

УДК 581.143.32:577.152.1

## **ФЕРМЕНТЫ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ – ИНДИКАТОРЫ РАЗНЫХ СЦЕНАРИЕВ КСИЛОГЕНЕЗА: В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ И ВО ВЗРОСЛОМ СОСТОЯНИИ (НА ПРИМЕРЕ *BETULA PENDULA* ROTH)**

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

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

Впервые проведено исследование активности комплекса ферментов антиоксидантной системы (АОС) (супероксиддисмутазы (СОД), каталазы (КАТ), пероксидазы (ПОД)) и полифенолоксидазы (ПФО) на разных этапах онтогенеза при формировании нормальной и аномальной структуры древесины: у сеянцев (6- и 11-недельных) и у взрослых растений разных форм березы повислой. Показано, что в возрасте 6 недель сеянцы обычной березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercl.) Hämet-Ahti) не имеют внешних отличий, однако сеянцы *Betula pendula* Roth var. *pendula* показывают более высокую активность ферментов вторичного метаболизма (ПОД и ПФО) по сравнению с сеянцами *Betula pendula* var. *carelica*. Уже к возрасту 11 недель происходит изменение метаболических стратегий ферментов АОС. У сеянцев березы повислой начинают преобладать ростовые процессы, и растения достигают более высоких морфометрических показателей; напротив, у сеянцев карельской березы наблюдаются более высокие значения ферментов АОС. У взрослых растений карельской березы аномальный ксилогенез, как уже было отмечено нами ранее, путем взаимосвязанной цепочки метаболических реакций находит отражение в более высокой активности ПОД, а также, что отмечено впервые, более высокой активности СОД, КАТ и ПФО. Важно, что переориентация АОС на процессы вторичного метаболизма наблюдается уже в возрасте 11 недель, когда внешние видимые признаки аномального ксилогенеза отсутствуют. Выдвигается гипотеза, что активность ферментов АОС может являться тест-признаком для диагностики аномального ксилогенеза у карельской березы уже на самых ранних этапах онтогенеза.

**Ключевые слова:** ксилогенез; онтогенез; карельская береза; узорчатая древесина; сеянцы; лист; стебель; супероксиддисмутаза; каталаза; пероксидаза; полифенолоксидаза.

**K. M. Nikerova, N. A. Galibina, Yu. L. Moshchenskaya, L. L. Novitskaya,  
M. N. Podgornaya, I. N. Sofronova. THE ANTIOXIDANT ENZYMES –  
INDICATORS OF DIFFERENT XYLOGENESIS SCENARIOS: IN EARLY  
ONTOGENY AND IN ADULT PLANTS (EXAMPLE OF *BETULA PENDULA*  
ROTH)**

We studied the activity of antioxidant enzymes (superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD)) and polyphenol oxidase (PPO) across ontogenetic stages dur-

ing the formation of normal (in silver birch, *Betula pendula* Roth var. *pendula*) and abnormal (in Karelian birch, *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercl.) Hämet-Ahti) wood structure. This was the first study of this sort. The objects were the seedlings (6- and 11-week-old) and adult plants of different forms of the silver birch (var. *pendula* and var. *carelica*). It was shown that at the age of 6 weeks, the seedlings of *Betula pendula* Roth var. *pendula* and *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercl.) Hämet-Ahti had no external differences, but seedlings of *Betula pendula* Roth var. *pendula* showed a higher activity of secondary metabolism enzymes (POD and PPO) compared to *Betula pendula* var. *carelica* seedlings. We noticed a change in the metabolic strategies of antioxidant enzymes by the age of 11 weeks. Growth processes began to dominate in the var. *pendula* seedlings, and their morphometric parameters reached higher values; on the contrary, var. *carelica* seedlings had higher activities of antioxidant enzymes. As we have reported previously, abnormal xylogenesis in adult Karelian birch plants is biochemically reflected in a higher POD activity. A new finding from this study is the higher activity of SOD, CAT and PPO in the process of abnormal xylogenesis. It is important that the antioxidant system is reoriented towards secondary metabolism already at the age of 11 weeks, when there are no visible signs of abnormal xylogenesis yet. We put forward a hypothesis that the activity of antioxidant enzymes can act as a test for the diagnosis of abnormal xylogenesis in Karelian birch at the earliest stages of the ontogeny.

**Key words:** xylogenesis; ontogeny; Karelian birch; figured wood; seedlings; leaf; stem; superoxide dismutase; catalase; peroxidase; polyphenol oxidase.

## Введение

Ксилогенез, или процесс формирования древесины, – это фиксация углерода в составе структурных полимеров углеводной и фенольной природы в клеточных стенках древеснеющих тканей растений. Изучение процессов ксилогенеза актуально как для фундаментальной науки, так и для практического использования древесного материала [Никишов, 1985; Barnett, Jeronimidis, 2003]. Поэтому необходимо осуществлять поиск путей управления процессами, лежащими в основе ксилогенеза, с целью повышения продуктивности древесных растений. Кроме того, встает важный вопрос: как на ранних этапах обнаружить особенности переходов различных стадий ксилогенеза и какие цитологические, биохимические и молекулярные маркеры могут для этого использоваться [Fucuda, 1996].

Существуют древесные растения, которые позволяют исследователям параллельно изучать механизмы нормального и аномального ксилогенеза. Одним из таких растений является береза повислая (*Betula pendula* Roth var. *pendula*), у которой формируется нормальная прямослойная древесина, и ее особая форма – карельская береза (*B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercl.) Hämet-Ahti), древесина которой носит свилеватый характер и визуально характеризуется наличием узора в местах крупных скоплений паренхимных клеток [Коровин и др., 2003; Novitskaya, Kushnir, 2006].

Наши предыдущие исследования показали, что у нормальной и аномальной древесины

березы повислой существуют биохимические маркеры среди ферментов углеводного обмена и антиоксидантной системы (АОС). При образовании прямослойной древесины сахараза расщепляется преимущественно сахарозосинтазным (СС) путем под контролем гена *SUS1* и сопровождается активным синтезом структурных компонентов клеточных стенок (целлюлозы) [Галибина и др., 2015а, 2016б; Мощенская и др., 2016, 2017]. В аномальных тканях расщепление образующегося избытка сахаразы в камбиальной зоне и флоэме [Новицкая, 2008; Новицкая и др., 2015] сопровождается повышением активности другого сахарозорасщепляющего фермента – апопластной инвертазы (АпИнв) [Галибина и др., 2015б]. В результате повышения активности АпИнв в клетке вместо УДФ-глюкозы, образующейся при расщеплении сахаразы СС, возрастает содержание свободных гексоз. Гексозы, посредством включения в пентозо-фосфатный путь и цикл Кребса [Savidge et al., 1996; Донцов и др., 2006; Couee et al., 2006; Wellen, Thompson, 2010; Borges et al., 2017], участвуют в синтезе активных форм кислорода (АФК) и фенольных соединений, приводя к повышению активности ферментов АОС [Галибина и др., 2013, 2016а; Никерова и др., 2016, 2017а, б; Никерова, Галибина, 2017]. Глюкоза, являясь сигнальной молекулой, может инициировать активность ферментов АОС [Hu et al., 2012], а также непосредственно взаимодействовать с АФК, образуя субстраты пероксидазного окисления [Синькевич и др., 2009]. В результате происходит переключение путей утилизации сахаро-

зы с синтеза целлюлозы (как при образовании нормальной древесины) на реакции вторичного метаболизма.

