

УДК 577.2:575:582.632.1(4-11)

**П. С. Кирьянов**

Институт леса Национальной академии наук Беларуси

**ПОИСК СЕЛЕКТИВНЫХ МАРКЕРОВ,  
АССОЦИИРОВАННЫХ С АНОМАЛЬНЫМ КСИЛОГЕНЕЗОМ  
КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ (*BETULA PENDULA* ROTH. VAR. *CARELICA* MERKL.),  
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ВЫСОКОПРОИЗВОДИТЕЛЬНОГО СЕКВЕНИРОВАНИЯ**

Объектами молекулярно-генетических исследований явились индивиды березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и карельской березы (*Betula pendula* Roth. var. *carelica* Merkl.). Экспериментальный материал в виде клеток камбиальной ткани узорчатых и безузорчатых форм берез по отдельности был собран с различных участков (узлы и междоузлия) ствола деревьев. С использованием технологии высокопроизводительного секвенирования для каждого растения получены индивидуальные транскриптомные профили. Произведено выравнивание, сборка и аннотация контигов транскриптомных профилей берез, а также первичная обработка полученной информации. В результате проведенного исследования идентифицированы гены, ассоциированные с пролиферацией клеток камбиальной зоны (*CesA*, *PIN1*, *ATHB-15*, *ARF6*, *ARF18*, *EBP1*, *TDR*), а также наследственные детерминанты, контролирующие углеводный обмен (*SUS*, *SWEET*, *DPE2*). Аннотированные транскрибируемые последовательности являются перспективными ДНК-маркерами, которые могут быть использованы при проведении селекционных мероприятий, направленных на получение высокоузорчатых форм карельской березы. Для всех идентифицированных генетических маркеров разработаны наборы олигонуклеотидных праймеров, которые будут в дальнейшем использоваться для оценки уровня экспрессии селективных локусов карельской березы методом полимеразной цепной реакции в реальном времени.

**Ключевые слова:** карельская береза, береза повислая, высокопроизводительное секвенирование.

**P. S. Kiryanov**

Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus

**SEARCH FOR SELECTABLE MARKERS  
ASSOCIATED WITH ANOMALOUS XYLOGENESIS  
OF THE CURLY BIRCH USING NEXT-GENERATION SEQUENCING  
(*BETULA PENDULA* ROTH. VAR. *CARELICA* MERKL.)**

The objects of molecular genetic studies were individuals of silver birch (*Betula pendula* Roth.) and curly birch (*Betula pendula* Roth. var. *carelica* Merkl.). The experimental material was represented by cambial tissue cells of textured and non-textured wood forms of birch trees was separately collected from various sections (nodes and internodes) of the tree trunk. Using the technology of next generation sequencing, individual transcriptome profiles were obtained for each plant. Alignment, assembly and annotation of contigs of transcriptome profiles of birch trees, as well as primary processing of the received information were performed. As a result of the study, genes associated with the proliferation of cambial zone cells (*CesA*, *PIN1*, *ATHB-15*, *ARF6*, *ARF18*, *EBP1*, *TDR*), as well as hereditary determinants that control carbohydrate metabolism (*SUS*, *SWEET*, *DPE2*) were identified. Annotated transcribed sequences are promising DNA markers that can be used in breeding activities aimed at obtaining highly patterned forms of curly birch. For all identified genetic markers, sets of oligonucleotide primers have been developed that will be further used to evaluate the expression level of the curly birch selective loci by real-time polymerase chain reaction.

**Key words:** curly birch, silver birch, next-generation sequencing.

Древесина является возобновляемым природным ресурсом, который используется в деревообрабатывающей промышленности и применяется в качестве основы многих строительных и отделочных материалов, необходимых для человека. Гистологически древесина высших растений представлена ксилемной тканью, дифференциация клеток которой происходит из

прокамбия в период активного роста во время периода вегетации. Данный процесс назван ксилогенезом и подразумевает под собой деление меристематических клеток, их удлинение, спецификацию, рост клеточной стенки и лигнификацию. Заканчивается данный процесс смертью протопласта, что формирует просвет проводящих ксилемных путей для транспорта

