

ORIGINAL ARTICLE

**FREE AMINO ACID COMPOSITION IN SCOTS PINE TISSUES UNDER
STRESS IMPACT IN RHIZOSPHERE**

Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Romanova L.I.

V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, 660036, Krasnoyarsk, Academgorodok

e-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Received October 16, 2007

Abstract – The free amino acid content in the needles and the inner bark of stems and roots of 8-13-ages self-sawn trees of *Pinus sylvestris* L. in Central Siberia in experimental and natural conditions was compared. The experiments imitated an influence of long-seasonal or permafrost, soil drought and root hypoxia, concomitant flooding. The aim of the investigation was to expose the adaptive changes of these metabolites composition under stress impact. All of types of stress influences changed the total free amino acid content in the tissues of different morphological tree parts: the cooling of root system caused a deposit of free amino acids in overground tree part, the water deficit stimulated an accumulation of free amino acids in root inner bark, the flooding decreased the amino acid content in all tissues. The ratio in a group of amino acids with glutamic acid as metabolic precursor (γ -aminobutyric (GABA), proline, arginine, citrulline and ornithine) changed under different stress impact. The cold stress in rhizosphere caused GABA accumulation in the needles and stem but not in the roots in the period of soil thawing. The moderate moisture deficit had not an influence on GABA content, the flooding caused GABA accumulation only in new needles. The maximal exceeding above control were marked for the sum of arginine and its metabolic precursors citrulline and ornithine. The group of these compounds may be considered as stress metabolites for scots pine, but specificity of depositing of these amino acids at water stress requires additional proofs. Since the proline accumulation was showed in separate times in the different tissues under all of investigated stressors impact, the specificity of proline as indicator of water stress in scots pine tissues is debatable. The disturbance of donor-acceptor connections in experiment with cooling resulted to the amino acid accumulation in stem inner bark, in experiment with drought – in root inner bark.

Key words: drought/ flooding/ cooling/ free amino acids/ scots pine

ORIGINAL ARTICLE

ВЛИЯНИЕ СТРЕССОВЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ В РИЗОСФЕРЕ НА СОСТАВ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В ТКАНЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Судачкова Н.Е., Милютин И.Л., Романова Л.И.

*Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, 660036, Красноярск, Академгородок*e-mail: biochem@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 16 октября 2007 г.

Проведено сравнительное исследование содержания свободных аминокислот в хвое и лубе ствола и корней 8-13-летнего самосева *Pinus sylvestris* L. в Центральной Сибири в естественных условиях и в опыте, имитирующем влияние длительно-сезонной или вечной мерзлоты, почвенной засухи и корневой гипоксии, сопутствующей заболачиванию, с целью выявления адаптивных изменений состава этих метаболитов в условиях стресса. Все виды стрессовых воздействий изменяют общее содержание свободных аминокислот в тканях различных морфологических частей дерева: охлаждение корневой системы вызывает депонирование свободных аминокислот в надземной части дерева, водный дефицит стимулирует накопление аминокислот в лубе корней, затопление снижает уровень аминокислот во всех тканях. Под действием различных стрессоров изменяется соотношение в группе аминокислот, метаболическим предшественником которых является глутаминовая кислота (γ -аминомасляная (ГАМК), пролин, аргинин, цитруллин и орнитин). Холодовой стресс в ризосфере вызвал накопление ГАМК в период оттаивания почвы в хвое и в стволе, но не в корнях. Умеренный дефицит влаги не оказал влияния на уровень ГАМК, затопление вызвало накопление ГАМК лишь в молодой хвое. Максимальные превышения над контролем отмечены для суммы аргинина и его метаболических предшественников цитруллина и орнитина. Группа этих соединений может рассматриваться как стрессовые метаболиты для сосны обыкновенной, но специфичность депонирования этих аминокислот при водном стрессе требует дополнительных доказательств. Поскольку аккумуляция пролина обнаруживается в отдельные сроки наблюдений в разных тканях под влиянием всех исследуемых стрессоров, специфичность пролина как индикатора водного стресса в тканях сосны обыкновенной спорна. Нарушение донорно-акцепторных связей в опыте с охлаждением приводит к накоплению аминокислот в лубе ствола, при засухе - в лубе корней.

