

НАТАЛИЯ АЛЕКСЕЕВНА ГАЛИБИНАкандидат биологических наук, и. о. заведующего аналитической лабораторией, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
*ngalibina@sampo.ru***ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА ТЕРЕБОВА**кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
eterebova@gmail.com

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КЛЕТОЧНЫХ СТЕНОК ТКАНЕЙ СТВОЛА ДЕРЕВЬЕВ *BETULA PENDULA* ROTH

У обычной березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*B. pendula* var. *carelica*) в период активного роста были изучены физико-химические параметры клеточных оболочек проводящих тканей ствола: коэффициент набухания полимерного матрикса, ионообменная способность, константа ионизации активных групп. Определение этих параметров позволило оценить жесткость клеточных стенок, качественный и количественный состав активных групп, участвующих в ионообменных процессах, то есть структурную и функциональную составляющие клеточной оболочки. У карельской березы коэффициент набухания клеточных стенок был значительно ниже как в тканях флоэмы, так и ксилемы. Сделано предположение, что в тканях ксилемы у *B. pendula* var. *carelica* выше жесткость структуры клеточной стенки по сравнению с *B. pendula* var. *pendula*. Увеличение жесткости структуры ксилемы обусловлено увеличением доли компонентов фенольной природы, как в составе лигнина, так и в виде поперечных диферуловых мостиков. В тканях флоэмы причиной меньшего набухания клеточных стенок у карельской березы было небольшое количество функциональных групп в структуре апопласта, а именно: карбоксильных групп оксикоричных кислот и фенольных -ОН групп. Высказывается предположение, что полученные отличия в составе и свойствах клеточных оболочек тканей ствола между карельской и обычной березой повислой связаны с условиями, в которых идет синтез компонентов клеточных оболочек. Возможно, более высокий уровень углеводов, отмеченный в тканях ствола карельской березы в период, предшествующий интенсивному росту, обеспечивает высокую скорость развития вторичной стенки, большую степень лигнификации и жесткости ее структуры.

Ключевые слова: карельская береза, ксилема, флоэма, клеточная стенка, набухание клеточной стенки, ионообменные свойства

Клеточная стенка – это внешний многофункциональный компартмент растительной клетки с исключительно сложными механизмами формирования и функционирования [6]. Один из подходов к изучению свойств клеточных стенок основывается на их схожести с катионообменными смолами с малой степенью сшивки мономерных соединений [9]. В связи с этим свойства клеточных оболочек характеризуют следующие физико-химическими параметрами: коэффициент набухания полимерного матрикса ($K_{\text{наб}}$), ионообменная способность (S), константа ионизации активных групп (pK_a). Определение этих параметров позволяет оценить жесткость клеточных стенок, качественный и количественный состав активных групп, участвующих в ионообменных процессах, то есть структурную и функциональную составляющие клеточной оболочки. Подобный подход широко применяется для изучения физико-химических характеристик апопласта корня травянистых растений

как в норме, так и в условиях засоления [9], состава и функциональной роли ионообменных групп клеточных стенок лишайников [1], влияния антропогенного загрязнения на физиологический статус хвойных [2], [10], [11], [16].

Исследования механизмов формирования тканей ствола карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) показали, что отклонения от нормального роста и развития клеток и тканей, ведущие к формированию структурных аномалий древесины и коры, обусловлены увеличением во флоэме уровня сахарозы [4], [19], основной транспортной формы сахаров у березы повислой [4]. В результате интенсивной метаболизации сахарозы в аномальных участках накапливаются гексозы, которые через экспрессию ряда генов [18] могут приводить к отклонению в деятельности камбия и, усиливая синтез запасных метаболитов, способствуют превращению камбиальных производных в клетки запасной паренхимы. Субстратная обеспеченность про-

цесса формирования клеточной стенки оказывает влияние на состав и соотношение ее компонентов, что, в свою очередь, должно отразиться и на физико-химических свойствах клеточных оболочек.