воды и растворенных питательных веществ. На данный момент накоплено значительное количество цитологических, гистологических и анатомических исследований ксилемы, которые не отображают молекулярных и генетических процессов формирования проводящих тканей. Для исследования подобных механизмов используют мутантные растения *Arabidopsis thaliana*, а также каллусные и суспензионные культуры клеток травянистых и древесных растений [1–3]. Такие системы позволяют экзогенно вводить различные стимуляторы роста и ферменты, вызывающие дифференциацию растительных клеток, с целью наблюдения и последующего генетического анализа активных генов, участвующих в процессе ксилогенеза. В свою очередь данные технологии требуют получения и длительного поддержания культуры клеток, стерильных условий культивирования и использования биологически активных веществ, что значительно замедляет процесс получения результатов, а также требует дополнительных навыков и материальных затрат. Введение экзогенных стимуляторов мало схоже с естественным накоплением тех же веществ, продуцируемых растением (несоответствие концентрации, одновременность введения, отсутствие сигнальных систем, присущих целому растению, что не встречается в природных условиях). В связи с описанными негативными факторами использования культуры клеток и мутантных растений с пониженной или повышенной активностью анализируемого гена для выявления особенностей процессов ксилогенеза, на наш взгляд, перспективно использовать в качестве объектов исследований березу повислую (*Betula pendula* Roth.) и ее разновидность – карельскую березу (*Betula pendula* Roth. var. *carelica* Merkl.). Данные растения схожи по количеству хромосом, нуклеотидной последовательности хлоропластного генома и произрастают совместно в одинаковых лесорастительных условиях [4, 5]. Однако у карельской березы, в отличие от березы повислой, выявлен особый фенотипический признак – узорчатый рисунок древесины. По мнению ряда исследователей, проявление данной особенности связано с процессами аномального ксилогенеза, что выражается в неравномерном разрастании клеток ксилемы и существенной паренхимизации проводящих тканей. Также необходимо отметить, что узорчатость древесины наследуется при вегетативном и половом размножении карельской березы, что говорит о генетической детерминации данного признака. Таким образом, береза повислая и карельская береза являются ценными модельными объектами для изучения ксилогенеза древесных покрытосеменных растений

ввиду возможности использования биологического материала данных растений естественного вегетативного происхождения.

Целью данной работы явилось проведение высокопроизводительного секвенирования транскриптомных профилей карельской березы и березы повислой, выделенных из клеток тканей ксилемы, а также поиск селективных маркеров, ассоциированных с аномальным ксилогенезом карельской березы.

**Основная часть.** Экспериментальный материал в виде клеток камбиальной ткани узорчатых и безузорчатых растений берез был собран с деревьев, произрастающих в однотипных лесорастительных условиях на территории ГЛХУ «Корневская экспериментальная лесная база». Из одинаковой навески растительной ткани выделяли тотальную РНК с помощью набора GeneJET Plant RNA Purification Mini Kit (Thermo Scientific, США) по методике фирмы-производителя. Далее проводили обработку DNaseI, RNase-free (Thermo Scientific, США) для деградации яДНК, хпДНК, мтДНК, а также добавляли RNase Inhibitor (Thermo Scientific, США) с целью инактивации ферментов, специфичных к молекулам РНК, проявляющих экзо- и эндонуклеазную активность. Для получения кДНК использовали набор Maxima H Minus Double-Stranded cDNA Synthesis Kit (Thermo Scientific, США). Библиотеки кДНК готовили с использованием набора Ion Plus Fragment Library Kit (Thermo Scientific, США). Эмульсионную ПЦР проводили в планшетном амплификаторе Ion One Touch 2 System (Thermo Scientific, США) с использованием реагентов для пробоподготовки Ion PGM Template OT2 200 Kit (Thermo Scientific, США). Обогащение микросфер производили с помощью автоматической пробоподготовки Ion OneTouch ES с использованием Ion PGM Template OT2 200 Kit и Ion PGM Enrichment Beads (Thermo Scientific, США). Секвенирование выполняли на базе геномного анализатора Ion PGM System (Thermo Scientific, США) и полупроводникового микрочипа Ion 314 Chip V2. Первичная обработка данных проводилась в автоматическом режиме при помощи программного обеспечения Ion Torrent Suite v. 4.0 (Thermo Scientific, США). Для сборки контигов и обработки данных пользовались программой SeqMan NGen v. 11 (DNASTAR, Израиль). Аннотацию секвенированных последовательностей осуществляли с помощью программы Blast2Go (BioVam, Испания).