Субстраты фенольной природы часто являются биологически активными веществами и могут служить сырьем для получения различных препаратов, а сами ферменты АОС могут быть использованы в процессах биокатализа [Burton, 2003; Borges et al., 2017]. Ферменты АОС вовлечены в регуляцию метаболизма на протяжении всего онтогенеза [Жукова и др., 1996; Половникова, Воскресенская, 2008; Jakovljević et al., 2013; Iqbal et al., 2017], поэтому их изучение необходимо на разных его стадиях.

В настоящей работе мы провели изучение активности комплекса ферментов АОС (супероксиддисмутаза (СОД), каталазы (КАТ), пероксидазы (ПОД)) и полифенолоксидазы (ПФО) (1) у взрослых растений березы повислой при формировании нормальной и аномальной структуры древесины и (2) на начальных этапах онтогенеза у 6- и 11-недельных сеянцев обычной и карельской березы.

## Объекты и методы исследования

### Растительный материал

Объекты исследования – сеянцы и взрослые растения обычной березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*B. pendula* var. *carelica*).

Сеянцы обычной и карельской березы выращивали до возраста 6 и 11 недель под световой установкой при температуре воздуха 21–22 °С, освещенности около 5 клк и 16-часовом светопериоде на питательном грунте следующего состава: N – 0,5 %, С – 21 %, содержание подвижных форм Р и К соответственно 0,03 и 0,09 %. На анализ отбирали стебли и листья. Длина листа была в диапазоне 2–5 см. Семена карельской березы получены от контролируемого опыления деревьев с ярко выраженными признаками узорчатости. Было отобрано по 10–15 индивидуальных растений обычной и карельской березы 6- и 11-недельного возраста для получения общей навески. Аналитическая повторяемость трехкратная.

Возраст взрослых растений на момент отбора составил 25 лет. Они произрастали на лесосеменной плантации в Медвежьегорском районе Республики Карелия. На анализ отбирали растения обычной березы и узорчатые растения карельской березы, выращенные из семян от контролируемого опыления плюсовых деревьев. Исследование проводили в конце июня

(30.06.2016), в период активного камбиального роста. На стволе изучаемых растений вырезали окошки 10×6 см и отделяли кору от древесины. С поверхности древесины соскабливали ткани ксилемы, куда входили материнские клетки ксилемы и наружные слои прироста ксилемы текущего года. С внутренней поверхности коры препарировали ткани флоэмы, которые включали камбиальную зону, проводящую флоэму и самые внутренние слои непроводящей флоэмы. Отбор образцов тканей ствола контролировали под световым микроскопом. У растений карельской березы ткани отбирали из участков ствола с характерными вздутиями, неровностями, крупными бугорками и бугорчатыми выпуклостями. Всего было отобрано 20 растений карельской березы и 8 растений обычной березы повислой, что и составило биологическую повторяемость.

Весь растительный материал замораживали в жидком азоте и хранили в низкотемпературной морозильной камере при –70 °С.

### Биохимические исследования

Растительные ткани растирали с жидким азотом и гомогенизировали при 4 °С в буфере следующего состава: 50 мМ Нерес (рН 7,5), 1 мМ 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 MPW-351R, Польша). Далее проводили диализ при 4 °С в течение 18–20 часов против буфера для гомогенизации, разбавленного в 10 раз. В полученных после диализа ферментативных препаратах спектрофотометрически (СФ 2000, Россия) определяли активность ферментов [Галибина и др., 2013].

Об активности СОД судили по ингибированию фотовосстановления нитросинего тетразолия (НСТ). Инкубационная среда для определения активности СОД содержала: 50 мМ К,Na-фосфатный буфер (рН 7,8), 172 мкМ НСТ, 210 мкМ метионин, 24 мкМ рибофлавин, 0,1% тритон X-100. Для определения активности СОД измеряли уменьшение оптической плотности при 560 нм после 30 минут инкубации под светом флуоресцентных ламп. Активность СОД выражали в усл. ед. на 1 мг белка за 30 минут (усл. ед./мг белка).

Об активности КАТ судили по ферментативному разложению перекиси водорода. Инкубационная среда содержала 50 мМ К,Na-фосфатный буфер (рН 7,8) и 14,7 мМ перекись водорода. Время инкубации – 4 минуты. Для определения активности КАТ измеряли умень-

шение оптической плотности при 240 нм, содержание  $H_2O_2$  рассчитывали по предварительно построенному градуировочному графику [Никерова и др., 2016]. Активность КАТ выражали в мкмоль восстановленной перекиси водорода на 1 мг белка (мкмоль  $H_2O_2$ /мг белка).

Для определения активности ПОД в качестве донора водорода использовали гваякол, в качестве субстрата – перекись водорода. Инкубационная среда для определения активности ПОД содержала: 50 мМ К,Na-фосфатный буфер (рН 7,8); 2,6 мМ перекись водорода и 21,5 мМ гваякол. Время инкубации – 30 минут. Активность ПОД определяли по скорости образования продукта реакции – тетрагваякола (ТГ). Для определения содержания образовавшегося ТГ измеряли увеличение оптической плотности при 470 нм и количество ТГ рассчитывали с учетом коэффициента экстинкции ( $\epsilon_{470 \text{ нм}} = 0,0266 \text{ мкМ}^{-1} \text{ см}^{-1}$ ). Активность ПОД выражали в мкмоль образовавшегося ТГ на 1 мг белка (мкмоль ТГ/мг белка) [Галибина и др., 2016а; Никерова, Галибина, 2017].

Для определения активности ПФО в качестве субстрата использовали пирокатехин. Инкубационная среда для определения активности ПФО содержала: 50 мМ К,Na-фосфатный буфер (рН 7,8); 16,4 мМ пирокатехин. Для определения активности ПФО измеряли увеличение оптической плотности при длине волны 420 нм, где поглощают продукты окисления пирокатехина. Время наблюдения за реакцией – 20 минут. Активность ПФО выражали в усл. ед. на 1 мг белка за 1 минуту (усл. ед./мг белка).

Содержание белка определяли по методу Бредфорда.

Статистическая обработка данных осуществлялась в среде Microsoft Excel. В таблице, содержащей значения активности ферментов в органах семянцев, приведены средние значения и их стандартные отклонения для трехкратной аналитической повторности. На диаграммах, отражающих активность ферментов в тканях ствола взрослых растений, приведены средние значения для биологической повторности и их стандартные ошибки ( $n = 8$  – для растений обычной березы повислой,  $n = 20$  – для растений карельской березы). На диаграммах, отражающих морфометрические характеристики растений, приведены средние значения для биологической повторности и их стандартные ошибки ( $n = 10-15$ ). Для оценки достоверности различий использовали  $t$ -критерий Стьюдента. Статистически значимыми считали различия при  $p < 0,05$ .