В связи с этим для сравнения двух форм березы повислой, различающихся по структуре древесины, было проведено изучение физико-химических свойств клеточных стенок проводящих тканей ствола.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основными объектами исследования являлись формы березы повислой, различающиеся по структуре древесины, – обычная береза повислая (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельская береза (*B. pendula* var. *carelica*). Экспериментальные работы проводили в посадках деревьев, произрастающих в одинаковых почвенно-климатических условиях на Агробиологической станции Карельского научного центра РАН вблизи г. Петрозаводска. Возраст деревьев 30–35 лет.

Для сравнительного исследования физико-химических свойств клеточных стенок у двух форм березы повислой отбирали ткани ксилемы текущего года, ткани флоэмы, включающие проводящую и непроводящую флоэму текущего года, и камбиальную зону. Взятие образцов осуществляли из высечек ствола, сделанных на высоте 1,3 м от земли в середине июля, в период активных ростовых процессов.

Выделение клеточной стенки проводили по известной методике [9]. Растительный материал помещали в стеклянную колонку и промывали в следующей последовательности: 10 мМ КОН, дистиллированная вода, 10 мМ HCl. Полученные образцы промывали дистиллированной водой до отсутствия хлорид ионов, а затем высушивали до постоянного веса при 55–60°. С помощью этого метода все катионообменные группы, находящиеся в структуре клеточной стенки, переводятся в H⁺-форму, что позволяет проводить сравнительное исследование ионообменных свойств апопласта с различной структурой функциональных групп.

Весовой коэффициент набухания клеточных стенок определяли гравиметрическим методом. Фрагменты набухших в воде клеточных стенок обсушивали фильтровальной бумагой и определяли их сырую массу (G_F). Затем клеточные стенки высушивали при 50° до постоянного веса и определяли их сухую массу (G_D). Весовой коэффициент набухания клеточных стенок ($K_{наб}$) определяли по формуле:

$$K_{наб} = (G_F - G_D) \cdot G_D^{-1},$$

где G_F и G_D – сырая и сухая масса образцов, г.

Определение состава и количества ионогенных групп в клеточных стенках проводили, используя метод потенциометрического титрования [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Способность связывания воды компонентами клеточных стенок была оценена по коэффициенту набухания клеточных оболочек. Как видно из значений $K_{наб}$ (рис. 1), набухание клеточных стенок ксилемы обеих форм березы существенно не изменяется с изменением pH раствора. Значение $K_{наб}$ не превышало 2 г воды на 1 г сухой массы клеточной стенки как для карельской, так и для обычной березы повислой.

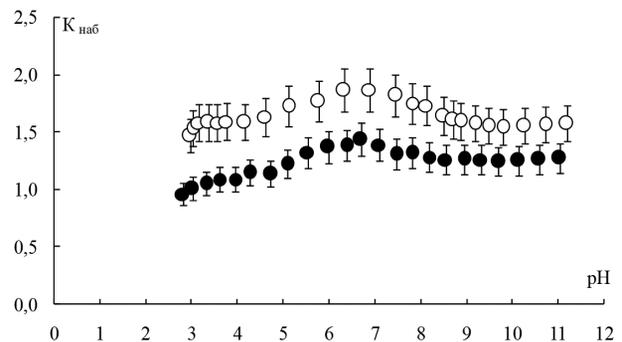


Рис. 1. Зависимость коэффициента набухания ($K_{наб}$) клеточных стенок ксилемы от pH. По оси абсцисс – значения pH раствора, по оси ординат – $K_{наб}$ (1 г H₂O на 1 г сухой массы) *B. pendula* var. *pendula* (белый цвет) и *B. pendula* var. *carelica* (черный цвет)

Анализ изменения набухания клеточных стенок флоэмы с изменением pH внешнего раствора у двух форм березы показал, что $K_{наб}$ полимерного матрикса не является постоянной величиной, а увеличивается с увеличением pH окружающей среды (рис. 2). Максимальные его значения составили $11 \pm 0,2$ и $7 \pm 0,1$ для обычной и карельской березы соответственно.