В результате секвенирования и сборки кДНК-библиотек было получено в среднем 15,9 тыс. последовательностей. В дальнейшем были отобраны контиги, содержащие концевые поли-А участки, – признак зрелой молекулы мРНК,

готовой для трансляции, и произведена их функциональная аннотация. В среднем данный процесс был осуществлен для 2,8 тыс. последовательностей в каждом секвенированном транскриптом.

Необходимо отметить, что среди полученных аннотированных последовательностей нами были отобраны селективные маркеры, которые теоретически способны оказывать значительное влияние на процессы и частные этапы формирования ксилемы. Также были рассмотрены гены, описанные ранее в публикациях Новицкой Л. Л. с соавторами, в контексте теории об аномальной морфогенезе проводящих тканей карельской березы [6, 7].

Наименьшей по численности группой являлись гомологи генов, отвечающие за сигнальные пути распределения ауксина в растении. Как известно, ауксин участвует во многих процессах формирования габитуса древесных растений, регулируя ростовые процессы и развитие отдельных вегетативных и генеративных органов. В данном случае нам удалось выявить транскрипты гена Big (auxin transport protein BIG), PIN1 (auxin efflux carrier component 1), ARF6 и ARF18 (auxin response factor 6, auxin response factor 18). Также были обнаружены транскрипты генов, являющиеся негативными регуляторами синтеза ауксина, которые, по всей видимости, связываются с белками положительной регуляции и препятствуют их взаимодействию с промоторными сигнальными участками: IAA8, IAA9, IAA16 (auxin-responsive protein IAA8, auxin-responsive protein IAA8, auxin-responsive protein IAA16) [8–11].

Гены, регулирующие лигнификацию вторичной клеточной стенки, были представлены CSE (caffeoylshikimate esterase), CAD (cinnamyl alcohol dehydrogenase). Активность гена CSE напрямую коррелирует с интенсивностью лигнификации клеточных стенок, в свою очередь, снижение экспрессии данного гена у карельской березы может способствовать замедлению роста растений и формированию особенностей габитусальных форм, отмеченных многими исследователями. При получении мутантных растений *Populus spp.* с низкой экспрессией гена CSE отмечены нарушения в строении тканей ксилемы и более высокое содержание целлюлозы [12]. В свою очередь ген CAD является ключевым ферментом на пути биосинтеза трех предшественников лигнина [13]. Снижение активности данного гена в трансгенных растениях *Brachypodium distachyon* также приводило к изменению фенотипа растений и общему увеличению биомассы [14].

Формирование клеточной стенки напрямую зависит от генов дифференциации клеточных

структур из прокампбия и первичных этапов ксилогенеза, включающих этапы образования целлюлозы и других полимерных компонентов, составляющих основу проводящей системы растения. В связи с этим нами были идентифицированы молекулы кДНК целлюлозосинтазы (CesA), при этом в рассматриваемом нами транскриптом присутствовали 1, 2, 4, 8-я субъединицы данного фермента. CesA катализирует присоединение остатков D-глюкозы друг к другу и, по итогу, формирует полисахарид, который в последующем складывается в микрофибриллы целлюлозы [15]. При переходе ко вторичной клеточной стенке кроме целлюлозы в ней обнаруживаются пективные полисахариды.

В качестве генетического детерминанта процесса выработки пектиновых полисахаридов были детектированы GAUT6 (probable galacturonosyltransferase 1, 4, 9, 12), GALS3-подобный (galactan beta-1,4-galactosyltransferase GALS3-like) [16–17].

Гены сахаросинтазы были представлены большим количеством транскриптов в тканях ксилемы обеих разновидностей берез. Фермент сахаросинтаза (SUS, sucrose synthase) катализирует превращение сахарозы в УДФ-глюкозу и фруктозу, которые затем используются во многих анаболических путях в качестве субстрата. Ранее уже были высказаны предположения об участии данного гена в формировании особенностей карельской березы, связанные с низким содержанием транскриптов сахаросинтазы, и увеличении роли апопластной инвертазы в утилизации сахарозы в условиях дифференциации клеток латеральных меристем [6, 18]. Кроме того, в контексте особенностей углеводного обмена нами были получены аннотированные последовательности генов SWEET (bidirectional sugar transporter SWEET1-like) – возможный участник переноса сахарозы из листьев в места акцепторных тканей меристемы, DPE2 (4-alpha-glucanotransferase DPE2) – необходим для цитозольного метаболизма мальтозы, полученного из крахмала [19, 20]. Идентифицированные нуклеотидные последовательности генов FBA1, FBA3 и FBA4 (fructose-bisphosphate aldolase) являются матрицами для построения ферментов гликолиза и способствуют расщеплению фруктозо-1,6-дифосфата на два триозофосфата: глицеральдегид-3-фосфат (альдозу) и дигидроксиацетонфосфат (кетозу). Также был выявлен ген GAPC1 (glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase), выполняющий превращение глицеральдегид-3-фосфата в 1,3-дифосфоглицерат первой реакции второго этапа гликолиза [21].

