

І.І. ОВРУЦЬКА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, м. Київ, 01601, Україна

УЯВЛЕННЯ ПРО ЛІГНІФІКАЦІЮ КЛІТИННИХ СТІНОК

Ключові слова: лігнін, біосинтез, клітинна оболонка, пероксидази, водний режим

Здерев'яніння рослинних тканин (просочування лігніном целюлозної клітинної оболонки) є одним з найважливіших процесів, що відбуваються у рослинному організмі. Лігнін зміцнює рослинний організм, підвищує його опірність до руйнівної дії мікроорганізмів, є чудовим захисним матеріалом для відмерлих клітин рослин проти бактеріального розкладання [5, 12]. Лігнін міститься у клітинних оболонках механічних, провідних та паренхімних тканин судинних рослин, разом з геміцелюлозами він визначає механічну міцність стовбурів дерев і стебел рослин. Крім того, лігнін знижує проникність клітинних стінок для води і регулює водний транспорт.

Клітинні стінки вищих рослин складаються з полісахаридів (целюлози, геміцелюлоз, пектинів) та речовин не вуглеводного характеру, до яких можна віднести лігнін, кутин, суберин, фосфоліпіди, білки, воски та мінеральні сполуки. Вміст лігніну в клітинних стінках особливо високий у деревних порід, у середньому він становить 20—30 % залежно від породи дерева. Здерев'яніння є складним біохімічним процесом, пов'язаним з ферментативним апаратом дихання і діяльністю меристеми. Вивчаючи окисні процеси у деревині у зв'язку з лігніноутворенням, дослідники відзначили, що камбіальна тканина і деревина нового річного шару сосни містять окисні ферменти — пероксидази і поліфенолоксидази. У разі відмирання клітин окисні процеси починають різко переважати над відновними; продукти окиснення поліфенолів відкладаються у вигляді лігніну [8—10].

Мікроскопічні дослідження засвідчують, що клітинна оболонка потовщується шарами. Первинний шар (первинна оболонка) — це перше відкладення клітинної оболонки, що охоплює протопласт. Зовнішні шари двох сусідніх клітин утворюють серединну пластинку, яка у процесі росту може лігніфікуватися. Первинний шар клітинної стінки складається з целюлози і лігніну [32]. По завершенні відкладення первинного зовнішнього шару зсередини починає відкладатися слабо лігніфікований вторинний шар, котрий складається переважно з целюлози, геміцелюлози, пектину. Третинний шар відкладається по всій внутрішній поверхні клітини, він відрізняється від вторинного тим, що зберігає свій целюлозний характер і не дерев'яніє. У серединній пластинці деревини *Pinus alba* міститься близько 70 % лігніну, тимчасом як у вторинному шарі — від 11—18 до 18—21 % [21]. У різних шарах клітинної оболонки здерев'яніння відбувається нерівномірно, найінтенсивнішою є лігніфікація первинної оболонки. Лігнін формується у межах

матриксу клітинної стінки, заповнюючи проміжки між полісахаридами клітинної стінки ксиланами і мікрофібрилами целюлози. Внаслідок цього рослина зі здерев'янілими тканинами стає менш гнучкою, целюлозні стінки — твердішими і тендітнішими.

Хімічний склад лігніну та ферменти його біосинтезу

Лігнін — природний полімер, який серед природних високомолекулярних сполук поступається лише полісахаридам. Це нерегулярний полімер, побудований з окси- та оксиметоксипохідних фенілгліцерину, з'єднаних між собою простими ефірними або вуглець-вуглецевими зв'язками. Його розгалужені макромолекули складаються здебільшого із залишків заміщених фенолоспиртів: 3-метоксигідроксикоричного, чи коніферилового (I), 3,5-диметокси-4-гідроксикоричного, або синапового (синапилового II), і *p*-гідроксикоричного, чи *p*-кумарового (III). Лігнін деревини хвойних порід включає переважно залишки спирту I, листяних порід — спиртів I і II, трав'яних рослин і деяких деревних порід (зокрема, осики) — спирту III. Вихідним субстратом біосинтезу лігніну є D-глюкоза, а безпосередніми попередниками — транс-коніфериловий, транс-синаповий і транс-кумаровий спирти. Лігнін утворюється з них внаслідок дегідрогенізаційної полімеризації через проміжні ароксильні радикали. Біосинтез лігніну здійснюється за участю ферментних систем. У деревині він хімічно зв'язаний з полісахаридами, головним чином з геміцелюлозами, складноефірними, глікозидними і простими бензилефірними зв'язками [6].