Key words: засуха/затопление/охлаждение/свободные аминокислоты/сосна обыкновенная.

В естественных условиях произрастания процессы роста в высоту и по диаметру древесных растений, определяющие уровень их продуктивности, лимитируются экологическими факторами, пороговые значения которых создают стрессовые ситуации, негативно влияющие на эти процессы. Для Сибири наиболее актуально действие холодного, гипоксического и водного стрессов, постоянно действующих на древесные растения в северных широтах, заболоченных местообитаниях или в засушливых регионах на

юге. Изучение реакции древесных растений на стрессовые ситуации в контролируемых условиях осложняется их крупными габаритами. Модельные опыты, проводимые в контейнерных культурах с сеянцами, не всегда адекватно отражают условия, складывающиеся в естественных древостоях.

Как было нами показано ранее, стрессовые воздействия существенно влияют на морфологические характеристики деревьев, изменяя размеры побегов, хвои, ширину

годового кольца древесины и размеры составляющих его элементов (Судачкова и др., 2005). Морфологическим изменениям сопутствует (или предворяет последние) формирование стрессового метаболизма, обнаруживаемого по изменению концентраций обычных или появлению новых метаболитов. К стрессовым метаболитам наряду с низкомолекулярными углеводами и полиаминами относятся аминокислоты, функции которых состоят в защите трехмерной конформации белков и структуры биомембран, оптимизации внутриклеточного значения pH, осуществлении осморегуляции (Schlee, 1986). Широко известна способность отдельных аминокислот накапливаться в тканях растений в ответ на стрессовые воздействия (Бритиков, 1975, Шевякова, 1983), что побудило исследователей пытаться использовать эти соединения в качестве индикаторов стрессового состояния растений. До сих пор остается дискуссионным вопрос о специфичности изменений в составе свободных аминокислот в ответ на определенный тип стрессовых воздействий, что и определяет их индикаторные возможности.

Конкретная задача нашей работы состояла в проведении натурных опытов в естественных молодняках сосны обыкновенной, имитирующих влияние длительно-сезонной или вечной мерзлоты, почвенной засухи и корневой гипоксии, сопутствующей заболачиванию, с целью выявления адаптивных изменений состава свободных аминокислот.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования был 8-13-летний самосев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Центральной Сибири (Емельяновский район Красноярского края) в сосняке бруснично-разнотравном на дерново-подзолистой почве в подзоне южной тайги в естественных условиях. Были проведены опыты с охлаждением корневой системы, искусственной засухой и затоплением. В опыте с охлаждением корневой системы оттаивание почвы было задержано на два месяца путем сохранения снежного покрова под теплоизоляционным слоем. В эксперименте, имитирующем почвенную засуху, опытный участок изолировали от поступления осадков и внутрипочвенного стока. Гипоксический стресс имитировали путем затопления емкости площадью 30 м² из гидроизоляционного материала с заранее пересаженным в нее самосевом сосны, в контрольной емкости влажность поддерживали близкой к естественной. Количество деревьев на каждом из контрольных и опытных участков было не менее 50. В течение вегетационного периода в опыте с охлаждением