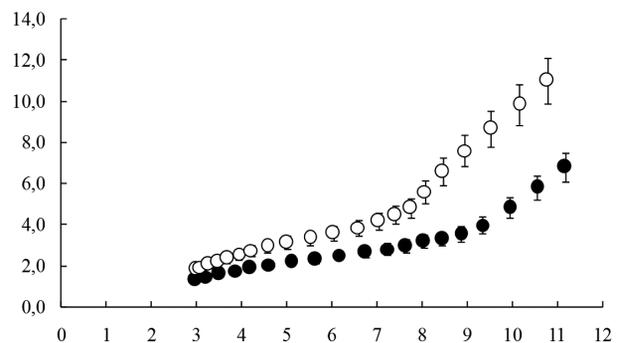


Рис. 2. Зависимость коэффициента набухания ($K_{наб}$) клеточных стенок флоэмы от pH. Обозначения, как на рис. 1

Из полученных результатов можно заключить, что клеточные стенки ксилемы березы повислой отличаются от клеточных стенок флоэмы большей степенью жесткости их полимерной структуры и/или малым количеством ионообменных групп. На границе клеток ксилемы и флоэмы происходит снижение сопротивления току воды, одной из причин которого может быть малая степень сшивки полимеров клеточ-

ных стенок флоэмы. Полученные для тканей флоэмы высокие значения коэффициентов набухания свидетельствуют о том, что их клеточные стенки не являются непроницаемыми для воды, что обуславливает их активное участие в транспорте веществ.

Следует отметить, что между двумя формами березы повислой существуют различия. Так, $K_{наб}$ клеточных стенок ксилемы и флоэмы у карельской березы ниже по сравнению с обычной березой повислой (см. рис. 1, 2), из чего можно заключить, что жесткость структуры клеточной стенки в тканях ствола у нее выше. Известно, что степень связанности полимерных компонентов в клеточной оболочке определяется микрофибриллами целлюлозы – в поперечном направлении, гликанами, связывающими эти фибриллы, – в продольном направлении и сшивками между молекулами экстенсина – в радиальном направлении [13]. Большое влияние на упрочнение структуры клеточной оболочки оказывает также ее лигнификация. Для выяснения роли различных компонентов клеточных стенок в их упрочнении у растений березы повислой определен качественный и количественный состав ионообменных групп в каждой ткани.

Потенциометрическим титрованием в клеточных стенках флоэмы и ксилемы исследуемых растений определили четыре типа ионообменных групп, для каждой из которых были рассчитаны значения констант ионизации. Исходя из данных литературы [9] и рассчитанных pK_a , мы заключили, что обнаруженные четыре типа ионообменных групп – это одна анионообменная группа (аминогруппа) и три катионообменные группы (карбоксильные группы (-COOH) α -D-полигалактуроновой кислоты (ПГУК), -COOH, не относящиеся к ПГУК (СООН), и фенольные -ОН группы) (таблица).

Значение константы ионизации (pK_a) для функциональных групп каждого типа в клеточных стенках ксилемы и флоэмы деревьев *Betula pendula* Roth.

Функциональные группы	<i>Betula pendula</i> var. <i>carelica</i>		<i>Betula pendula</i> var. <i>pendula</i>	
	ксилема	флоэма	ксилема	флоэма
Аминогруппы	3,1 ± 0,63	3,5 ± 0,40	3,1 ± 0,61	3,1 ± 0,35
-COOH группы ПГУК	5,6 ± 0,49	5,4 ± 0,47	5,7 ± 0,40	5,2 ± 0,41
-COOH группы	7,6 ± 0,10	7,6 ± 0,21	7,6 ± 0,06	7,7 ± 0,07
Фенольные -ОН группы	9,3 ± 0,43	9,1 ± 0,32	9,4 ± 0,30	9,4 ± 0,35

Примечание. В таблице представлены средние значения из пяти биологических повторностей.