Продукти розщеплення лігнінів представлені трьома групами сполук: фенолами, кислотами і нейтральними речовинами. Серед фенольних компонентів ідентифіковані фенол, гваякол, метилгваякол, етилгваякол, ацетогваякол, євгенол, ванілін, *p*-оксисензальдегід, α -пропіогваякол, бузковий альдегід, сирингол, етилсирингол, пропилсирингол. Їх можна вважати продуктами деструкції окси-, оксиметоксигліцеринових структур у процесі фрагментації макромолекули лігніну [19]. До складу оксиароматичних кислот входять *p*-оксисензойна, ванілінова, бузкова, ферулова і вищі аліфатичні від C8 до C18 і від C10 до C16 (для берези і ялини, відповідно). Сумарний вміст кислот вищий, ніж фенолів. Нейтральні сполуки отримані у двох формах: аліфатичних спиртів і складних структур, побудованих з фенольного компонента, оксиароматичної кислоти і аліфатичної кислоти чи спирту. Ці компоненти зв'язуються між собою або за допомогою двох складноефірних, або одного простого ефірного й одного складноефірного зв'язків. Структури, представлені фенолами, оксиароматичними кислотами і вищими аліфатичними спиртами та кислотами, є структурними ланками молекули лігніну [19].

Процес лігніфікації охоплює біосинтез монолігнолів, їх транспорт до клітинної стінки та полімеризацію у кінцеву молекулу. Існує модель формування лігніну за допомогою регулювання спеціалізованими білками: білки-регулятори спрямовують зчеплення двох монолігнол-радикалів, створюючи димер зі стереоконфігурацією. Димери відомі як лігнани і знайдені у багатьох рослинах [28]. Вважають,

шо сформований початковий полімер лігніну є шаблоном для подальшого формування додаткових молекул лігніну з певним зразком зв'язків [27, 42].

Біосинтез фенілпропаноїдів у рослин контролюється активністю утворення їхнього попередника — феніلالаніну — шикиматним шляхом. Такий синтез може здійснюватися у пластидах і цитозолі, але його відносна активність у цих компартментах залежить від характеру енергетичного метаболізму рослинної клітини. В автотрофних клітинах ароматичні амінокислоти інтенсивно синтезуються у хлоропластах. Ці органели характеризуються високим енергетичним зарядом і відновним потенціалом, а також присутністю достатньої кількості вуглеводних попередників. У гетеротрофних клітинах енергетична забезпеченість процесів у цитоплазмі краща, ніж у пластидах, оскільки основним джерелом АТФ є окисне фосфорилування, яке відбувається у мітохондріях. Тому, ймовірно, у клітинах ксилеми, що формуються, активно утворюється лігнін, цитозольний шикиматний шлях відзначається високою продуктивністю. Особливістю цього шляху є відсутність механізму регуляції за принципом ретроінгібування. Тобто його біосинтетична активність залежить від забезпеченості субстратом, яким є не тільки фенілпропаноїди і еритрозо-4-фосфат, а й хінна кислота. Утворюючись у пластидах із дегідрохінату — проміжного продукту шикиматного шляху, остання транспортується в цитозоль і там, паралельно шикиматному шляху, перетворюється на фенілпропаноїдні попередники лігніну. Отже, за допомогою внутрішньоклітинного транспорту хінної кислоти об'єднується біосинтетична активність пластидного і цитозольного шикиматного шляхів, завдяки чому в клітинах ксилеми досягається висока інтенсивність процесу утворення лігніну [14, 15].