Ввиду высокого накопления слабо дифференцированных паренхимных клеток в стволе карельской березы нами также были отобраны

гены, участвующие в делении и развитии клеток при их спецификации из латеральных меристем. Например, гиперэкспрессия гена EBP1 (ERBB-3 binding protein 1) достоверно увеличивает пролиферацию клеточных структур на ранних этапах формирования вегетативных органов у растений картофеля и арабидопсиса, при этом уровень экспрессии показывал высокую степень зависимости от уровня ауксина в соответствующих тканях растения [22]. Также необходимо отметить, что мутанты, содержащие нефункциональный ген EBP1, имели нетипичные фенотипы и характеризовались низкорослостью, в свою очередь у мутантных растений картофеля достоверно снижалась урожайность корнеплодов в сравнении с растениями, содержащими ген EBP1 дикого типа.

АТНВ-15 (Homeobox-leucine zipper protein АТНВ-15) специфичен для клеток прокамбия и экспрессируется на ранних этапах дифференцировки клеток-предшественников ксилемы [23].

На более поздних этапах формирования ксилемных тканей функционируют гены ХТН23, ХТН33, ХТНВ (probable xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase protein 23, 33, В), являющиеся гомологами генов ХТН, полученных ранее. В нашем исследовании удалось выявить присутствие данных генов в транскриптомном профиле ксилемных тканей, в отличие от генов ХТН5, ХТН7, ХТН14, обнаруженных в яблоках и киви [24].

Среди генов, выполняющих матричную функцию для синтеза белков с сигнальной функцией, участвующих в поддержании активности прокамбия, можно выделить нуклеотидную последовательность TDR (Leucine-rich repeat receptor-like protein kinase TDR). Данный ген был детектирован преимущественно на растениях *Arabidopsis thaliana* и выполняет матричную функцию для синтеза трансмембранного белка, участвующего в передаче межклеточных сигналов, а также опосредующего иммунные ответы на изменение окружающей

среды [25]. Сходную активность проявляет ген AGP18 (Lysine-rich arabinogalactan protein 18), который представлен арабиногалактоновым белком, находящимся на поверхности клетки растения [26]. В растениях арабидопсиса данное семейство белков кодируется тремя генами AGP17, AGP18, AGP19. Мутантные растения с повышенной экспрессией гомологов гена AGP обладали меньшей длиной главного стебля, удлинёнными латеральными вегетативными органами и меньшим количеством семян, что указывает на влияние указанного гена на процессы роста и развития растения.

Аннотированные нами гены являются перспективными селективными локусами, которые могут быть использованы при выполнении идентификации узорчатых особей карельской березы. Подобная тест-система даст возможность эффективно проводить селекционные мероприятия по получению более продуктивных и устойчивых форм карельской березы, характеризующихся высокой степенью декоративности текстуры древесины.

Для всех детектированных нуклеотидных последовательностей были разработаны синтетические олигонуклеотиды, которые будут в дальнейшем использоваться в исследовании относительных уровней экспрессии селективных локусов карельской березы методом ПЦР в реальном времени.

**Заключение.** Полученные данные свидетельствуют о том, что методика высокопроизводительного секвенирования является перспективной для поиска селективных локусов, связанных с активностью клеток камбиальной зоны ствола высших растений. В данном случае были детектированы гены, связанные с клеточной дифференциацией, организацией клеточной стенки, лигнификацией и углеводным обменом. В дальнейшем полученные селективные локусы будут изучены на предмет активности транскрипции в клетках камбиальной зоны ствола карельской березы и березы повислой.