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования

Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

## Результаты

### *Активность антиоксидантных ферментов у взрослых растений обычной и карельской березы в тканях ствола*

Активность СОД была выше и в тканях ксилемы, и в тканях флоэмы у взрослых растений карельской березы. В ксилеме – в 6 раз, во флоэме – в 1,3 раза (рис. 1, А).

Отличия по каталазной активности были обнаружены только в ксилеме: у карельской березы она была выше, чем у обычной березы, в 1,2 раза. Во флоэме активность КАТ не различалась у изучаемых форм (рис. 1, Б).

Активность ПОД была значительно выше у растений карельской березы по сравнению с обычной березой повислой. В ксилеме – в 6,9 раза, во флоэме – в 10 раз (рис. 1, В).

Показатели активности ПФО у растений карельской березы также значительно превышали таковые у обычной. В ксилеме у растений карельской березы она была выше в 4 раза, а во флоэме – в 3,8 раза (рис. 1, Г).

### *Активность антиоксидантных ферментов у семянцев обычной и карельской березы в стебле и листе*

В возрасте 6 недель сеянцы обычной березы повислой и карельской березы не имели внешних морфометрических отличий, растения были примерно одинаковы по высоте и биомассе.

По достижении возраста 11 недель отличия сеянцев по морфометрическим характеристикам становятся явными, ростовые процессы интенсивнее выражены у обычной березы повислой.

Так, высота сеянцев обычной березы составила в среднем 6,8 см, что в 1,5 раза выше, чем у карельской березы, у которой высота сеянцев была 4,6 см. Масса листьев у сеянцев обычной березы повислой была в 1,9 раза выше, чем у сеянцев карельской березы: значения составили 0,29 и 0,15 г соответственно. При сравнении массы стебля тенденция сохранилась, обнаружено отличие в 2 раза: масса стебля 0,08 г – у сеянцев обычной березы повислой, 0,04 г – у сеянцев карельской березы (рис. 2).

Активность СОД в целом возрастала при увеличении возраста сеянцев у обеих изучаемых форм березы повислой. Однако на 6 неделях активность была выше в листе, а на 11 –

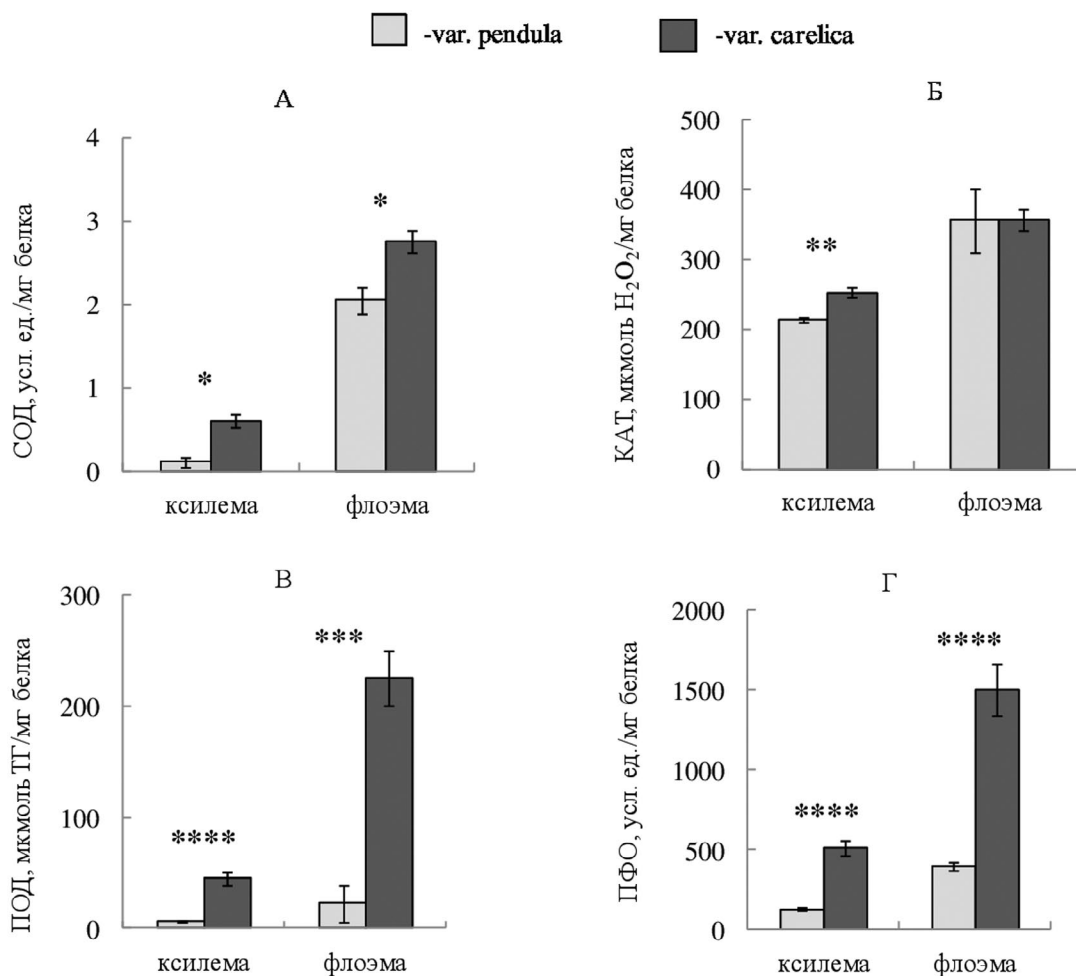


Рис. 1. Активность СОД (А), КАТ (Б), ПОД (В) и ПФО (Г) в ксилеме и флоэме у растений обычной (*var. pendula*) и карельской (*var. carelica*) березы

Fig. 1. Activity of SOD (A), CAT (Б), POD (B) and PPO (Г) in the xylem and phloem of silver birch (*var. pendula*) and Karelian birch (*var. carelica*)

в стебле. Для обеих форм обнаружены сходные метаболические стратегии СОД. Активность фермента в стебле была выше у сеянцев карельской березы обоих возрастов: на 6 недель – в 5 раз, на 11 неделях – в 1,2 раза.

В листе, напротив, активность СОД была незначительно выше у сеянцев обычной березы.

Активность КАТ показала очень высокие значения в листе у 6-недельных сеянцев, причем у сеянцев карельской березы активность КАТ была немного выше. В стебле активность фермента также была более высокой у сеянцев карельской березы, отличалась в 1,4 раза.

К возрасту 11 недель активность КАТ резко снизилась в листе у обеих форм и была незначительно выше у сеянцев обычной березы. В стебле обычной березы повислой при переходе с 6 до 11 недель активность КАТ незначительно возросла – в 1,1 раза, а в стебле у сеянцев карельской березы более значительно снизилась – в 1,3 раза.