Відомі ключові ферменти синтезу лігнінів: феніلالанін-аміак-ліаза (ФАЛ), пірокатехін-о-метилтрансфераза, п-кумароїл-КоА-лігаза, гідроксициннамат-КоА-лігази, цинамоїл-КоА-редуктаза, дегідрогеназа коричного спирту, пероксидаза. Вивчаючи градієнт активності ферментів біосинтезу лігнінів тканин стебла *Linum usitatissimum* L. на стадіях цвітіння і ранньої жовтої стиглості у зв'язку зі зміною інтенсивності лігніфікації за довжиною стебла, вдалося встановити, що у досліджуваних тканинах активність ФАЛ збільшувалася до апекса стебла та корелювала тільки з градієнтом інтенсивності синтезу лігніну в деревині. Градієнт активності ковалентно-зв'язаної форми пероксидази корелює з градієнтом інтенсивності лігніфікації як у лубі, так і в деревині стебла льону [4]. Хенісон та Хартман визначали активність ферментів, відповідальних за лігніфікацію (ФАЛ, гідроксициннамат-КоА-лігази, дегідрогенази коричного спирту і пероксидази), за час зберігання пагонів *Asparagus polyphyllus* Stev. протягом 16 діб. Активність усіх ферментів знижувалася вздовж пагона у базипетальному напрямку, тоді як вміст білка і фенолів збільшувався. Розвитку лігніфікації за час зберігання сприяє етилен [30]. Меєршбахер та ін. вивчали активність ферментів звичайного шляху біосинтезу лігніну та лігніфікацію, спричинену введенням біотичного Pgf-елісатору. Досліджували листки майже ізогенних ліній *Triticum durum* Desf. сорту Prelude, що несуть алелі Sr5 і sr5 гена стійкості до інфікування. Введення елісатору підвищувало активність ФАЛ та інших ферментів шляхів біосинтезу лігніну: 4-кумарат-лігази, дегідрогенази коричного спирту і пероксидази [35].

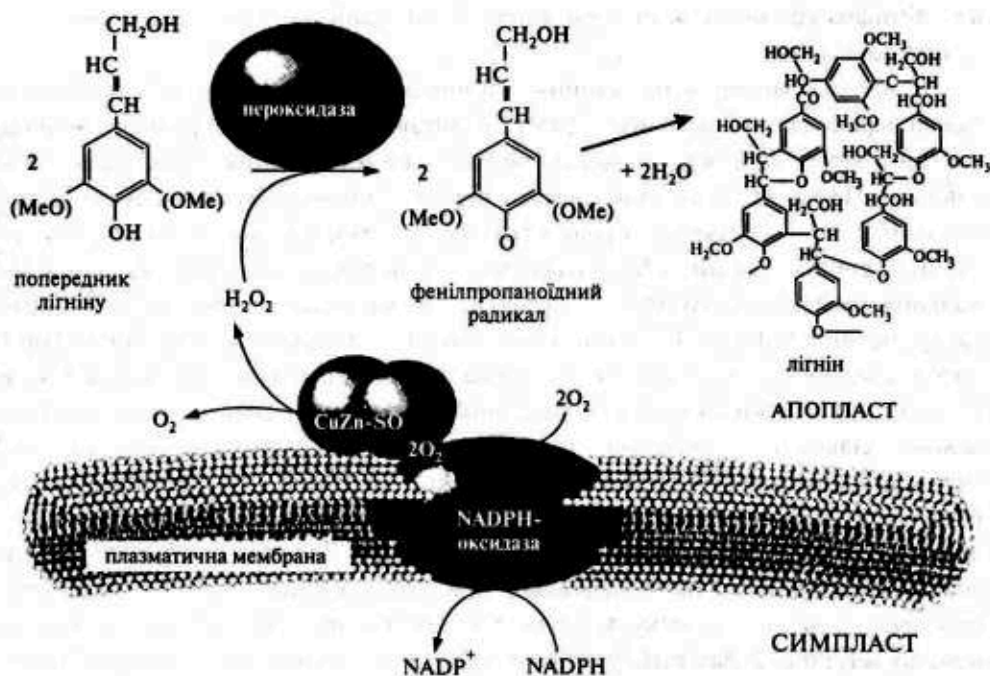


Схема біосинтезу лігніну за участю пероксидази [38]

A proposed scheme for supplying hydrogen peroxide to lignin biosynthesis [38]

У рослинах певні пероксидази локалізовані в апопластному просторі клітин, де вони поєднані іонними чи ковалентними зв'язками з полімерами клітинної стінки. Пероксидази клітинної стінки беруть участь у процесі біосинтезу лігніну та у пов'язаних з ним реакціях утворення поперечних з'єднань у клітинних стінках [13, 36]. Огава зі співавторами пропонують схему біосинтезу лігніну, за якою, крім пероксидази, у лігніфікації беруть участь NAD(P)H-оксидаза та CuZn-SOD (CuZn-супероксиддисмутаза) (рисунок). Зокрема, при активації NAD(P)H-оксидази утворюються радикали супероксиду, які дисмутуються CuZn-SOD з виникненням пероксиду водню. Потім, за участю пероксидази та утвореного H_2O_2 , через фенілпропаноїдний радикал синтезується лігнін [38].