образцы брали 5 раз, в опытах с засухой и затоплением по 3 раза. В каждый срок с контрольных и опытных участков отбирали по 5 деревьев, а в последний срок - 10. С каждого дерева собирали хвою текущего и прошлого года с трех верхних мутовок, вырезали образцы луба ствольной части и скелетных корней. Из полученного материала составляли средний образец, измельчали и использовали в анализе. Для определения свободных аминокислот навески ткани экстрагировали 80% этанолом, экстракт выпаривали, растворяли в воде, растворимые белки осаждали хлороформом, очищенный экстракт освобождали от углеводов на колонке с катионитом КУ-2, элюат концентрировали и проводили определение на аминокислотном анализаторе ААА-339. Содержание аминокислот рассчитывали в мг на г абсолютно сухого вещества ткани.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В эксперименте с охлаждением положительная температура на глубине 20 см была зафиксирована 15 июля, т.е. процесс оттаивания почвы был задержан на 2,5 месяца, вследствие чего погибло около 30 % опытных деревьев, температура почвы после оттаивания постепенно увеличивалась, но не превысила 8°C до конца вегетации, в контроле максимальная температура почвы в августе достигала 17° С. В засушнике в среднем за сезон влажность корнеобитаемого слоя почвы была ниже на 35%, на затопленном участке - выше на 45% по сравнению с контролем, что превышало полную влагоемкость (рис.1).

Все виды стрессовых воздействий отразились на уровне свободных аминокислот в различных морфологических структурах дерева. Наибольший эффект вызвало охлаждение корневой системы. Сумма свободных аминокислот в хвое деревьев перед оттаиванием почвы увеличилась в 7 раз, в лубе ствола - в 3 раза, в корнях уменьшилась в 2 раза. По мере повышения температуры почвы пик аминокислот перемещается из хвои в ствол и к осени превышает контроль лишь в 1,3- 1,8 раза (рис.2, А). Засуха вызвала существенное повышение содержания аминокислот в корнях, к концу вегетации отмечено превышение над контролем в хвое текущего года и лубе ствола, в хвое прошлого года в течение всей вегетации уровень свободных аминокислот ниже контрольного (рис. 2, Б). Затопление привело к существенному снижению содержания аминокислот во всех тканях в течение всего периода наблюдений за исключением одного срока в лубе ствола (рис. 2, В).

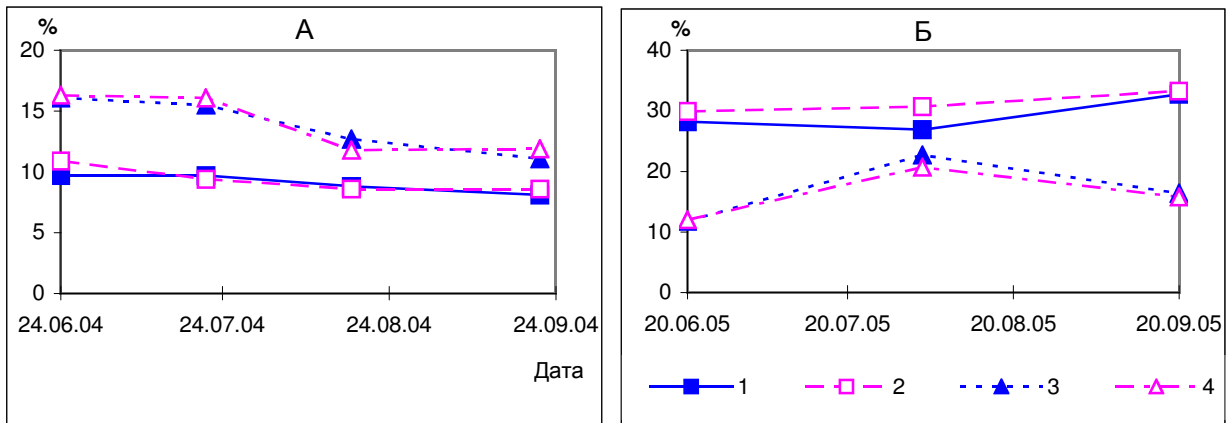


Рис.1. Влажность почвы в опыте с дефицитом влаги (А) и затоплением (Б), %. 1 – глубина 10 см опыт, 2 – глубина 30 см опыт, 3 – глубина 10 см контроль, 4 – глубина 30 см контроль.