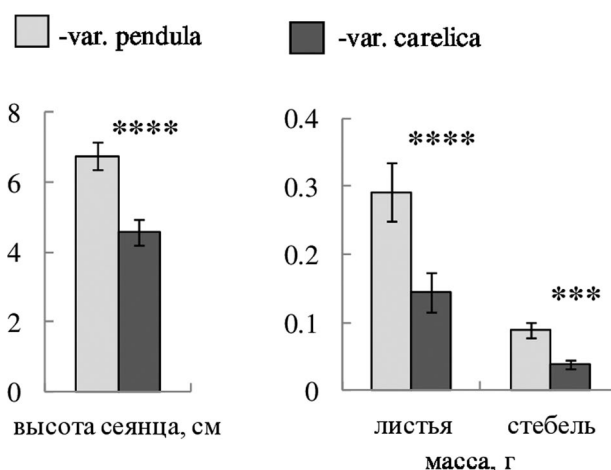


Рис. 2. Морфометрические показатели 11-недельных сеянцев обычной (*var. pendula*) и карельской (*var. carelica*) березы

Fig. 2. Morphometric parameters of the 11-week-old seedlings of silver birch (*var. pendula*) and Karelian birch (*var. carelica*)



Активность ферментов АОС у 6- и 11-недельных сеянцев обычной (*var. pendula*) и карельской (*var. carelica*) березы в стебле и листе

Activity of antioxidant enzymes in stems and leaves of the 6-and 11-week-old seedlings of silver birch (*var. pendula*) and Karelian birch (*var. carelica*)

Фермент Enzyme	Форма <i>Betula pendula</i> Forms of <i>Betula pendula</i>	6 недель 6 weeks		11 недель 11 weeks	
		стебель stem	лист leaf	стебель stem	лист leaf
СОД, усл. ед./мг белка SOD, U/mg protein	<i>var. pendula</i>	0,2 ± 0,01	1,5 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,7 ± 0,1
	<i>var. carelica</i>	1 ± 0,1	1,3 ± 0,1	2,1 ± 0,1	1,6 ± 0,1
КАТ, мкмоль H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> /мг белка CAT, μmol H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> /mg protein	<i>var. pendula</i>	532 ± 30	1458 ± 16	594 ± 16	593 ± 6
	<i>var. carelica</i>	747 ± 5	1605 ± 32	585 ± 57	532 ± 32
ПОД, мкмоль ТГ/мг белка POD, μmol TG/mg protein	<i>var. pendula</i>	49 ± 2	27 ± 1	6,2 ± 0,3	0,9 ± 0,04
	<i>var. carelica</i>	44 ± 2	6,4 ± 0,3	13 ± 1	1,1 ± 0,1
ПФО, усл. ед./мг белка PPO, U/mg protein	<i>var. pendula</i>	314 ± 16	129 ± 6	227 ± 11	45 ± 2
	<i>var. carelica</i>	201 ± 10	104 ± 5	375 ± 19	51 ± 3

Таким образом, отмечаем, что в 6 недель значения активности КАТ были более высокие у сеянцев карельской березы. В 11 недель в стебле значения активности КАТ не отличаются, а в листе активность КАТ выше у сеянцев обычной березы повислой в 1,1 раза.

Активность ПОД у 6-недельных сеянцев обычной березы повислой была выше в 1,1 (стебель) и в 4,2 (лист) раза по сравнению с карельской березой. А в 11 недель, напротив, активность ПОД у сеянцев карельской березы превышала значения березы обычной в 2,1 раза в стебле и в 1,2 раза в листе.

При изучении ПФО обнаружена аналогичная ПОД тенденция. В 6 недель активность фермента выше у сеянцев обычной березы повислой и в стебле и в листе. В 11 недель активность фермента становится выше у сеянцев карельской березы. Отметим очень высокие значения ПФО в стебле 11-недельных сеянцев карельской березы. В 6 недель активность ПФО была выше в 1,6 раза у сеянцев обычной березы по сравнению с сеянцами карельской березы, а к 11 неделям уже у сеянцев карельской березы активность ПФО в 1,7 раза выше, чем у сеянцев обычной березы повислой. В листе тенденция та же, однако количественные показатели активности значительно ниже. В 6 недель активность ПФО была выше в 1,2 раза у сеянцев обычной березы по сравнению с сеянцами карельской березы, а в 11 недель

у сеянцев карельской березы наблюдалась активность ПФО в 1,1 раза выше, чем у сеянцев обычной березы повислой.

Значения активности СОД, КАТ, ПОД и ПФО у сеянцев разных форм березы повислой приведены в таблице.

## Обсуждение

Проведенное исследование позволило выявить ряд отличий в нейтрализации активных форм кислорода у двух форм березы повислой в раннем онтогенезе и взрослом состоянии.

У 25-летних растений карельской березы в местах аномалий в период активного камбиального роста формирование древесины происходит на фоне высокой активности ферментов АОС (СОД, ПОД и ПФО) как в ксилеме, так и во флоэме, значительно превышающей таковую у обычной березы (рис. 1, А, В, Г). Это первая отличительная черта формирующихся аномальных тканей камбиального региона у карельской березы. Полученные данные о высокой активности ПОД в местах аномалий подтверждают наши предыдущие исследования [Галибина и др., 2013, 2016а; Никерова, Галибина, 2017; Никерова и др., 2017а, б]. При этом активность КАТ была выше лишь в тканях ксилемы, во флоэме разницы не обнаружено (рис. 1, Б). Каталаза – это первый фермент, принимающий участие в нейтрали-

зации  $H_2O_2$ . Ранее нами было показано, что понижение активности КАТ у карельской березы сопровождается повышением активности другого фермента, утилизирующего перекись водорода, – ПОД [Никерова и др., 2017a]. Эти данные согласуются с результатами исследования Fernandez-Garcia с соавторами, в их работе показана компенсаторная роль ПОД и КАТ в сезонной динамике [Fernandez-Garcia et al., 2004]. Таким образом, взаимосвязь активности ПОД и КАТ весьма интересна, их работа скоординирована пространственно и по времени [Chen et al., 2006]. Активность СОД, значения которой во флоэме у карельской березы превосходили таковую у обычной березы в 1,3 раза (рис. 1, А), вероятно, может стать причиной образования больших количеств перекиси водорода в аномальных тканях. Косвенно, располагая более высокими значениями активностей КАТ и ПОД в тканях при аномальном ксилогенезе, мы предполагаем, что высокие количества перекиси водорода – это отличительная особенность аномальных тканей. Однако подтвердить это можно будет только после определения концентрации перекиси водорода. Кроме того, известно, что  $H_2O_2$  в свою очередь может являться сигнальной молекулой для запуска генов ПФО [Thiruparong et al., 2004].

Активность СОД, участвующей в генерации  $H_2O_2$ , в ксилеме у двух форм березы повислой была значительно ниже по сравнению с флоэмой, что, вероятно, сказалось на понижении активности остальных ферментов АОС (рис. 1) – ПОД и КАТ, которые могут нейтрализовать перекись водорода, образовавшуюся в ходе реакции супероксиддисмутазного окисления [Alicí, Arabaci, 2016]. Хотя, конечно, это далеко не единственный путь образования перекиси водорода. Наряду с супероксиддисмутазной реакцией ее источниками могут быть процессы окисления жирных кислот, работа таких ферментов, как флавиновые дегидрогеназы и др. [Гарифзянов и др., 2011]. Более низкие значения разрушающих перекись ферментов (КАТ и ПОД) в ксилеме, по сравнению с флоэмой, также могут быть связаны с использованием перекиси водорода в биосинтезе лигнина [Osion, Varner, 1993; Ros Barcelo, 2005]. Высокая активность изучаемых ферментов в тканях флоэмы может быть обусловлена большим количеством фенольных соединений, что характерно для древесных растений [Антонова, Стасова, 2006, 2008], которые, в свою очередь, являются субстратами для окислительных реакций ферментов АОС [Srivastava, van Huyste, 1977].