Можливу участь CuZn-SOD у лігніфікації відзначають й інші автори. Зокрема, показано можливість утворення супероксиду і експресії CuZn-SOD синхронно, залежно від стадії диференціації клітин ксилеми гіпокотилу *Spinacia oleracea* [26]. З'ясовано, що клітини паренхіми, які оточують судини ксилеми, містять CuZn-SOD у цитоплазмі. Вони можуть відповідати ділянкам експресії гена циннаміл-алкогольдегідрогенази і феніланілін-аміак-ліази коричневого спирту [26] і нагромадження попередника лігніну у волоконних елементах ксилеми [25]. Крім того, автори показали, що DDC (N,N-диетилдітіокарбамат) — інгібітор CuZn-SOD або DPI (дифеніленеїодоніум) — інгібітор NAD(P)H-оксидази сповільнюють нагромадження лігніну у вторинних клітинних стінках культури клітин *Zinnia elegans* [39]. Ці результати підтверджують гіпотезу, що CuZn-SOD є необхідною

для лігніфікації. Відзначено кореляцію між активністю пероксидаз і синтезом лігніну [37].

Існує яскраво виражена тканинна і сезонна специфічність в ізоферментному складі пероксидазної активності. Імбері зі співавторами вивчали роль пероксидаз у процесі здерев'яніння та проводили порівняльне дослідження пероксидазної активності (ПА) у тканинах гілок *Populus* у періоди спокою й активного росту. Встановлено сезонні розбіжності у рівнях ПА. Як у флоемі, так і в молодій ксилемі активність синрингалдазин- і п-парафенілендіамініпрокатехолоксидаз була максимальною навесні [31]. Активність пероксидази змінюється у процесі росту і розвитку рослини. Е. Паду і Т. Тійдт визначали активність і склад молекулярних форм цитоплазматичної і зв'язаної з клітинними стінками пероксидази (ПО), а також вміст лігніну в нижньому міжвузлі пшениці сорту Ленінградка. У стеблі пшениці основна кількість пероксидази міститься у розчинній формі у цитоплазмі. Активність пероксидази була високою на початку вегетації, у період стеблування, різко знижувалася при переході до генеративної фази розвитку, а найнижчою була у фазі колосіння. До кінця вегетаційного періоду активність ферменту знову значно збільшувалася, тобто нагромадження лігніну в клітинній стінці змінюється у процесі росту і розвитку рослини. У стеблі лігніфікація є інтенсивнішою на початку вегетації. У фазі стеблування вміст лігніну становив 11,8 % від сухої маси, у фазах колосіння та молочної стиглості, відповідно, 11,8 та 21,0 %. При цьому відзначена позитивна кореляція між активністю іонозв'язаних форм пероксидази та інтенсивністю лігніфікації [16]. Вивчали гістологічні і біохімічні аспекти старіння рилець і стовпчиків *Citrus stigmas*. У процесі старіння активність пероксидази не змінюється в розчинних фракціях, тоді як у фракції, що зв'язана з клітинною стінкою, вона безперервно збільшується. Припускають, що старіння супроводжується поступовим переходом пероксидазної активності від цитоплазми до клітинної стінки. Виявлено декілька ізоформ пероксидаз, з присутністю яких може бути пов'язане відкладання лігніну [43].