### Список литературы

1. Fukuda H. Xylogenesis: initiation, progression, and cell death // *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 1996. Vol. 47. P. 299–325. DOI: 10.1146/annurev.arplant.47.1.299.
2. Menard D., Serk H., Decou R., Pesquet E. Establishment and utilization of habituated cell suspension cultures for hormone-inducibile xylogenesis // *Methods in Molecular Biology.* 2017. Vol. 1544. P. 37–57. DOI: 10.1007/978-1-4939-6722-3\_4.
3. Dziedzic J. A., McDonald A. G. Mass spectrometry data for in vitro protein profiles in early and late stages of Douglas-fir xylogenesis // *Data in Brief.* 2016. Vol. 7. P. 1048–1051.
4. Новицкая Л. Л. Механизмы регуляции развития тканей ствола древесных растений на примере карельской березы // *Труды Карельского научного центра РАН.* 2003. Вып. 5. С. 74–84.
5. Баранов О. Ю., Кириянов П. С., Пантелеев С. В., Можаровская Л. В., Падутов А. В., Разумова О. А., Падутов В. Е. Анализ структурно-функциональной организации хлоропластного генома карельской березы на основании данных высокопроизводительного секвенирования // *Докл. Нац. акад. наук Беларуси.* 2019. Т. 63, № 3. С. 312–316. DOI: 10.29235/1561-8323-2019-63-3-312-316.

6. 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, № 4. С. 301–310.
7. Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 6. С. 804–813.
8. Lopez-Bucio J., Hernandez-Abreu E., Sanchez-Calderon L., Perez-Torres A., Rampey R. A., Bartel B., Herrera-Estrella L. An auxin transport independent pathway is involved in phosphate stress-induced root architectural alterations in arabidopsis. Identification of BIG as a mediator of auxin in pericycle cell activation // Plant Physiology. 2005. Vol. 137. P. 681–691. DOI: 10.1104/pp.104.049577.
9. Marhavy P., Bielach A., Abas L., Abuzeineh A., Duclercq J., Tanaka H., Parezova M., Petrasek J., Friml J., Kleine-Vehn J., Benkova E. Cytokinin modulates endocytic trafficking of PIN1 auxin efflux carrier to control plant organogenesis // Developmental Cell. 2011. Vol. 21, No. 4. P. 796–804. DOI:10.1016/j.devcel.2011.08.014.
10. Tabata R., Ikezaki M., Fujibe T., Aida M., Tian C., Ueno Y., Yamamoto K. T., Machida Y., Nakamura K., Ishiguro S. Arabidopsis auxin response factor6 and 8 regulate jasmonic acid biosynthesis and floral organ development via repression of class 1 KNOX genes // Plant and Cell Physiology. 2009. Vol. 51, No. 1. P. 164–175. DOI:10.1093/pcp/pcp176.
11. Arase F., Nishitani H., Egusa M., Nishimoto N., Sakurai S., Sakamoto N., Kaminaka H. IAA8 involved in lateral root formation interacts with the TIR1 auxin receptor and ARF transcription factors in Arabidopsis // PLoS ONE. 2012. Vol. 7, No. 8. e43414. DOI:10.1371/journal.pone.0043414.
12. Saleme M. de L. S., Cesarino I., Vargas L., Kim H., Vanholme R., Goeminne G., Acker R., Fonseca F. C., Pallidis A., Voorend W., Nicomedes J., Padmakshan D., Doorsseleare J., Ralph J., Boerjan W. Silencing caffeoyl shikimate esterase affects lignification and improves saccharification in Poplar // Plant Physiology. 2017. Vol. 175, No. 3. P. 1040–1057. DOI:10.1104/pp.17.00920.
13. Halpin C., Knight M. E., Foxon G. A., Campbell M. M., Boudet A. M., Boon J. J., Chabbert B., Tollier M., Schuch W. Manipulation of lignin quality by downregulation of cinnamyl alcohol dehydrogenase // The Plant Journal. 1994. Vol. 6, No. 3. P. 339–350. DOI:10.1046/j.1365-3113x.1994.06030339.x.
14. Trabucco G. M., Matos D. A., Lee S. J., Saathoff A. J., Priest H. D., Mockler T. C., Sarath G., Hazen S. P. Functional characterization of cinnamyl alcohol dehydrogenase and caffeic acid O-methyltransferase in *Brachypodium distachyon* // BMC Biotechnology. 2013. Vol. 13. P. 2–18. DOI:10.1186/1472-6750-13-61.
15. Taylor N. G., Laurie S., Turner S. R., Multiple cellulose synthase catalytic subunits are required for cellulose synthesis in Arabidopsis // The plant cell. 2000. Vol. 12, No. 12. P. 2529–2540. DOI:10.1105/tpc.12.12.2529.
16. Sterling J. D., Atmodjo M. A., Inwood S. E., Kumar Kolli V. S., Quigley H. F., Hahn M. G., Mohnen D. Functional identification of an Arabidopsis pectin biosynthetic homogalacturonan galacturonosyltransferase // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2006. Vol. 103, No. 13. P. 5236–5241. DOI:10.1073/pnas.0600120103.
17. Liwanag A. J. M., Ebert B., Verhertbruggen Y., Rennie E. A., Rautengarten C., Oikawa A., Andersen M. C. F., Clausen M. H., Scheller H. V. Pectin Biosynthesis: GAL51 in Arabidopsis thaliana Is a  $\beta$ -1,4-Galactan  $\beta$ -1,4-Galactosyltransferase // The Plant Cell. 2012. Vol. 24, No. 12. P. 5024–5036. DOI:10.1105/tpc.112.106625.
18. Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Никерова К. М., Новицкая Л. Л. Активность ферментов диссимиляции сахарозы в раннем онтогенезе разных форм березы повислой // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. No. 11. С. 78–87. DOI: 10.17076/eb461.
19. Filyushin M. A., Kochieva E. Z., Shchennikova A. V., Beletsky A. V., Mardanov A. V., Ravin N. V., Skryabin, K. G. SWEET uniporter gene family expression profile in the pitcher development in the carnivorous plant *Nepenthes* sp. // Russian Journal of Genetics. 2019. Vol. 55, No. 6. P. 692–700.
20. Smirnova J., Fernie A. R., Spahn C. M. T., Steup M. Photometric assay of maltose and maltose-forming enzyme activity by using 4-alpha-glucanotransferase (DPE2) from higher plants // Analytical Biochemistry. 2017. Vol. 532. P. 72–82. DOI:10.1016/j.ab.2017.05.026.
21. Plaxton W. C. The organization and regulation of plant glycolysis // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1996. Vol. 47, No. 1. P. 185–214. DOI: 10.1146/annurev-arplant.47.1.185.
22. Wang T., Sui Z., Liu X., Li Y., Li H., Xing J., Song F., Zhang Y., Sun Q., Ni Z. Ectopic expression of a maize hybrid up-regulated gene, ErbB-3 binding Protein 1 (ZmEBP1), increases organ size by promoting cell proliferation in Arabidopsis // Plant Science. 2016. Vol. 243. P. 23–34.
23. Ohashi-Ito K., Fukuda H. HD-Zip III Homeobox genes that include a novel member, ZeHB-13 (*Zinnia*)/ATHB-15 (*Arabidopsis*), are involved in procambium and xylem cell differentiation // Plant and Cell Physiology. 2003. Vol. 44, No. 12. P. 1350–1358. DOI: 10.1093/pcp/pcg164.