Как видно из рассчитанных нами значений pK_a (см. таблицу), у карельской березы клеточные стенки флоэмы и ксилемы по качествен-

ному составу функциональных групп не отличались от клеточных стенок обычной березы повислой.

В ксилеме суммарное содержание всех функциональных групп в клеточных стенках у карельской березы составило 939 ± 79 мкМ на 1 г сухой ткани, а у обычной повислой – 773 ± 28 мкМ на 1 г сухой ткани. В клеточных оболочках ксилемы карельской березы было в 2 раза больше фенольных -ОН групп (рис. 3).

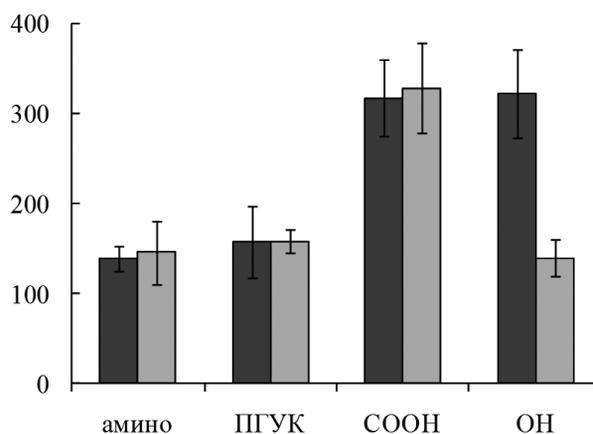


Рис. 3. Количество функциональных групп каждого типа (S) в клеточных стенках ксилемы. По оси абсцисс – функциональные группы: amino (аминогруппы), ПГУК – карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты, СООН – карбоксильные группы, ОН – фенольные группы; по оси ординат – S (мкмоль на 1 г сухой массы) *B. pendula* var. *pendula* (светлые столбцы) и *B. pendula* var. *carelica* (темные столбцы)

Гидроксильные -ОН группы с $pK_a \sim 9$ относятся к компонентам фенольной природы, таким как фенольные спирты и кислоты. В клеточной стенке они могут быть представлены в свободном виде, в связанном с полисахаридами (например, феруловая кислота) и также входят в состав полимера лигнина [15], [17], [20]. Большее количество свободных или в составе полисахаридов фенольных компонентов должно было бы сопровождаться и большим значением $K_{наб}$ клеточных стенок в диапазоне pH 9–12. Однако этого не происходит. Меньшее набухание клеточных стенок ксилемы карельской березы свидетельствует о принадлежности фенольных групп к компонентам лигнина.

Известно, что полимеризация свободных монолигнолов в лигнин происходит неферментативно, по свободнорадикальному механизму, поэтому регуляция синтеза лигнина возможна на этапе синтеза монолигнолов. Регулирующим фактором в данном случае служит доступность ассимилятов, причем сахара выступают не только как исходный субстрат, но и как сигнал для усиления процесса лигнификации [21].

Так, у карельской березы в аномальных участках ксилемы в период активного роста активность апопластной инвертазы превосходит

таковую у обычной березы повислой примерно в 3 раза [3]. Инвертаза (ЕС 3.2.1.26) – это гидролаза, которая необратимо расщепляет метаболически инертную сахарозу на фруктозу и глюкозу [18], [22] и др. В результате в клеточной стенке накапливаются гексозы, которые могут возвращаться в клетку и там расходоваться на дыхание, а также синтез запасных метаболитов и фенольных соединений – предшественников монолигнолов [8]. Важной каталитической системой, задействованной в утилизации H_2O_2 в процессе синтеза лигнина, является пероксидаза [7], особенно изопероксидаза, локализованная в клеточной оболочке [12; 309–321]. Наши предыдущие исследования показали, что пероксидазная активность в тканях ксилемы у карельской березы была значимо выше, чем у обычной березы повислой [5].