Утворення і нагромадження лігніну в тканинах також залежить від віку рослини та у різних рослинних групах відбувається по-різному. Інтенсивна лігніфікація спостерігається у деревних рослин, а в однолітніх — з активною камбіальною діяльністю (бавовник, жіночі особини конопель). У молодих клітинних оболонках він тільки з'являється. Згодом його кількість зростає, досягаючи максимуму в перші місяці онтогенезу однолітніх пагонів. Після липня, протягом усього року, не змінюються ні товщина клітинних оболонок і пагонів рослин, ні кількість лігніну. В однолітніх форм потовщення і максимум нагромадження лігніну фіксуються до фази цвітіння [11]. Вікові зміни у рослин розглядаються як наслідок процесів зневоднення, що посилюються з плином часу. Це спричинює уповільнення біохімічних реакцій і відкладання метаболітів у вигляді лігніну та полісахаридів у мікрокапілярах, що сповільнює рух води в рослині і знижує активність біологічних функцій. Зневоднення збільшує вміст іонів кальцію, змінює конформацію біополімерів, насамперед ДНК, впливає на електролітичний баланс, енергетику та інші процеси, знижуючи біологічні функції [22].

Вплив на лігніфікацію змін навколишнього середовища (водного режиму, температури, гіпоксії, освітленості)

Зміна водного режиму впливає на процес нагромадження лігніну в рослинах [2, 18, 20]. У деревині однолітніх пагонів, що розвиваються біля річки, за умов достатнього водозабезпечення, накопичується велика кількість лігніну. У деревині пагонів зі скелястих місцевостей, де рослини обмежуються незначною кількістю природних опадів і ґрунтових вод, вміст лігніну порівняно менший, бо за умов достатнього водопостачання клітини формуються інтенсивніше, ніж за водного дефіциту, коли утворюються тканини ксероморфного типу [11].

На утворення і нагромадження лігніну істотно впливають посуха, температурний режим, гіпоксія, освітленість та інші фактори навколишнього середовища. Посуха спричинює нагромадження вуглеводів у надземній частині, збільшення загального вмісту вільних амінокислот, підсилює синтез лігніну в коренях і знижує — у надземній частині. У вегетаційному досліді з сіянцями *Pinus silvestris* встановлено, що низька температура в ризосфері різко знижує вміст крохмалю в коренях, збільшує вміст ряду вільних амінокислот в усіх органах і аспарагінової кислоти — у білках. Гіпоксія призводить до нагромадження олігоцукрів у коренях, зниження рівня вільних амінокислот у надземній частині і збільшення — у коренях, затримує лігніфікацію [17]. На світлі стимулюється диференціація тканин і діяльність меристеми, тканини потовшуються, дерев'яніють, у них накопичується більше лігніну. У темряві інтенсифікується ріст, спостерігається слабка диференціація тканин і синтезується менше лігніну. Дослідження кореневої системи показали, що за нормального освітлення рослин на 40-ву добу росту корені містили більше лігніну (10,3 %), ніж у темряві (3,4 %). У стеблах зелених рослин лігніну накопичувалося більше (15,6 %), ніж в етіологованих (11,4 %). У коренях, порівняно зі стеблом, міститься менше лігніну. Це пояснюється тим, що корінь постійно перебуває в темряві та синтезує лігнін за рахунок тих малих кількостей його попередників, які транспортуються зі стебла у корінь. Стебло ж, навпаки, тісно пов'язане з фотосинтетичним апаратом, тобто з листковою пластинкою, містить певну кількість хлорофілу, в ньому відбувається фотосинтез, завдяки чому у тканинах стебла утворюється більше лігніну [11].

Експресія генів, які регулюють біосинтез лігніну

У геномі *Arabidopsis thaliana* нині ідентифіковано 34 гени, які регулюють біосинтез монолігнолів, відповідно до десяти відомих ферментів шляху біосинтезу монолігнолів, дев'ять з яких не були описані раніше. Лігніфікація — процес, що відбувається переважно у клітинах судин, які знаходяться майже в усіх органах, але найбільше — у стеблі та коренях. 12 генів можуть бути точно визначені як найвірогідніші учасники лігніфікації судин. 23 гени встановлено протягом онтогенезу стебла. Визначення багатьох генів є найімовірнішим на пізніших стадіях розвитку рослини, коли процес лігніфікації краще простежується [24]. У процесі біосинтезу монолігнолів, пов'язаному з онтогенезом, беруть участь 14 генів: *PAL1*, *PAL2*,

