

4. Halliwell, H. Free radicals in biology and Medicine / H. Halliwell, J.M.C. Gutteridge – United Kingdom: Oxford University Press, 2015. – P. 40–290.
5. Salinity stress and nanoparticles: Insights into antioxidative enzymatic resistance, signaling, and defense mechanisms / A. Singh [et al.] // Environmental Research. – 2023. – Vol. 235.
6. Shukla, A.K. ESR spectroscopy for life science applications: An introduction / A. K. Shukla – Prayagraj, Uttar Pradesh, India: Springer International Publishing, 2021. – P. 72.
7. Swapnalini, Jh. Recent developments in electron paramagnetic resonance for spectroscopic applications / Jh. Swapnalini, S. Kumar, P. Banerjee // Biointerface Research in Applied Chemistry. – 2022. – Vol. 13, № 1. – P. 301–312.

Система *UPBEATI*-АФК-ПОД-*PAL* (*UPBEATI*-ROS-ПОД-*PAL*) при изменении соотношения дифференцировка/пролиферация камбиальных инициалей у древесных растений на примере березы повислой *Betula pendula* var. *pendula* и карельской березы *B. pendula* var. *carelica* (Mercl.) Hämet-Ahti

**Никерова К. М.^{А*}, Галибина Н. А.^А, Софронова И. Н.^А,
Мощенская Ю. Л.^А, Корженевский М. А.^А, Тарелкина Т. В.^А,
Климова А. В.^А, Коржова М. А.^А, Макарова Т. Н.^А, Семенова Л. И.^А,
Серкова А. А.^А**

^А *Институт леса – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук», Петрозаводск, Россия.*

^{*}*E-mail: knikerova@yandex.ru*

Образование древесины, ксилогенез, происходит в результате деятельности латеральной меристемы – камбия (Fischer et al., 2019; Wang et al., 2021). Камбиальные производные, обращенные внутрь ствола, дифференцируются в структурные элементы ксилемы: сосуды, трахеиды, волокна, клетки осевой и радиальной паренхимы (Fromm, 2013). Этот процесс включает рост клеток растяжением, образование вторичной клеточной стенки, а для волокон, сосудов и трахеид – программируемую клеточную смерть (ПКС) (Turner et al., 2007). Выявление механизмов, регулирующих направление дифференцировки камбиальных производных, имеет как фундаментальное, так и практическое значение. У большинства растений процессы, связанные с дифференцировкой и пролиферацией апикальных меристем, а также цепь событий, приводящая в конечном итоге к ПКС, связаны с изменением баланса активных форм кислорода (АФК) (Van Breusegem, Dat, 2006; de Pinto et al., 2012), находящимся под контролем ферментов антиоксидантной системы (АОС) (Dumanović et al., 2021; Mittler, Zilinskas, 2004).

За последнее десятилетие появилась литература, посвященная исследованию *UPBEAT1 (UPB1)*, транскрипционного фактора, принадлежащего к семейству basic/helix-loop-helix (bHLH). Этот фактор играет решающую роль в регуляции распределения АФК и поддержании баланса между пролиферацией и дифференцировкой клеток в меристемах у травянистых растений. Было обнаружено, что он влияет на экспрессию пероксидаз (ПОД), которые являются одними из самых многофункциональных ферментов АОС. ПОД контролируют концентрацию АФК, таких как перекись водорода и супероксидный радикал. С другой стороны, многие процессы, ответственные за развитие апикальных меристем, контролируются балансом супероксидного радикала и перекиси водорода, когда они выступают в качестве сигнальных молекул (Tsukagoshi et al., 2010; Zeng et al., 2017). Ферменты АОС, перекись водорода, наряду с другими АФК, играют важную роль в процессе лигнификации клеточной стенки, который основан на полимеризации монолигнолов. Усиление этого процесса может свидетельствовать об изменении пути ксилогенеза. Кроме того, активность ферментов АОС, особенно апопластных ПОД, влияет на лигнификацию (Ogawa et al., 1996; Koutaniemi et al., 2007). Супероксиддисмутаза (СОД) запускает реакцию нейтрализации супероксидного радикала с образованием перекиси водорода, необходимой для реакции ПОД (Weydert, Cullen, 2009). Локализация образующейся перекиси водорода, возможно, в большей степени, чем его абсолютная концентрация, может быть ответственна за инициирование последующих реакций, направленных либо на нейтрализацию образующейся перекиси водорода посредством КАТ, либо ПОД (Winterbourn, 2018). Для поддержания деления клеток и правильного функционирования клеточных стенок решающее значение имеет контролируемый уровень перекиси водорода (de Marco et al., 1996). Следовательно, поддержание баланса между перекисью водорода и супероксидным радикалом оказывает существенное влияние, в том числе, и на состав клеточных стенок. Более того, важно учитывать баланс между активностью ферментов СОД/каталаза (КАТ)/ПОД, ответственных как за генерацию, так и за утилизацию АФК. Активность фенилаланинаммиак-лиазы (ФАЛ) играет важную роль в изучаемых процессах. ФАЛ – ключевой фермент вторичного метаболизма, регулирующий синтез флавоноидов – предшественников лигнина (Загоскина и др., 2023). Перекись водорода и супероксидный радикал служат субстратами при радикализации флавоноидов при образовании лигнина (Loix et al., 2017). Кроме того, фенольные соединения необходимы для реакций ПОД и полифенолоксидазы (ПФО).