Синтез лигнина потребляет значительную часть углерода растения. Этот полимер никогда не расщепляется, его наличие в клеточной стенке существенно меняет ее свойства. В частности, увеличение лигнификации клеточной стенки приводит к усилению степени жесткости апопласта.

Обобщая эти данные, можно предположить, что повышенное содержание у карельской березы ассимилятов приводит к формированию у нее толстостенных клеточных оболочек. Высокая степень жесткости трехмерной структуры клеточных стенок является причиной меньшего значения их набухания у карельской березы.

В клеточных стенках флоэмы по сравнению с ксилемой общее содержание ионообменных групп было существенно выше (рис. 4). У обычной березы повислой суммарное содержание функциональных групп составило 2455 ± 115 , а у карельской – 2048 ± 90 мкМ на 1 г сухой массы клеточной стенки. Большее количество групп у обычной березы повислой было за счет карбоксильных групп оксикоричных кислот

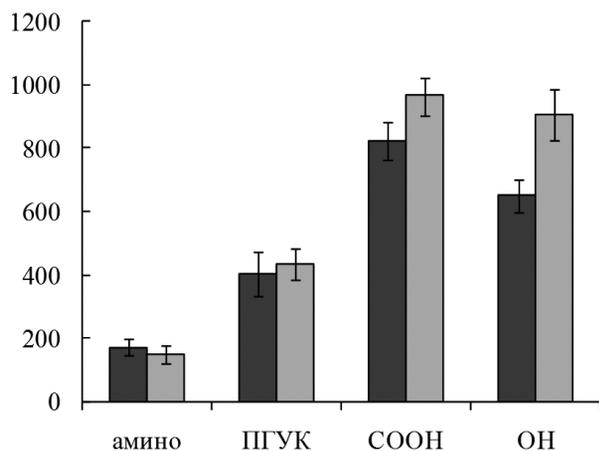


Рис. 4. Количество функциональных групп каждого типа (S) в клеточных стенках флоэмы. Обозначения, как на рис. 3

и фенольных -ОН групп (см. рис. 4). При физиологических значениях pH апопласта (pH 5–6,5) эти группы закрыты и не принимают участия в реакциях ионного обмена [14]. Их ионизация происходит в диапазоне pH 7–12, где и было отмечено большее значение коэффициента набухания у обычной березы по сравнению с карельской (см. рис. 2).

Высокие значения $K_{\text{наб}}^{\text{ц.об}}$ клеточных оболочек тканей флоэмы у обеих форм березы свидетельствуют об отсутствии в них лигнификации. Карбоксильные группы ПГУК и гидроксильные -ОН группы, вероятно, относятся к гидроксикоричным или фенольным кислотам и фенольным спиртам, находящимся в клеточных стенках флоэмы в свободном виде или в связанном с полисахаридами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование физико-химических свойств клеточных стенок тканей ствола позволило выявить отличия между карельской и обычной березой повислой в значении коэффициента набухания и количественном содержании ионообменных групп. Для *B. pendula* var. *carelica* коэффициент набухания клеточных оболочек был значительно ниже как для тканей флоэмы, так и ксилемы. Основываясь на полученных данных, можно заключить, что жесткость структуры клеточной стенки в тканях ствола у карельской березы выше по сравнению с обычной березой повислой. Причины более высокой степени связанности полимеров клеточных стенок у *B. pendula* var. *carelica* в разных тканях различны. Так, увеличение жесткости структуры флоэмы, вероятно, обусловлено увеличением доли целлюлозы, ксилана и других гликанов, приводящих к локальным утолщениям вторичной клеточной стенки. В создании же более высокой прочности ксилемы наряду с гemicеллюлозами большую роль могут играть компоненты фенольной природы как в составе лигнина, так и в виде поперечных диферуловых мостиков.