24. Atkinson R. G., Johnston S. L., Yauk Y. K., Sharma N. N., Schröder R. Analysis of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTH) gene families in kiwifruit and apple // *Postharvest Biology and Technology*. 2009. Vol. 51, No. 2. P. 149–157. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2008.06.014.

25. Liu P.-L., Du L., Huang Y., Gao S.-M., Yu M. Origin and diversification of leucine-rich repeat receptor-like protein kinase (LRR-RLK) genes in plants // *BMC Evolutionary Biology*. 2017. Vol. 17. P. 2–16. DOI:10.1186/s12862-017-0891-5.

26. Zhang, Y., Yang, J., Showalter, A. M. AtAGP18, a lysine-rich arabinogalactan protein in *Arabidopsis thaliana*, functions in plant growth and development as a putative co-receptor for signal transduction // *Plant Signaling & Behavior*. 2001. Vol. 6, No. 6. P. 855–857. DOI:10.4161/psb.6.6.15204.

### References

1. Fukuda H. Xylogenesis: initiation, progression, and cell death. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 1996, vol. 47, pp. 299–325. DOI: 10.1146/annurev.arplant.47.1.299.

2. Menard D., Serk H., Decou R., Pesquet E. Establishment and utilization of habituated cell suspension cultures for hormone-inducible xylogenesis. *Methods in Molecular Biology*, 2017, vol. 1544, pp. 37–57. DOI: 10.1007/978-1-4939-6722-3\_4.