PAL3, *PAL4*, *C4H*, *4CL1*, *4CL2*, *HCT*, *C3H1*, *CCoAOMT1*, *CCR1*, *F5H1*, *COMT*, *CAD6*, з них вісім генів — у біосинтезі монолігнолів відповідних мутантів: *PAL1* (*pal1*), *PAL2* (*pal2*), *C4H* (*ref3*), *C3H1* (*ref8*), *CCR1* (*irx4*), *F5H1* (*fah1*), *COMT* (*comt1*), та *CAD6* (*cad — D*) [40]. Рослини арабідопсису були моделлю для ідентифікації ферментів, здатних до гліколізу синапової кислоти та алкоголю — головних фенілпропаноїдів, що ведуть до синтезу лігніну. Ці глюкозилтрансферази вже відомі більше 20-ти років, але відповідні гени не були ідентифіковані. Лім зі співавторами визначили гени *UGT72E2* та *UGT72E3*, що кодують ферменти, які можуть глікозувати коніфериловий спирт і синаповий спирт *in vitro*. Ця робота є підґрунтям для розуміння метаболізму фенілпропаноїдів та біології лігніну [33]. Вивчаючи відкладання лігніну у клітинних стінках стебла арабідопсису, ініційоване хітиназо-подібними білками, Зонг зі співавторами показали, що ген *Elp1* кодує хітиназо-подібний білок (*AtCTL1*). Його мутація спричинює ектопічне відкладання лігніну та зміну розмірів клітинних стінок серцевини стебла, зменшення довжини та збільшення ширини гіпокотилів і коренів, зростання кількості та довжини кореневих волосків і збільшення продукування етилену. Хітиназоподібний білок був присутній в усіх органах протягом онтогенезу рослини, але це не спричинювалося стресом, пораненням, саліциловою кислотою, фрагментами пектину, етиленом, а скоріш пов'язано з патогенезом [44].

У деревах лігнін може складати 18—36 % сухої речовини деревини [41]. Вивчаючи трансгенні рослини, Маккей зі співавторами ідентифікували та описали мутант сосни *Pinus taeda*, який змінює колір деревини та вміст лігніну за рахунок зменшення експресії гена ціннамілалкогольдегідрогенази. Вивчення цього мутанту є цікавим для перевірки біологічної ролі ферментів біосинтезу лігніну, нового розуміння ролі ціннамілалкогольдегідрогенази та біосинтезу лігніну у деревних рослин [34].

Висновки

Представлені дані про хімічний склад, ферменти синтезу лігніну і зміни його біосинтезу за дії різних факторів навколишнього середовища розкривають закономірності перебудов у клітинних стінках за умов різних впливів. Вивчення мутантів і трансгенних рослин вказує на метаболічну пластичність у біосинтезі лігніну.

1. Бардинская М.С. Растительные клеточные стенки и их образование. — М.: Наука, 1964. — 159 с.
2. Болтенков Н.В. Химическое исследование болотной растительности // Изв. АН Туркм. ССР. — 1953. — № 2. — С. 74—78.
3. Вардапетян Р.Р., Киракосян А.Б., Оганесян А.А., и др. Действие элиситоров различной природы на биосинтез лигнинов в калусных культурах *Linum austriacum* // Физиол. раст. — 2003. — 50, № 3. — С. 336—340.
4. Гроздовская Т.С. Изменение активности ферментов полифенольного метаболизма и интенсивности биосинтеза лигнина по высоте растения льна долгунца. — Казань, 1990. — С. 62—64. — Деп. в ВИНТИ 20.02.90, № 1014-В90.
5. Дмитриев А.П. Сигнальные молекулы растений для активации защитных реакций в ответ на биотический стресс // Физиол. растений. — 2003. — 50, № 3. — С. 465—474.