Полученные отличия в составе и свойствах клеточных оболочек тканей ствола между карельской и обычной березой могут быть связаны с условиями, в которых идет синтез компонентов клеточной стенки. Возможно, более высокий уровень углеводов, отмеченный в тканях ствола карельской березы в период, предшествующий интенсивному росту [4], обеспечивает высокую скорость развития вторичной стенки, большую степень лигнификации и жесткости ее структуры. В одних тканях (ксилема) увеличение субстратного обеспечения сопровождается возрастанием лигнификации, в других (флоэма) – изменением направленности дифференциации клеток, приводящим к склерификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воробьев Д. В. Ионнообменные группы и белки клеточных стенок таллома лишайника *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2009. 21 с.
2. Галибина Н. А. Клеточная стенка хвой деревьев сосны обыкновенной и ели сибирской в условиях аэротехногенного загрязнения. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 19 с.
3. Галибина Н. А., Красавина М. С., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Ферменты метаболизма сахарозы при формировании аномалий карельской березы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы междунар. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 79–84.
4. Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Динамика сахаров в тканях ствола *Betula pendula* (*Betulaceae*) при выходе из зимнего покоя // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48. № 4. С. 554–564.
5. Галибина Н. А., Целищева Ю. Л., Андреев В. П., Софронова И. Н., Никерова К. М. Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев березы повислой // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. «Естественные и технические науки». 2013. № 4 (133). С. 7–13.
6. Горшкова Т. А. Растительная клеточная стенка как динамическая система. М.: Наука, 2007. 429 с.
7. Граскова И. А., Боровский Г. Б., Колесниченко А. В., Войников В. К. Пероксидаза как компонент сигнальной системы клеток картофеля при патогенезе кольцевой гнили // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 5. С. 692–697.
8. Запрометов М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 1993. 272 с.
9. Мейчик Н. Р. Ионный обмен и диффузия в клеточных стенках растений: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2007. 49 с.
10. Теребова Е. Н., Галибина Н. А. Структурно-функциональное состояние хвой *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в условиях загрязнения диоксидом серы и тяжелыми металлами // Растительные ресурсы. 2010. № 2. С. 61–73.
11. Теребова Е. Н., Галибина Н. А. Устойчивость сосны обыкновенной в условиях загрязнения Европейского Севера России // Аграрная Россия. 2009. С. 108–109.
12. Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты / Ин-т физиологии растений РАН. М.: Научный мир, 2010. 400 с.
13. Шарова Е. И. Клеточная стенка растений. СПб: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2004. 156 с.
14. Demarty M., Morvan C., Thellier M. Calcium and the cell wall // Plant Cell Environ. 1984. Vol. 7. P. 441–448.
15. Donaldson L. A. Lignification and lignin topochemistry – an ultrastructural view // Phytochemistry. 2001. Vol. 57. P. 859–873.
16. Galibina N. A., Terebova E. N. Characterization of cell wall properties in needles from scotch pine trees of various vigor // Russian Journal of Plant Physiology. 2008. Vol. 55. № 3. P. 378–384.
17. Iiyama K., Lam T., Stone B. Covalent cross-links in the cell wall // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. P. 315–320.
18. Koch K. E. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development // Curr. Opin. Plant Biol. 2004. Vol. 7. P. 235–246.
19. Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // Journal of Plant Growth Regulation. 2006. Vol. 25. № 1. P. 18–29.
20. Ralph J., Quideau S., Grabber J. H., Hatfield R. D. Identification and synthesis of new ferulic acid dehydromers present in grass cell walls // J. Chem. Soc. 1994. Vol. 1. P. 13485–13498.
21. Rogers N., Slack E., Edwards A., Nolte M., Schulz O., Schweighoffer E., Williams D., Gordon S., Tybulewicz V., Brown G. and Reis E., Sousa C. Syk-dependent cytokine induction by dectin-1 reveals a novel pattern recognition pathway for C-type lectins // Immunity. 2005. Vol. 22. P. 507–517.
22. Tymowska-Lalanne Z., Kreis M. The plant invertases: physiology, biochemistry and molecular biology // Advances in Botanical Research. 1998. Vol. 28. P. 71–117.