Примечательно, что в составе свободных аминокислот доля непротеиногенных составляет от 25 до 54%, максимальное содержание этих соединений обнаружено в лубе ствола, минимальное – в хвое текущего года. Холодовой стресс в сравнении с водным и гипоксическим отличается существенными изменениями в соотношении аминокислот, связанных своим происхождением с глутаминовой кислотой (γ -аминомасляная (ГАМК), пролин, аргинин и его метаболитические предшественники цитруллин и орнитин) (рис.3.,А). В период пребывания корневой системы в замерзшей почве при температуре -3 – -4°C отмечается минимальный уровень этих соединений в хвое, в сумме не превышающий 35%. Перед оттаиванием

почвы доля этой группы в составе свободных аминокислот в хвое составляет 73%, в том числе свыше 65% приходится на аргинин, цитруллин и орнитин, содержание ГАМК и глутамата – минимально. В корнях в этот же период семейство глутаминовой кислоты также составляет 73% от суммы, но на долю аргинина и его предшественников приходится 5,5%, а доля ГАМК достигает 64%. До оттаивания почвы в хвое наблюдается аккумуляция α -аминоадипиновой кислоты. После оттаивания почвы в хвое повышается содержание аспарагиновой кислоты и продукта ее декарбоксилирования β -аланина, и снижается концентрация α -аминоадипиновой кислоты.

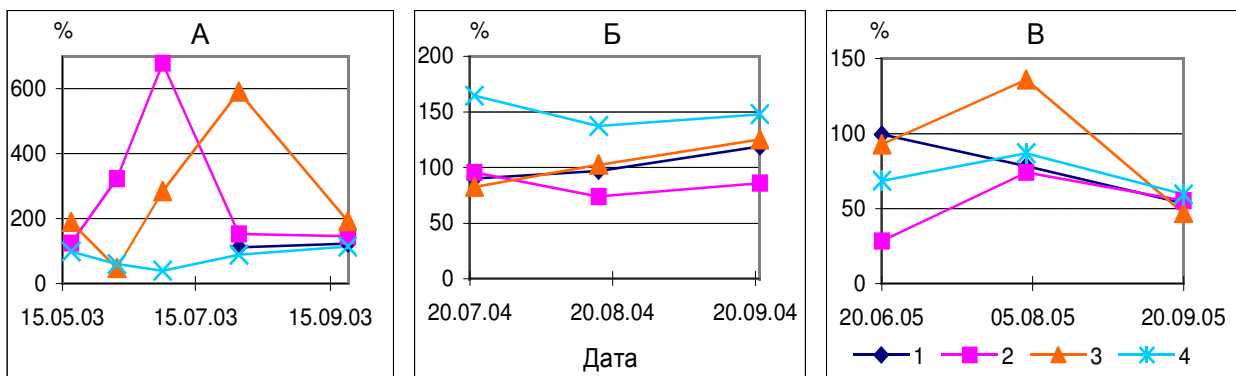


Рис. 2. Влияние охлаждения (А), дефицита влаги (Б) и затопления (В) на содержание свободных аминокислот в тканях сосны обыкновенной, % к контролю. 1- хвоя текущего года, 2 – хвоя прошлого года, 3 – луб ствола, 4 – луб корней.