3. Dziedzic J. A., McDonald A. G. Mass spectrometry data for in vitro protein profiles in early and late stages of Douglas-fir xylogenesis. *Data in Brief*, 2016, vol. 7, pp. 1048–1051.

4. Novickaya L. L. The mechanisms of regulation of tissue development of the trunk of woody plants on the example of Karelian birch. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2003, vol. 5, pp. 74–84 (In Russian).

5. Baranov O. Ju., Kir'yanov P. S., Pantelev S. V., Mozharovskaya L. V., Padutov A. V., Razumova O. A., Padutov V. E. Analysis of structural and functional organization of the curly birch chloroplast genome based on the next-generation sequencing data. *Dokl. Nats. akad. nauk Belarusi* [Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus], 2019, vol. 63, no. 3, pp. 312–316. DOI: 10.29235/1561-8323-2019-63-3-312-316.6.

6. Moshhenskaya Yu. L., Galibina N. A., Topchieva L. V., Novickaya L. L. Expression of genes encoding sucrose synthase isoforms during abnormal xylogenesis of Karelian birch. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology], 2017, vol. 64, no. 4, pp. 301–310 (In Russian).

7. Galibina N. A., Novickaya L. L., Krasavina M. S., Moshhenskaya Ju. L. Invertase activity in the tissues of the trunk of the Karelian birch. *Fiziologiya rasteniy* [Plant physiology], 2015, vol. 62, no. 6, pp. 804–813 (In Russian).

8. Lopez-Bucio J., Hernandez-Abreu E., Sanchez-Calderon L., Perez-Torres A., Rampey R. A., Bartel B., Herrera-Estrella L. An auxin transport independent pathway is involved in phosphate stress-induced root architectural alterations in *Arabidopsis*. Identification of BIG as a mediator of auxin in pericycle cell activation. *Plant Physiology*, 2005, vol. 137, pp. 681–691. DOI: 10.1104/pp.104.049577.

9. Marhavy P., Bielach A., Abas L., Abuzeineh A., Duclercq J., Tanaka H., Parezova M., Petrusek J., Friml J., Kleine-Vehn J., Benkova E. Cytokinin modulates endocytic trafficking of PIN1 auxin efflux carrier to control plant organogenesis. *Developmental Cell*, 2011, vol. 21, no. 4, pp. 796–804. DOI:10.1016/j.devcel.2011.08.014.

10. Tabata R., Ikezaki M., Fujibe T., Aida M., Tian C., Ueno Y., Yamamoto K. T., Machida Y., Nakamura K., Ishiguro S. *Arabidopsis* auxin response factor6 and 8 regulate jasmonic acid biosynthesis and floral organ development via repression of class 1 KNOX genes. *Plant and Cell Physiology*, 2009, vol. 51, no. 1, pp. 164–175. DOI:10.1093/pcp/pcp176.

11. Arase F., Nishitani H., Egusa, M., Nishimoto N., Sakurai S., Sakamoto N., Kaminaka H. IAA8 involved in lateral root formation interacts with the TIR1 auxin receptor and ARF transcription factors in *Arabidopsis*. *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, no. 8, e43414. DOI:10.1371/journal.pone.0043414.

12. Saleme M. de L. S., Cesarino I., Vargas L., Kim H., Vanholme R., Goeminne G., Acker R., Fonseca F. C., Pallidis A., Voorend W., Nicomedes J., Padmakshan D., Doorsseleare J., Ralph J., Boerjan W. Silencing caffeoyl shikimate esterase Affects lignification and improves saccharification in Poplar. *Plant Physiology*, 2017, vol. 175, no. 3, pp. 1040–1057. DOI:10.1104/pp.17.00920.

13. Halpin C., Knight M. E., Foxon G. A., Campbell M. M., Boudet A. M., Boon J. J., Chabbert B., Tollier M., Schuch W. Manipulation of lignin quality by downregulation of cinnamyl alcohol dehydrogenase. *The Plant Journal*, 1994, vol. 6, no. 3, pp. 339–350. DOI:10.1046/j.1365-3113x.1994.06030339.x.

14. Trabucco G. M., Matos D. A., Lee S. J., Saathoff A. J., Priest H. D., Mockler T. C., Sarath G., Hazen S. P. Functional characterization of cinnamyl alcohol dehydrogenase and caffeic acid O-methyltransferase in *Brachypodium distachyon*. *BMC Biotechnology*, 2013, vol. 13, pp. 2–18. DOI:10.1186/1472-6750-13-61.