Мы выдвигаем гипотезу, что СОД, как первый фермент АОС [Прадедова и др., 2011], мо-

жет запускать ответы взаимосвязанных с ней метаболическими путями ферментов АОС. С другой стороны, высокая активность ПОД может способствовать накоплению супероксидрадикалов, которые образуются при выполнении ПОД оксидазных функций [Минибаева, Гордон, 2003].

Ферменты АОС участвуют в регуляции метаболизма на протяжении всего онтогенеза [Жукова и др., 1996; Половникова, Воскресенская, 2008; Jakovljević et al., 2013; Igbal et al., 2017]. Пероксидаза и каталаза принимают участие в процессах роста и дифференциации [Gaspar, 1995].

Изучение ферментов АОС на начальных этапах онтогенеза выявило отличия в распределении их активности между 6- и 11-недельными растениями. Так, в стебле 6-недельных сеянцев у растений карельской березы, по сравнению с обычной березой, были выше активности СОД и КАТ и ниже активности ПОД и ПФО. В стебле у 11-недельных сеянцев распределение активности ферментов АОС было аналогично тому, что наблюдали у взрослых растений, а именно: активности СОД, ПОД и ПФО выше у сеянцев карельской березы (табл.). Таким образом, стебель 11-недельных сеянцев, когда видимые признаки развития аномалий еще, конечно, отсутствуют, биохимически отражает переход метаболических реакций в направлении аномального ксилогенеза.

Активность СОД к возрасту 11 недель становится значительно выше, вероятно, ввиду увеличения свободнорадикальных окислительно-восстановительных реакций [Прадедова и др., 2009] при интенсивных ростовых процессах.

Активность КАТ не показала отличий у исследуемых растений. Мы предполагаем, что у сеянцев обычной березы это свидетельствует о преобладании каталазного пути расщепления перекиси водорода, что подтверждается затем более низкой активностью ПОД ввиду отсутствия необходимости в нейтрализации перекиси водорода. У сеянцев карельской березы в нейтрализации перекиси водорода задействованы и КАТ и ПОД. Образовавшиеся в ходе пероксидазной реакции полифенолы вступают в реакцию полифенолоксидазного окисления. Предполагаем, что здесь имеет место внутриклеточное повышение активности ПФО, которая включается в метаболизм каскадом реакций ферментов АОС и в данном случае не связана с различными реакциями повреждения, которые обычно вызывают ее высокую активность [Toivonen, Brummell, 2008].

У 11-недельных растений обычной березы более низкая активность ферментов АОС

(табл.) коррелирует с более активными ростовыми процессами (рис. 2). Активация же ферментов АОС у 11-недельных сеянцев карельской березы (табл.) свидетельствует о переориентации на процессы вторичного метаболизма, что коррелирует со снижением темпов роста (рис. 2). Предполагается, что высокие значения активности ПОД и ПФО могут понижать интенсивность ростовых процессов [Laukkanen et al., 1999]. Все эти факты подтверждают ранее обнаруженную у взрослых растений обратную корреляцию между ростовыми процессами и пероксидазной активностью в тканях ствола [Галибина и др., 2013].

Изучение активности ферментов АОС, которые, возможно, могут иметь индикаторную роль в стебле уже в раннем онтогенезе при рассмотрении процессов нормального и аномального ксилогенеза, в листе приобретает особое значение. Лист функционирует в целостной системе донорно-акцепторных отношений. Акцепторные зоны (зоны роста или запасаения) – в случае изучения древесных растений это формирующиеся ствольные ткани – получают ассимиляты, которые образовались в листе в ходе различных процессов жизнедеятельности (например, фотосинтеза и дыхания) [Шелякин и др., 2016]. Мы предположили, что активность ферментов АОС, определяемая в листовом аппарате, могла бы стать удобным биохимическим маркером для идентификации процессов нормального и аномального ксилогенеза. Однако в этом случае особое значение имеет выбор определенной фазы развития листа, поскольку значения активности ферментов могут отличаться между фазами [Никерова и др., 2016]. Несоблюдение этого условия не позволит обнаружить четких отличий по ферментативной активности.

У 6- и 11-недельных сеянцев активность СОД в листе ниже у карельской березы, что, вероятно, связано с акцепторными функциями стебля, где активность СОД выше (табл.).

Активность КАТ количественно значительно снижается от возраста 6 недель к возрасту 11 недель. Это объясняется тем, что фермент показывает высокую активность в молодых жизненноспособных органах и тканях [Карасев и др., 2015] на самых ранних этапах развития растений [Половникова, Воскресенская, 2008], особенно важна роль каталазы в процессах, происходящих в клетках и тканях молодых сеянцев [Willekens et al., 1995]. У 11-недельных растений количественные значения активности КАТ близки в стебле и листе. Это, возможно, свидетельствует о некоем пределе активности фермента, который может быть обуслов-

лен возрастными ограничениями и количеством субстрата, что обнаруживается примерно с возраста 7–9 недель (наши неопубликованные данные).

Таким образом, в возрасте 6 недель активность КАТ выше у сеянцев карельской березы; ПОД, напротив, выше у сеянцев обычной березы. К 11 неделям тенденция приобретает обратную закономерность ввиду качественных перестроек в активности ферментов АОС, что мы уже отмечали на более взрослых сеянцах [Никерова и др., 2016]. На основании полученных данных можно предположить, что активность ферментов АОС в листовом аппарате может быть биохимическим индикатором узорчатости. Дальнейшие исследования в этом направлении и верификация высказанной гипотезы, вероятно, позволят использовать активность ферментов АОС в листовом аппарате для обнаружения узорчатости на ранних стадиях развития структурных аномалий.

## **Заключение**

В результате проведенного исследования выяснено, что ферменты АОС могут быть биохимическими маркерами для определения нормального и аномального ксилогенеза у карельской березы. Наиболее важен тот факт, что отличия по активности ферментов обнаруживаются уже на ранних стадиях онтогенеза, когда видимые признаки аномальной древесины, конечно, отсутствуют. Поэтому наши дальнейшие исследования будут направлены на выявление диапазонов количественных значений активности ферментов АОС, которые бы позволили биохимически характеризовать пути нормального и аномального ксилогенеза в онтогенезе.

Протекание процессов нормального ксилогенеза, связанного с образованием прямослойной древесины, сопряжено с более интенсивными ростовыми процессами. Аномальный ксилогенез сопряжен с активными процессами вторичного метаболизма, что подтверждается высокой активностью ферментов АОС уже у сеянцев карельской березы.

Полученные данные по пониманию биохимических реакций, лежащих в основе ксилогенеза, могут быть использованы для повышения продуктивности древесных растений. Кроме того, органы и ткани с нестандартной ферментативной активностью могут служить сырьем для получения различных биологически активных препаратов.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального*



бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-04-100639\_р\_а).

## Литература

Антонова Г. Ф., Стасова В. В. Сезонное развитие флоэмы в стволах сосны обыкновенной // Онтогенез. 2006. Т. 37, № 5. С. 368–383.