Galibina N. A., Institute of Biology Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Terebova E. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

PHYSICAL-CHEMICAL PROPERTIES OF *BETULA PENDULA* ROTH TRUNK TISSUE CELL WALLS

The physical-chemical parameters of the cell walls in the trunk conducting tissues (polymer matrix swelling index, ion exchange capacity, ionization constant of active groups) were studied during active growth in two forms of silver birch differing in wood texture – common silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*B. pendula* var. *carelica*). By determining these parameters, we assessed the rigidity of studied cell walls, the qualitative and quantitative composition of active groups in the ion exchange processes, i.e. the structural and functional dimensions of the cell wall. The cell wall swelling index in Karelian birch was much lower both in phloem and in xylem tissues. The reasons behind the lower swelling of the cell walls in Karelian birch differed depending on the types of tissue. We assumed that the rigidity of the cell wall structure in xylem tissues was higher in *B. pendula* var. *carelica* in comparison with *B. pendula* var. *pendula*. Higher rigidity of the xylem structure is due to an increased proportion of phenolic compounds, both within lignin and in the form of diferulic cross-bridges. The reason for lower cell wall swelling in the phloem tissues of Karelian birch was the lower number of functional groups in the apoplast, which was in turn conditioned by carboxyl groups of hydroxycinnamic acids and phenolic -OH groups. The distinctions between Karelian birch and common silver birch in the composition and properties of trunk tissue cell walls are assumed to be related to the conditions under which cell wall components are synthesized. The high content of carbohydrates recorded in Karelian birch trunk tissues in the period preceding intensive growth may be a factor promoting rapid development of the secondary wall, its greater lignification, and structural rigidity.

Key words: Karelian birch, xylem, phloem, cell wall, swelling coefficient, ion exchange properties