15. Taylor N. G., Laurie S., Turner S. R. Multiple cellulose synthase catalytic subunits are required for cellulose synthesis in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2000, vol. 12, no. 12, pp. 2529–2540. DOI:10.1105/tpc.12.12.2529.

16. Sterling J. D., Atmodjo M. A., Inwood S. E., Kumar Kolli V. S., Quigley H. F., Hahn M. G., Mohnen D. Functional identification of an Arabidopsis pectin biosynthetic homogalacturonan galacturonosyltransferase. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, vol. 103, no. 13, pp. 5236–5241. DOI:10.1073/pnas.0600120103.
17. Liwanag A. J. M., Ebert B., Verhertbruggen Y., Rennie E. A., Rautengarten C., Oikawa A., Andersen M. C. F., Clausen M. H., Scheller H. V. Pectin Biosynthesis: GAL51 in Arabidopsis thaliana Is a  $\beta$ -1,4-Galactan  $\beta$ -1,4-Galactosyltransferase. *The Plant Cell*, 2012, vol. 24, no. 12, pp. 5024–5036. DOI:10.1105/tpc.112.106625.
18. Moshenskaja Ju. L., Galibina N. A., Nikerova K. M., Novickaya L. L. The activity of sucrose disimilation enzymes in the early ontogenesis of various forms of birch. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2016, no. 11, pp. 78–87. DOI: 10.17076/eb461.
19. Filyushin M. A., Kochieva E. Z., Shchennikova A. V., Beletsky A. V., Mardanov A. V., Ravin N. V., Skryabin, K. G. SWEET uniporter gene family expression profile in the pitcher development in the carnivorous plant *Nepenthes* sp. *Russian Journal of Genetics*, 2019, vol. 55, no. 6, pp. 692–700.
20. Smirnova J., Fernie A. R., Spahn C. M. T., Steup M. Photometric assay of maltose and maltose-forming enzyme activity by using 4-alpha-glucanotransferase (DPE2) from higher plants. *Analytical Biochemistry*, 2017, vol. 532, pp. 72–82. doi:10.1016/j.ab.2017.05.026.
21. Plaxton W. C. The organization and regulation of plant glycolysis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, vol. 47, no. 1, pp. 185–214. DOI: 10.1146/annurev.arplant.47.1.185.
22. Wang T., Sui Z., Liu X., Li Y., Li H., Xing J., Song F., Zhang Y., Sun Q., Ni Z. Ectopic expression of a maize hybrid up-regulated gene, ErbB-3 binding Protein 1 (ZmEBP1), increases organ size by promoting cell proliferation in Arabidopsis. *Plant Science*, 2016, vol. 243, pp. 23–34.
23. Ohashi-Ito K., Fukuda H. HD-Zip III Homeobox genes that include a novel member, ZeHB-13 (*Zinnia*)/ATHB-15 (*Arabidopsis*), are involved in procambium and xylem cell differentiation. *Plant and Cell Physiology*, 2003, vol. 44, no. 12, pp. 1350–1358. DOI: 10.1093/pcp/pcg164.
24. Atkinson R. G., Johnston S. L., Yauk Y. K., Sharma N. N., Schröder R. Analysis of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTH) gene families in kiwifruit and apple. *Postharvest Biology and Technology*, 2009, vol. 51, no. 2, pp. 149–157. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2008.06.014.
25. Liu P.-L., Du L., Huang Y., Gao S.-M., Yu M. Origin and diversification of leucine-rich repeat receptor-like protein kinase (LRR-RLK) genes in plants. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, vol. 17, pp. 2–16. DOI:10.1186/s12862-017-0891-5.
26. Zhang, Y., Yang, J., Showalter, A. M. AtAGP18, a lysine-rich arabinogalactan protein in *Arabidopsis thaliana*, functions in plant growth and development as a putative co-receptor for signal transduction. *Plant Signaling & Behavior*, 2001, vol. 6, no. 6, pp. 855–857. DOI:10.4161/psb.6.6.15204.

#### Информация об авторе

**Кирьянов Павел Сергеевич** – младший научный сотрудник. Институт леса Национальной академии наук Беларуси (246050, г. Гомель, ул. Пролетарская, 71, Республика Беларусь). E-mail: PKirjanov@yandex.ru

#### Information about the author

**Kir'yanov Pavel Sergeevich** – Junior Researcher. Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: PKirjanov@yandex.ru