6. *Лигнины*: Пер. с англ. / Под ред. К.В. Сарканена, К.Х. Людвига. — М., 1975. — 632 с.
7. *Манская С.М.* Химический состав лигнина в различных растительных группах // ДАН СССР. — 1946. — LIV, № 7. — С. 611—614.
8. *Манская С.М.* Образование лигнина в растениях // Усп. совр. биол. — 1947. — 23, вып. 2. — С. 203—214.
9. *Манская С.М.* Участие оксидаз в образовании лигнина // ДАН СССР. — 1948. — LXII, № 3. — С. 369—372.
10. *Манская С.М.* Лигнин различных растительных групп // Тр. биогеохим. лаб. — 1954. — № 10. — С. 98.
11. *Меликян И.М.* Анатомические изменения и динамика накопления лигнина в растениях: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Ереван, 1964. — 38 с.
12. *Меликян И.М.* Структурные изменения и накопление лигнина в растениях в связи с условиями среды. — Ереван, 1959. — 203 с.
13. *Минибаева Ф.В., Гордон Л.Х.* Продукция супероксида и активность внеклеточной пероксидазы в растительных тканях при стрессе // Физиол. раст. — 2003. — 50, № 3. — С. 459—464.
14. *Осипов В.И., Александрова Л.П.* Метаболизм хинной кислоты и фенольных соединений в клетках хвои сосны обыкновенной // Физиол. раст. — 1988. — 35, № 4. — С. 734—641.
15. *Осипов В.И.* Роль хинной кислоты в биосинтезе лигнина у хвойных // Тез. докл. II съезда Всесоюз. о-ва физиол. раст. — Минск, 1990. — С. 70.
16. *Паду Э.И., Тийдт Т.* Растворимая и связанная пероксидаза и биосинтез лигнина в онтогенезе пшеницы // Тез. докл. V Всесоюз. симп. по фенольным соед. — Таллин, 1987. — С. 114—115.
17. *Судачкова Н.Е., Милютин И.Л., Семенова Г.П., Кожевникова Н.Н.* Влияние экологических стрессов на состав метаболитов в сеянцах сосны обыкновенной // Лесоведение. — 1990. — № 4. — С. 49—57.
18. *Фукс В.* Химия лигнина. — 1936. — 386 с.
19. *Чеховская В.Б.* Исследование лигнина березы: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. — Иркутск, 1979. — 29 с.
20. *Щепкина Т.В.* Влияние различных удобрений и влажности воздуха на структуру волокон льна и влияние структуры волокна на качество льна // Ботан. журн. СССР. — 1937. — 22, № 3. — С. 247—266.
21. *Bailey I.W., Kerr T.* The visible structure of the secondary wall and its significance in physical and chemical investigations of tracheary cell and fibers // J. Arnold Arboretum. — 1935. — N 16. — P. 273.
22. *Beg Mirza Arshad Ali.* Theoretical approach to life processes. Part III. Plant processes and aging // Pakistan J. Sci. and Ind. Res. — 1989. — 32, N 3. — P. 163—167.
23. *Bolwell G.P.* Role of active oxygen species and NO in plant defence responses // Curr. Opin. Plant. Biol. — 1999. — 2. — P. 287—294.
24. *Dharmawardhana D.P., Ellis B.E., Carlson J.E.* Characterization of vascular lignification in *Arabidopsis thaliana* // Can. J. Bot. — 1992. — N 70. — P. 2238—2244.
25. *Dharmawardhana D.P., Ellis B.E., Carlson J.E.* A β -glucosidase from lodgepole pine xylem specific for the lignin precursor coniferin // Plant Physiol. — 1995. — 107. — P. 331—339.
26. *Feuillet G., Lauvergeat V., Deswarte C. et al.* Tissue and cell-specific expression of a cinnamyl alcohol dehydrogenase promoter in transgenic poplar plants // Plant Mol. Biol. — 1995. — 27. — P. 651—667.
27. *Guan S.Y., Mylnar J., Sarkanen S.* Dehydrogenative polymerization of coniferyl alcohol on macromolecular lignin templates // Phytochemistry. — 1997. — N 45. — P. 911—918.
28. *Hatfield R., Vermerris W.* Lignin formation in plants. The dilemma of linkage specificity // Plant Physiol. — 2001. — 126. — P. 1350—1357.
29. *Heath M.C., Nimchuk Z.L., Xu H.* Plant nuclear migrations as indicators of critical interactions between resistant or susceptible cowpea epidermal cells and invasion hyphae of the cowpea rust fungus // New Phytol. — 1997. — 35. — P. 689—700.