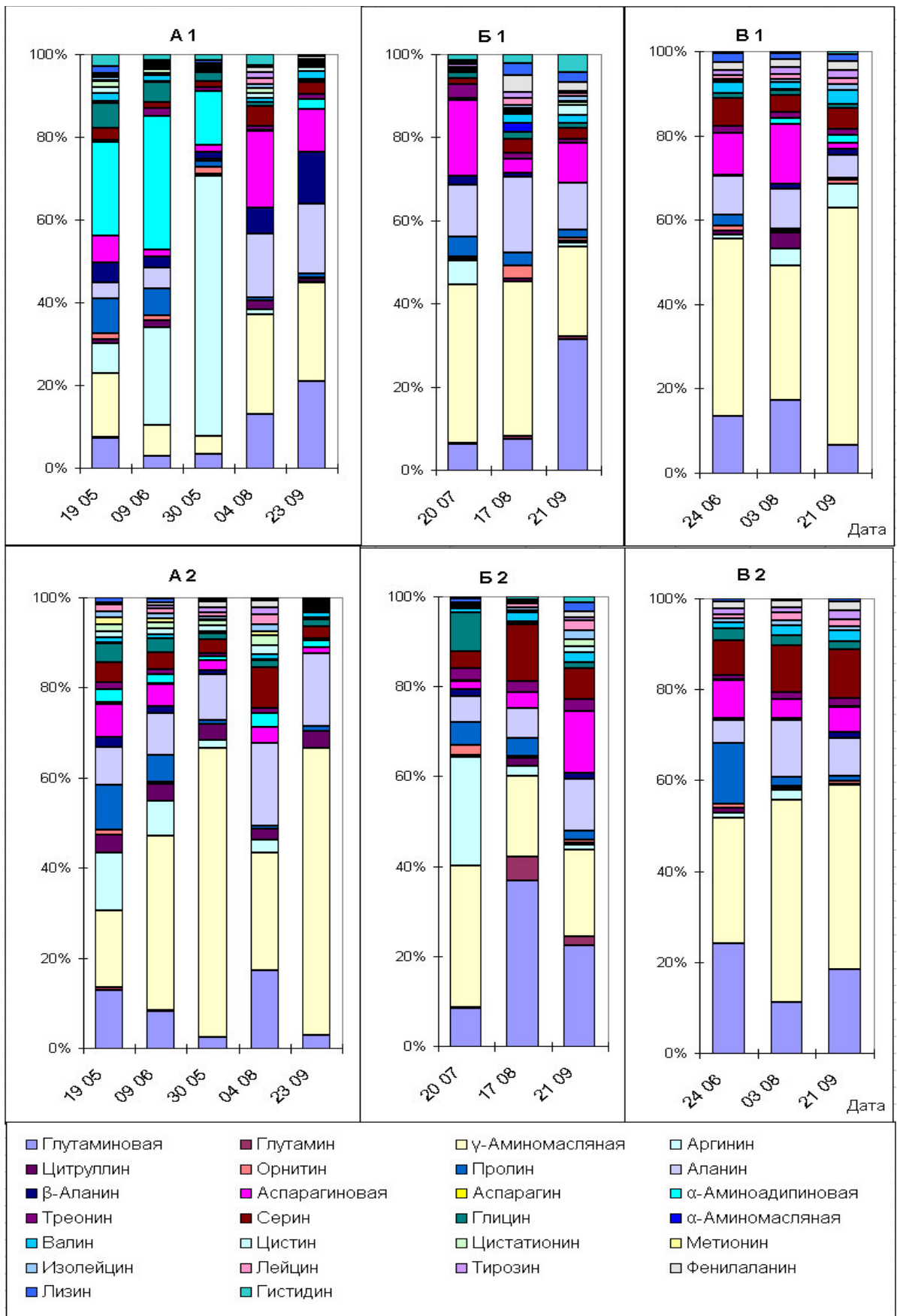


Рис. 3. Состав свободных аминокислот в тканях хвои (1) корней (2) сосны обыкновенной под влиянием охлаждения (А), засухи (Б) и затопления (В) ризосферы.