Антонова Г. Ф., Стасова В. В. Сезонное развитие флоэмы в стволах лиственницы сибирской // Онтогенез. 2008. Т. 39, № 4. С. 259–272.

Галибина Н. А., Целищева Ю. Л., Андреев В. П., Софронова И. Н., Никерова К. М. Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев березы повислой // Уч. зап. ПетрГУ. Сер. Естественные и технические науки. 2013. Т. 133, № 4. С. 7–13.

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., Мошкина Е. В., Никерова К. М., Мощенская Ю. Л., Знаменский С. Р. 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

Гарифзянов А. Р., Жуков Н. Н., Иванищев В. В. Образование и физиологические реакции активных форм кислорода в клетках растений // Современ. проблемы науки и образования. 2011. № 2. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.science-education.ru/96-4600> (дата обращения: 01.02.2018).

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.

Еремин А. Н., Метелица Д. И. Каталитические свойства каталазы в микроэмульсиях поверхностно-активных веществ в октане // Биохимия. 1996. Т. 61, № 9. С. 1672–1686.

Жукова Л. А., Воскресенская О. Л., Грошева Н. П. Морфологические и физиологические особенности онтогенеза календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) в посевах разной плотности // Экология. 1996. Т. 2. С. 104–110.

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.

Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносков Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2003. 280 с.

Минибаева Ф. В., Гордон Л. Х. Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 3. С. 459–464.

Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Топчиева Л. В., Новицкая Л. Л. Экспрессия генов, кодирующих изоформы сахарозосинтазы, в ходе аномального ксилогенеза карельской березы // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 3. С. 301–310. doi: 10.7868/S0015330317030101

Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Никерова К. М., Новицкая Л. Л. Активность ферментов диссимиляции сахарозы в раннем онтогенезе разных форм березы повислой // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 11. С. 78–87. doi: 10.17076/eb461

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. 2017. № 1. С. 15–24.

Никерова К. М., Галибина Н. А., Мощенская Ю. Л., Новицкая Л. Л., Подгорная М. Н., Софронова И. Н. Каталазная активность в листовом аппарате у сеянцев березы повислой разных форм (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* и var. *carelica* (Mercklin) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 11. С. 68–77. doi: 10.17076/eb460

Никерова К. М., Галибина Н. А., Мощенская Ю. Л., Новицкая Л. Л. Ферменты антиоксидантной системы в разных сценариях ксилогенеза // Молекулярные аспекты редокс-метаболизма растений. Роль активных форм кислорода в жизни растений: матер. II Междунар. симпоз. (Уфа, 26 июня – 1 июля 2017 г.). Уфа: Первая тип., 2017а. С. 188–192.

Никерова К. М., Галибина Н. А., Мощенская Ю. Л., Новицкая Л. Л. Древесные растения, произрастающие на разных по уровню плодородия почвах, отличаются по активности ферментов АОС // Годичное собрание общества физиологов растений России. Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты: тезисы докл. всерос. конф. (Крым, Судак, 18–24 сентября 2017 г.). Москва, 2017б. 242 с.

Никишов В. Д. Комплексное использование древесины. М.: Лесн. пром., 1985. 264 с.

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 КарНЦ РАН. 2015. № 11. С. 35–47. doi: 10.17076/eb216

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.

Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Саляев Р. К. Супероксиддисмутаза вакуолей клеток растений

// Биологические мембраны: Журнал мембранной и клеточной биологии. 2009. Т. 26, № 1. С. 21–30.

Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Салаяев Р. К. Ферменты антиоксидантной защиты вакуолей клеточек корнеплодов столовой свеклы // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 1. С. 40–48. doi: 10.7868/S0015330315030057

Синькевич М. С., Дерябин А. Н., Трунова Т. И. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 2. С. 186–192.

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

Alici E. H., Arabaci G. Determination of SOD, POD, PPO and CAT Enzyme Activities in *Rumex obtusifolius* L. // ARRB. 2016. Vol. 11, no. 3. P. 1–7. doi: 10.9734/ARRB/2016/29809

Barnett J., Jeronimidis G. Wood quality and its biological basis. Blackwell Publishing Ltd., 2003. 226 p.

Borges C. V., Minatel I. O., Gomez-Gomez H. A., Lima G. P. P. Medicinal Plants: Influence of Environmental Factors on the Content of Secondary Metabolites // Medicinal Plants and Environmental Challenges / Eds. M. Ghorbanpour, A. Varma, Cham: Springer, 2017. P. 259–278. doi: 10.1007/978-3-319-68717-9\_15

Burton S. G. Oxidizing enzymes as biocatalysts // Trends Biotechnol. 2003. Vol. 21, no. 12. P. 543–549. doi: 10.1016/j.tibtech.2003.10.006

Chen Y., Zhang M., Chen T., Zhang Y., An L. The relationship between seasonal changes in anti-oxidative system and freezing tolerance in the leaves of evergreen woody plants of *Sabina* // S. Afr. J. Bot. 2006. Vol. 72, no. 2. P. 272–279. doi: 10.1016/j.sajb.2005.09.004

Couee 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

Fernández-García N., Carvajal M., Olmos E. Graft union formation in tomato plants. Peroxidase and catalase involvement // Ann. Bot. 2004. Vol. 93, no. 1. P. 53–60. doi: 10.1093/aob/mch014

Fukuda H. Xylogenesis: initiation, progression, and cell death // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1996. Vol. 47, no. 1. P. 299–325. doi: 10.1146/annurev.arplant.47.1.299

Gaspar Th. The concept of cancer in in vitro plant cultures and the implication of habituation to hormones and hyperhydricity // Plant Tissue Cult. Biotechnol. 1995. Vol. 1. P. 126–136.

Hu M., Shi Z., Zhang Z., Zhang Y., Li H. Effects of exogenous glucose on seed germination and anti-

oxidant capacity in wheat seedlings under salt stress // Plant Growth Regul. 2012. Vol. 68. P. 177–188. doi: 10.1007/s10725-012-9705-3

Iqbal A., Wang T., Wu G., Tang W., Zhu C., Wang D., Li Yi., Wang H. Physiological and transcriptome analysis of heteromorphic leaves and hydrophilic roots in response to soil drying in desert *Populus euphratica* // Scientific Reports. 2017. Vol. 7, no. 1. Article number 12188. doi: 10.1038/s41598-017-12091-2

Jakovljević D. Z., Stanković M. S., Topuzović M. D. Seasonal variability of *Chelidonium majus* L. secondary metabolites content and antioxidant activity // EXCLI J. 2013. Vol. 12. P. 260–268.

Laukkanen H., Haggman H., Kontunen-Soppela S., Hohtola A. Tissue browning of in vitro culture of Scots pine: role of peroxidase and polyphenol oxidase // Physiol. Plant. 1999. Vol. 106. P. 337–343. doi: 10.1034/j.1399-3054.1999.106312.x

Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // J. Plant Growth Regul. 2006. Vol. 25, no. 1. P. 18–29. doi: 10.1007/s00344-004-0419-2

Olson P. O., Varner J. E. Hydrogen peroxide and lignification // Plant J. 1993. Vol. 4, no. 5. P. 887–892. doi: 10.1046/j.1365-313X.1993.04050887.x

Ros Barcelo A. Xylem parenchyma cells deliver the H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> necessary for lignification in differentiating xylem vessels // Planta. 2005. Vol. 220, no. 5. P. 747–756. doi: 10.1007/s00425-004-1394-3

Savidge R. A. Xylogenesis, genetic and environmental regulation // JAWA J. 1996. Vol. 17, no. 3. P. 269–310. doi: 10.1163/22941932-90001580

Srivastava O. P., Van Huystee R. B. An Interrelationship among Peroxidase, IAA Oxidase and Polyphenol Oxidase from Peanut Cells // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55, no. 20. P. 2630–2635.