30. *Hennion S., Hartmann C.* Specific activities of enzymes involved in the lignification of harvested asparagus spears // *Physiol. Plant.* — 1990. — 79, N 2. — Pt 2. — P. 10.
31. *Imberiy A., Goldberg R., Catesson A.M.* Isolation and characterization of *Populus* isoperoxidases involved in the last step of lignin formation // *Planta.* — 1985. — 164, N 2. — P. 221—226.
32. *Kerr Th.* Growth and structure of the primary wall // *Plant Growth Substances.* — Univ. Wisconsin, USA, 1951. — P. 37.
33. *Lim E-K., Yi Li, Parr A. et al.* Identification of glucosyltransferase genes involved in sinapate metabolism and lignin synthesis in *Arabidopsis* // *The Biological of Chemistry.* — 2001. — 276, N 6, Issue of February 9. — P. 4344—4349.
34. *Mackay J.J., O'Malley D. M., Presnell T. et al.* Inheritance, gene expression, and lignin characterization in a mutant pine deficient in cinnamyl alcohol dehydrogenase // *Plant Biology.* — 1997. — 94. — P. 8255—8260.
35. *Moerschbacher B., Heck B., Kogel K.H. et al.* An elicitor of the hypersensitive lignification response in wheat leaves isolated from the rust fungus *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. II. Induction of enzymes correlated with the biosynthesis of lignin // *Z. Naturforsch.* — 1986. — 41, N 9—10. — P. 839—844.
36. *Mosel G., Schindler T., Bergfeld R. et al.* Structure and distribution of lignin in primary and secondary cell walls of maize coleoptiles analyzed by chemical and immunological probes // *Planta.* — 1997. — 201. — P. 146—159.
37. *Ogawa K., Kanematsu S., Asada K.* Intra- and extra-cellular localization of «cytosolic» CuZn-superoxide dismutase in spinach leaf and hypocotyls // *Plant Cell Physiol.* — 1996. — 37, N 9. — P. 790—799.
38. *Ogawa K., Kanematsu S., Asada K.* Generation of superoxide anion and localization of CuZn-superoxide dismutase in the vascular tissue of spinach hypocotyls: their association with lignification // *Plant Cell Physiol.* — 1997. — 38, N 10. — P. 1118—1126.
39. *Ogawa K., Nakashima J., Takabe K. et al.* Generation of superoxide is accompanied with biosynthesis of lignin in tracheary element differentiation of cultured *Zinnia elegans* cells // *Plant Cell Physiol.* — 1997. — 38. — P. 65.
40. *Raes J., Rohde A., Christensen J.H. et al.* Genome-wide characterization of the lignification toolbox in *arabidopsis* [w] // *Plant Physiol.* — 2003. — 133. — P. 1051—1071.
41. *Sarkanen K.V., Hergert H.L.* // *Lignins, Occurrence, Formation, Structure and Reactions* / Eds. Sarkanen, K.V. & Ludwig, C.H. — New York: Wiley Interscience, 1971. — P. 43—94.
42. *Sarkanen S.* Template polymerization in lignin biosynthesis // *Lignin and Lignan Biosynthesis.* NG Lewis, Sarkanen, eds. ACS Symposium Series 697. — Washington, DC: American Chemical Society, 1998. — P. 194—208.
43. *Tadeo F.R., Primo-Millo E.* Peroxidase activity changes and lignin deposition during the senescence process in Citrus stigmas and styles // *Plant Sci.* — 1990. — 68, N 1. — P. 47—56.
44. *Zhong R., Kays S.J., Schroeder B.P., Ye Z.-H.* Mutation of a chitinase-like gene causes ectopic deposition of lignin, aberrant cell shapes, and overproduction of ethylene // *Plant Cell.* — 2002. — 14. — P. 165—179.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 27.03.2007

И.И. Овруцкая

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЛИГНИФИКАЦИИ КЛЕТОЧНЫХ СТЕНОК

Приведены данные о химическом составе, ферментах синтеза и изменениях в процессе биосинтеза лигнина при действии различных факторов внешней среды, а также раскрываются закономерности перестроек в клеточных стенках при различных воздействиях. Изучение мутантов и трансгенных растений указывает на метаболическую пластичность в биосинтезе лигнина.

Ключевые слова: лигнин, биосинтез, клеточная стенка, пероксидазы, водный режим.

I.I. Ovrutskya

M.G. Kholodny Institute of Botany,
National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

CONCEPTIONS OF THE LIGNIFICATION OF CELLS WALLS

The article highlights the chemical composition, ferments of synthesis and changes of lignification processes under the influence of different environmental factors. Peculiarities of rearrangement in cell wall composition caused by external stimuli are described. The investigation of mutants and transgenic plants proves the metabolic plasticity of lignin biosynthesis.

Key words: lignin, biosynthesis, cell envelope, peroxydases, water regime.