersburg 21–24 June 2016 g.) [Annual Meeting of Russian Society of Plant Physiologists. Signaling Systems of Plants: from the Receptor to the Response of the Organism]. St. Petersburg, 2016a. P. 37–38.

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

Gerber L., Zhang B., Roach M., Rende U., Gorsas A., Kumar M., Burgert I., Niittylla T., Sundberg B. Deficient sucrose synthase activity in developing wood does not specifically affect cellulose biosynthesis, but causes an overall decrease in cell wall polymers. *New Phytologist.* 2014. Vol. 203. P. 1220–1230. doi: 10.1111/nph.12888

Godt D. E., Roitsch T. The developmental and organ specific expression of sucrose cleaving enzymes in sugar beet suggests a transition between apoplastic and symplasmic phloem unloading in the tap roots. *Plant Physiol. Biochem.* 2006. Vol. 44. P. 656–665. doi: 10.1016/j.plaphy.2006.09.019

Iraqi D., Le V. Q., Lamhamedi M. S., Tremblay F. M. Sucrose utilization during somatic embryo development in black spruce: involvement of apoplastic invertase in the tissue and of extracellular invertase in the medium. *J. Plant Physiol.* 2005. Vol. 162. P. 115–124. doi: 10.1016/j.jplph.2003.06.001

Koch K. E. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology.* 2004. Vol. 7. P. 235–246. doi: 10.1016/j.pbi.2004.03.014

Nikitin A. V., Izmailov S. F. Enzymes of sucrose dissimilation as targets for nitrate in early ontogenesis of the garden pea. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2016. Vol. 63, no. 1. P. 152–157. doi: 10.1134/S1021443715060138

Nilsson R., Bernfur K., Gustavsson N., Bygdell J., Wingsle G., Larsson C. Proteomics of plasma membranes from poplar trees reveals tissue distribution of transporters, receptors, and proteins in cell wall formation. *Mol. Cell. Proteomics.* 2010. Vol. 9. P. 368–387. doi: 10.1074/mcp.M900289-MCP200

Novitskaya L. L. The Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities. Petrozavodsk: Verso, 2008. 144 p.

Novitskaya L. L., Galibina N. A., Nikerova K. M. Sugar transport and storage in the phloem of *Betula pendula* Roth var. *pendula* and var. *carelica*. *Transactions of Karelian Research Centre of the RAS.* 2015. No. 12. P. 35–47. doi: 10.17076/eb216

Ruan Y. L., Llewellyn D. J., Furbank R. T. Suppression of sucrose synthase gene expression represses cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development. *Plant Cell Online.* 2003. Vol. 15. P. 952–964. doi: 10.1105/tpc.010108

Sturm A., Tang G. Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning. *Trends Plant Sci.* 1999. Vol. 4. P. 401–407. doi: 10.1016/S1360-1385(99)01470-3

Tsay Y. F., Ho C. H., Chen H. Y., Lin S. H. Integration of nitrogen and potassium signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2011. Vol. 62. P. 207–226. doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103837

Wang L., Ruan Y. L. Shoot-root carbon allocation, sugar signalling and their coupling with nitrogen uptake and assimilation. *Functional Plant Biology.* 2016. Vol. 43, no. 2. P. 105–113. doi: 10.1071/FP15249

Winter H., Huber S. C. Regulation of Sucrose Metabolism in Higher Plants: localization and regulation of activity of key enzymes. *Critical Reviews in Plant Sciences.* 2000. Vol. 19. P. 31–67. doi: 10.1080/07352680091139178

Received August 02, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### 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

### Галибина Наталия Алексеевна

заведующая 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

### 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

### Новицкая Людмила Людвиговна

заведующая 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

## CONTRIBUTORS:

### 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

### 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

### 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

### 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