Thipyapong P., Hunt M. D., Steffens J. C. Antisense downregulation of polyphenol oxidase results in enhanced disease susceptibility // Planta. 2004. Vol. 220, no. 1. P. 105–107. doi: 10.1007/s00425-004-1330-6

Toivonen P. M. A., Brummell D. A. Biochemical bases of appearance and texture changes in fresh-cut fruit and vegetables // Postharv. Biol. and Technol. 2008. Vol. 48, no. 1. P. 1–14. doi: 10.1016/j.postharvbio.2007.09.004

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 26.02.2018

## References

Antonova G. F., Stasova V. V. Seasonal development of phloem in Scots pine stems. *Russ. J. Dev. Biol.* 2006. Vol. 37, no. 5. P. 306–320. doi: 10.1134/S1062360406050043

Antonova G. F., Stasova V. V. Seasonal development of phloem in Siberian larch stems. *Russ. J. Dev. Biol.* 2008. Vol. 38, no. 4. P. 207–218. doi: 10.1134/S1062360408040024

Dontsov V. I., Krutko V. N., Mrikaev B. M., Ukhanov S. V. Aktivnye formy kisloroda kak sistema: znachenie v fiziologii, patologii i estestvennom starenii [Reactive oxygen species as a system: the role in physiology, pathology, and natural ageing]. *Tr. Inst. sist. analiza RAN* [Proceed. Inst. for Systems Analysis RAS]. 2006. Vol. 19. P. 50–69.

Eremin A. N., Metelitsa D. I. Kataliticheskie svoystva katalazy v mikroemul'siyakh poverkhnostno-aktivnykh veshchestv v oktane [Catalytic properties of catalase in microemulsions of surface-active agents in octane]. *Biokhim.* [Biochem.]. 1996. Vol. 61, no. 9. P. 1672–1686.

Galibina N. A., Tselishcheva Yu. L., Andreev V. P., Sofronova I. N., Nikerova K. M. Aktivnost' peroksidazy v organakh i tkanyakh derev'ev berezy povisloi [Peroxidase activity in organs and tissues of silver birch trees]. *Uch. zapiski PetrGU. Ser. Estestvennyye i tehnicheckie nauki* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ. Nat. Tech. Sci. Ser.]. 2013. Vol. 133, no. 4. P. 7–13.

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

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Invertase activity in trunk tissues of Karelian birch. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015b. Vol. 62, no. 6. P. 804–813. doi: 10.1134/S1021443715060060

Galibina N. A., Moshkina E. V., Nikerova K. M., Moshchenskaya Yu. L., Znamenskii S. R. Aktivnost' peroksidazy kak indikator stepeni uzorchatosti drevesiny karel'skoi berezy [Peroxidase activity indicates veining of curly birch]. *Lesovedenie* [Russ. J. Forest Sci.]. 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

Garifzyanov A. R., Zhukov N. N., Ivanishchev V. V. Obrazovanie i fiziologicheskie reaktsii aktivnykh form kisloroda v kletkakh rastenii [Formation and physiological reactions of oxygen active forms in plants cells]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern Problems of Science and Education]. 2011. No. 2. URL: <http://www.science-education.ru/96-4600> (accessed: 01.02.2018).

Karasev V. N., Karaseva M. A., Serebryakova N. E., Abramova D. A. Aktivnost' katalazy kak pokazatel' zhiznennogo sostoyaniya drevesnykh rastenii v gorodskikh usloviyakh [Catalase activity as an indicator of the vital state of woody plants in urban environments]. *Aktual'nye problemy les. kompleksa* [Topica Iss. of Timber Complex]. 2015. No. 43. P. 88–90.

Korovin V. V., Novitskaya L. L., Kurnosov G. A. Strukturnye anomalii steblya drevesnykh rastenii [Structural abnormalities of woody plants stems]. Moscow: Moscow State Forest University, 2003. 280 p.

Minibaeva F. V., Gordon L. Kh. Superoxide Production and the Activity of Extracellular Peroxidase in Plant Tissues under Stress Conditions. *Russ. J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 50, no. 3. P. 168–174. doi: 10.1023/A:1023842808624

Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Nikerova K. M., Novitskaya L. L. Aktivnost' fermentov dissimilyatsii sakharozy v rannem ontogeneze raznykh form berezy povisloi [Activity of sucrose dissimilating enzymes in early ontogeny in different forms of silver birch]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 11. P. 78–87. doi: 10.17076/eb461

Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Topchieva L. V., Novitskaya L. L. Expression of genes encoding sucrose synthase isoforms during anomalous xylogenesis in Karelian birch. *Russ. J. Plant Physiol.* 2017. Vol. 64, no. 4. P. 616–624. doi: 10.1134/S1021443717030104

Nikerova K. M., Galibina N. A. Vliyanie nitratnogo azota na peroksidaznuyu aktivnost' v tkanyakh *Betula pendula* Roth var. *pendula* i *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) [The influence of nitrate on the peroxidase activity in tissues of *Betula pendula* Roth var. *pendula* and *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin)]. *Sibirskii lesnoi zhurn.* [Siberian J. Forest Sci.]. 2017. No. 1. P. 15–24.

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Yu. L., Novitskaya L. L., Podgornaya M. N., Sofronova I. N. Katalaznaya aktivnost' v listovom apparate u seyantsev berezy povisloi raznykh form (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* i var. *carelica* (Mercklin) [Catalase activity in leaves of silver birch seedlings of different forms (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* and var. *carelica* (Mercklin)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 11. P. 78–87. doi: 10.17076/eb460

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Yu. L., Novitskaya L. L. Fermenty antioksidantnoi sistemy v raznykh stsensariyakh ksilogeneza [Antioxidant enzymes in different xylogenesis scenarios]. Molekulyarnye aspekty redoks-metabolizma rastenii. Rol' aktivnykh form kisloroda v zhizni rastenii: mat. II Mezhdunar. simpoziuma (Ufa, 26 iyunya – 1 iyulya 2017 g.). [Molecular Aspects of Plant Redox Metabolism. The Role of Reactive Oxygen Species in Plant Life: Mat. II Int. Symposium (Ufa, June 26 – July 1, 2017)]. Ufa, 2017a. P. 188–192.

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Yu. L., Novitskaya L. L. Drevesnye rasteniya, proizrastayushchie na raznykh po urovnyu plodorodiya pochvakh, otlichayutsya po aktivnosti fermentov AOS [Woody plants grown at different fertility level soils differ in enzymatic activity of AOS]. Godichnoe sobr. obshch. fiziologov rastenii Rossii. Eksperimental'naya biol. rast.: fundamental'nye i prikladnye asp.: tezis dokl. vseros. konf. (Krym, Sudak, 18–24 sent. 2017 g.). [Annual Meeting of the Russ. Society of Plant Physiologists. Experimental Plant Biol.: Fundamental and Applied Aspects: Abs. All-Russ. Conf. (Crimea, Sudak, Sept. 18–24, 2017)]. Moscow, 2017b. 242 p.