REFERENCES

1. Vorob'ev D. V. *Ionoobmennye gruppy i belki kletochnykh stenok talloma lishaynika Peltigera aphthosa (L.) Willd.: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Ionogenic groups and proteins of cell wall of lichen thallome *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. Cand. biol. sci. diss.]. Moscow, 2009. 21 p.
2. Galibina N. A. *Kletochnaya stenka khvoi derev'ev sosny obyknovennoy i eli sibirskoy v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Cell wall of Scots pine and Sibirica spruce needles in conditions air pollution. Cand. biol. sci. diss.]. Petrozavodsk, 2003. 19 p.
3. Galibina N. A., Krasavina M. S., Novitskaya L. L., Sofronova I. N. Enzymes of sucrose metabolism during formation of abnormalities in curly birch [Fermenty metabolizatsii sakharozy pri formirovanii anomalii karel'skoy berezy]. *Materialy mezhdunarodnoy konferentsii "Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rasteniy pod vozdeystviem faktorov sredy"* [Material of international conference "Structural and functional deviations from normal growth and development of plants under the influence of environmental factors"]. Petrozavodsk, Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2011. P. 79–84.
4. Galibina N. A., Novitskaya L. L., Sofronova I. N. Dynamics of sugars in trunk tissues of *Betula pendula* (*Betulaceae*) when exiting from winter dormancy [Dinamika sakharov v tkanyakh stvola *Betula pendula* (*Betulaceae*) pri vykhode iz zimnego pokoya]. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2012. Vol. 48. № 4. P. 554–564.
5. Galibina N. A., Tselishcheva Yu. L., Andreev V. P., Sofronova I. N., Nikerova K. M. Peroxidase activity in organs and tissues of trees of silver birch [Aktivnost' peroksidazy v organakh i tkanyakh derev'ev berezy povisloy]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudastvennogo universiteta. Ser. "Estestvennye i tekhnicheskie nauki"* [Proceedings of Petrozavodsk State University. Natural and Engineering Science]. 2013. № 4. P. 7–13.
6. Gorshkova T. A. *Rastitel'naya kletochnaya stenka kak dinamicheskaya sistema* [The plant cell wall as a dynamic system]. Moscow, Nauka Publ., 2007. 429 p.
7. Graskova I. A., Borovskiy G. B., Kolesnichenko A. V., Voynikov V. K. Peroxidase as a Component of the Signaling Pathway in Potato Cells during Ring Rot Infection // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2004. Vol. 51. № 5. P. 621–626.
8. Zaprometov M. N. *Fenol'nye soedineniya: rasprostranenie, metabolizm i funktsii v rasteniyakh* [Phenolic compounds: Distribution, metabolism and functions in plants]. Moscow, Nauka Publ., 1993. 272 p.
9. Meychik N. R. *Ionnyy obmen i difuziya v kletochnykh stenkakh rasteniy: Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk* [Ion-exchange properties and diffusion in cell walls of plants. Dr. biol. sci. diss.]. Moscow, 2007. 49 p.
10. Terebova E. N., Galibina N. A. Characterization of needles from Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) trees subjected to industrial pollutions with sulfur and heavy metals [Strukturno-funktsional'noe sostoyanie khvoi *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) v usloviyakh zagryazneniya dioksidom sery i tyazhelymi metallami]. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2010. Vol. 2. P. 61–73.
11. Terebova E. N., Galibina N. A. Resistance of Scotch Pine to Pollutions of Russian European North [Ustoychivost' sosny obyknovennoy v usloviyakh zagryazneniya Evropeyskogo Severa Rossii]. *Agrarnaya Rossiya* [Agricultural Russian]. 2009. P. 108–109.
12. *Fenol'nye soedineniya: fundamental'nye i prikladnye aspekty* [Phenolic compounds: fundamental and applied aspects]. Moscow, Nauchnyy mir Publ., 2010. 400 p.
13. Sharova E. I. *Kletochnaya stenka rasteniy* [The plant cell wall]. St. Petersburg, 2004. 156 p.
14. Demarty M., Morvan C., Thellier M. Calcium and the cell wall // *Plant Cell Environ*. 1984. Vol. 7. P. 441–448.
15. Donaldson L. A. Lignification and lignin topochemistry – an ultrastructural view // *Phytochemistry*. 2001. Vol. 57. P. 859–873.
16. Galibina N. A., Terebova E. N. Characterization of cell wall properties in needles from scotch pine trees of various vigor // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2008. Vol. 55. № 3. P. 378–384.
17. Iiyama K., Lam T., Stone B. Covalent cross-links in the cell wall // *Plant Physiol*. 1994. Vol. 104. P. 315–320.
18. Koch K. E. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development // *Curr. Opin. Plant Biol*. 2004. Vol. 7. P. 235–246.
19. Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // *Journal of Plant Growth Regulation*. 2006. Vol. 25. № 1. P. 18–29.
20. Ralph J., Quideau S., Grabber J. H., Hatfield R. D. Identification and synthesis of new ferulic acid dehydromers present in grass cell walls // *J. Chem. Soc*. 1994. Vol. 1. P. 13485–13498.
21. Rogers N., Slack E., Edwards A., Nolte M., Schulz O., Schweighoffer E., Williams D., Gordon S., Tybulewicz V., Brown G. and Reis E., Sousa C. Syk-dependent cytokine induction by dectin-1 reveals a novel pattern recognition pathway for C-type lectins // *Immunity*. 2005. Vol. 22. P. 507–517.
22. Tymowska-Lalanne Z., Kreis M. The plant invertases: physiology, biochemistry and molecular biology // *Advances in Botanical Research*. 1998. Vol. 28. P. 71–117.

Поступила в редакцию 16.09.2014