Выбор уникальных древесных объектов – растений обычной березы повислой *Betula pendula* var. *pendula* и карельской березы *B. pendula* var. *carelica* (Mercl.) Hämet-Ahti, у которой выделяли безузорчатые и, в разной

степени выраженные, узорчатые участки ствола, позволил нам показать особенности работы широкого спектра ферментов АОС и вторичного метаболизма (ФАЛ, СОД, КАТ, ПОД, ПФО) и особенности накопления метаболитов (перекись водорода, супероксидный радикал, малоновый диальдегид, фенолы, экстрактивные вещества, целлюлоза, лигнин). Уникальность работы заключается в том, что ферменты и метаболиты рассматривали при формировании структурных элементов флоэмы / ксилемы (образование прямослойной древесины) и при формировании слабо дифференцированных паренхимных клеток (образование узорчатой древесины) в следующие периоды: (1) начало ксилогенеза (начало формирования прироста ксилемы), (2) активное формирование древесины, (3) утолщение вторичной клеточной стенки; на анализ отбирали ткани по радиальному вектору: проводящая флоэма и камбиальная зона (фракция 1, F1) – дифференцирующаяся ксилема (фракция 2, F2) – зрелая ксилема (MX).

Обширный анализ, проведенный с применением методов многомерной статистики, позволил нам впервые показать (Nikerova et al., 2024), что метаболический статус (1) F1 лучше всего подходит для разделения узорчатых и безузорчатых участков одного ствола; (2) F2 – позволяет разделить ткани ствола обычной березы, безузорчатые и узорчатые участки ствола карельской березы; (3) MX – для выделения отдельно растений обычной березы повислой и растений карельской березы (без разделения на безузорчатые и узорчатые участки ствола).

Впервые на примере функционирования латеральной меристемы была показана роль баланса супероксидного радикала и перекиси водорода, находящегося под контролем транскрипционного фактора *UPBEAT1*, напрямую влияющего на экспрессию ПОД, которые, тем самым, поддерживают равновесие между субстратной ролью перекиси водорода в ферментативных реакциях и её сигнальной функцией в поддержании баланса с супероксидным радикалом. Кроме того, показано повышение экспрессии генов *PAL*, которые отвечают за образование фенольных соединений и лигнификацию, у карельской березы по сравнению с обычной березой повислой.

Отличия между обычной березой повислой и карельской березой в период утолщения вторичной клеточной стенки, в большей степени, сосредоточены в F2. В ряду растений карельской березы при возрастании степени узорчатости древесины показано, что система *UPBEAT1*- ROS- POD-*PAL*, вероятно, выполняет роль одного из триггеров при изменении направления дифференциации камбиальных производных, что, в большей степени, имеет индикаторную роль в комплексе тканей F1 у взрослых растений в ряду по возрастанию узорчатости. Интенсификация работы АОС и вторичного метаболизма за счет сильной положительной

корреляции активностей ПОД и ПФО, при этом, показывает возрастание субстратной нагрузки на АФК. Впервые отмечено, что возрастание содержания супероксидного радикала под контролем транскрипционного фактора *UPBEAT1* лежит в основе снижения дифференциации структурных элементов на фоне высокой пролиферации и образовании слабо дифференцированных паренхимных клеток у узорчатой карельской березы, а возрастание содержания перекиси водорода – в основе более интенсивных процессов дифференциации у безузорчатых растений.

Такая метаболическая картина подтверждает смещение у карельской березы ксилогенеза в сторону процессов пролиферации, которые сопровождаются с двух сторон потоком АФК и фенольных соединений, вовлекая в интенсивную работу ферменты АОС и вторичного метаболизма, и, соответственно, формируя диагностическое содержание изучаемого спектра метаболитов, которое может характеризовать тот или иной путь ксилогенеза. Отметим, что описанные метаболические схемы впервые рассмотрены в комплексе на древесном растении, карельской березе – уникальном модельном объекте – при отклонениях в развитии латеральных меристем.

Работа выполнена за счет средств федерального бюджета по государственному заданию Института леса Карельского научного центра Российской академии наук и гранта РНФ 22-74-00133. Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Влияние конъюгатов хитозана и оксикоричных кислот на активность антиоксидантных ферментов в проростках ячменя в оптимальных условиях развития и при кратковременном воздействии натрий-хлоридного засоления

**Овчинников И. А.^{А*}, Калацкая Ж. Н.^А, Герасимович К. М.^А,
Рыбинская Е. И.^А, Николайчук В. В.^Б, Гилевская К. С.^Б**

^А Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси г. Минск, Беларусь.

*E-mail: igor-1606@mail.ru

^Б Институт химии новых материалов НАН Беларуси г. Минск, Беларусь

Дефицит влаги, засоленность почв негативно влияют на рост и урожайность растений, вызывая молекулярные, биохимические, физиологические и морфологические изменения, нарушающие рост и развитие растений [1, 2]. Большая часть повреждений в условиях разных стрессовых воздействий чаще всего обусловлена усиленной продукцией активных