Nikishov V. D. Kompleksnoe ispol'zovanie drevesiny [Comprehensive use of wood]. Moscow: Lesn. Prom. Publ., 1985. 264 p.

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

Novitskaya L. L., Galibina N. A., Nikerova K. M. Transport i zapasanie sakharov vo floeme *Betula pendula* Roth var. *pendula* i var. *carelica* [Sugar transport and storage in the phloem of *Betula pendula* Roth var. *pendula* and var. *carelica*]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans.



KarRC RAS]. 2015. No. 11. P. 35–47. doi: 10.17076/eb216

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.

Pradedova E. V., Isheeva O. D., Salyaev R. K. Superoxide dismutase of plant cell vacuoles. *Biochemistry (Moscow) Supplement. Series A: Membrane and Cell Biology.* 2009. Vol. 3, no. 1. P. 24–32. doi: 10.1134/S1990747809010048

Pradedova E. V., Isheeva O. D., Salyaev R. K. Antioxidant defense enzymes in cell vacuoles of red beet roots. *Russ. J. Plant Physiol.* 2011. Vol. 58, no. 1. P. 363–344. doi: 10.1134/S1021443711010110

Shelyakin M. A., Zakhzhii 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

Zhukova L. A., Voskresenskaya O. L., Grosheva N. P. Morfologicheskie i fiziologicheskie osobennosti ontogeneza kalenduly lekarstvennoi (*Calendula officinalis* L.) v posevakh raznoi plotnosti [Morphological and physiological features of the ontogenesis of the pot marigold (*Calendula officinalis* L.) in crops of different density]. *Ekologiya [Ecology]*. 1996. Vol. 2. P. 104–110.

Alici E. H., Arabaci G. Determination of SOD, POD, PPO and CAT Enzyme Activities in *Rumex obtusifolius* L. *ARRB*. 2016. Vol. 11, no. 3. P. 1–7. doi: 10.9734/ARRB/2016/29809

Barnett J., Jeronimidis G. Wood quality and its biological basis. Blackwell Publishing Ltd., 2003. 226 p.

Borges C. V., Minatel I. O., Gomez-Gomez H. A., Lima G. P. P. Medicinal Plants: Influence of Environmental Factors on the Content of Secondary Metabolites. *Medicinal Plants and Environmental Challenges*. Cham: Springer, 2017. P. 259–278. doi: 10.1007/978-3-319-68717-9\_15

Burton S. G. Oxidizing enzymes as biocatalysts. *Trends Biotechnol.* 2003. Vol. 21, no. 12. P. 543–549. doi: 10.1016/j.tibtech.2003.10.006

Chen Y., Zhang M., Chen T., Zhang Y., An L. The relationship between seasonal changes in anti-oxidative system and freezing tolerance in the leaves of evergreen woody plants of *Sabina*. *S. Afr. J. Bot.* 2006. Vol. 72, no. 2. P. 272–279. doi: 10.1016/j.sajb.2005.09.004

Couee 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

Fernández-García N., Carvajal M., Olmos E. Graft union formation in tomato plants. Peroxidase and catalase involvement. *Ann. Bot.* 2004. Vol. 93, no. 1. P. 53–60. doi: 10.1093/aob/mch014

Fukuda H. Xylogenesis: initiation, progression, and cell death. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1996. Vol. 47, no. 1. P. 299–325. doi: 10.1146/annurev.arplant.47.1.299

Gaspar Th. The concept of cancer in in vitro plant cultures and the implication of habituation to hormones and hyperhydricity. *Plant Tissue Cult. Biotechnol.* 1995. Vol. 1. P. 126–136.

Hu M., Shi Z., Zhang Z., Zhang Y., Li H. Effects of exogenous glucose on seed germination and antioxidant capacity in wheat seedlings under salt stress. *Plant Growth Regul.* 2012. Vol. 68. P. 177–188. doi: 10.1007/s10725-012-9705-3

Iqbal A., Wang T., Wu G., Tang W., Zhu C., Wang D., Li Yi., Wang H. Physiological and transcriptome analysis of heteromorphic leaves and hydrophilic roots in response to soil drying in desert *Populus euphratica*. *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7, no. 1. Article number 12188. doi: 10.1038/s41598-017-12091-2

Jakovljević D. Z., Stanković M. S., Topuzović M. D. Seasonal variability of *Chelidonium majus* L. secondary metabolites content and antioxidant activity. *EXCLI J.* 2013. Vol. 12. P. 260–268.

Laukkanen H., Haggman H., Kontunen-Soppe-la S., Hohtola A. Tissue browning of in vitro culture of Scots pine: role of peroxidase and polyphenol oxidase. *Physiol. Plant.* Vol. 106. P. 337–343. doi: 10.1034/j.1399-3054.1999.106312.x

Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth. *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25, no. 1. P. 18–29. doi: 10.1007/s00344-004-0419-2

Olson P. O., Varner J. E. Hydrogen peroxide and lignifications. *Plant J.* 1993. Vol. 4, no. 5. P. 887–892. doi: 10.1046/j.1365-313X.1993.04050887.x

Ros Barcelo A. Xylem parenchyma cells deliver the H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> necessary for lignification in differentiating xylem vessels. *Planta*. 2005. Vol. 220, no. 5. P. 747–756. doi: 10.1007/s00425-004-1394-3

Savidge R. A. Xylogenesis, genetic and environmental regulation. *JAWA J.* 1996. Vol. 17, no. 3. P. 269–310. doi: 10.1163/22941932-90001580

Srivastava O. P., Van Huystee R. B. An Interrelationship among Peroxidase, IAA Oxidase and Polyphenol Oxidase from Peanut Cells. *Can. J. Bot.* 1977. Vol. 55, no. 20. P. 2630–2635. doi: 10.1139/b77-301

Thipyapong P., Hunt M. D., Steffens J. C. Antisense downregulation of polyphenol oxidase results in enhanced disease susceptibility. *Planta*. 2004. Vol. 220, no. 1. P. 105–107. doi: 10.1007/s00425-004-1330-6

Toivonen P. M. A., Brummell D. A. Biochemical bases of appearance and texture changes in fresh-cut fruit and vegetables. *Postharv. Biol. Technol.* 2008. Vol. 48, no. 1. P. 1–14. doi: 10.1016/j.postharvbio.2007.09.004

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 February 26, 2018



## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Никерова Ксения Михайловна**

руководитель аналитической лаб.  
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

### **Галибина Наталия Алексеевна**

и. о. заместителя директора по научной работе, к. 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

### **Мощенская Юлия Леонидовна**

младший 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) 568216

### **Новицкая Людмила Львовна**

заведующая лаб. физиологии и цитологии  
древесных растений, д. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр 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 КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: marishka89.11@list.ru  
тел.: (8142) 568216

### **Софронова Ирина Николаевна**

ведущий биолог 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: 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, Yuliya**

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