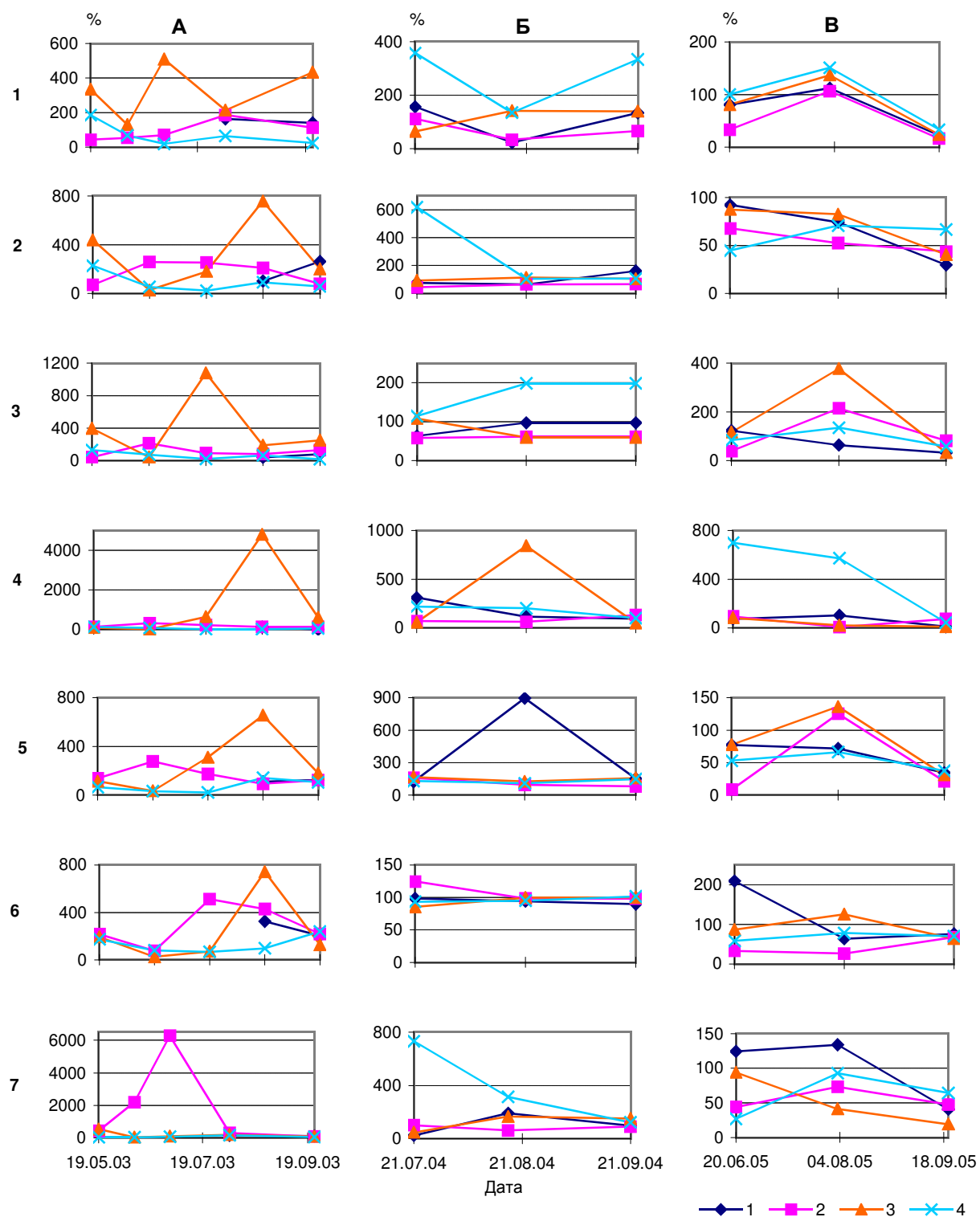


Рис. 4. Динамика содержания аспарагиновой кислоты (1), серина (2), аланина (3), глутаминовой кислоты (4), ГАМК (5), пролина (6) и аргинина с его метаболитическими предшественниками (7) под влиянием охлаждения (А), засухи (Б) и затопления (В) в ризосфере, % к контролю. 1- хвоя текущего года, 2 – хвоя прошлого года, 3 – луб ствола, 4 – луб корней.

Под влиянием дефицита влаги в ризосфере в течение вегетации в прошлогодней хвое увеличивается доля глутаминовой кислоты и снижается доля аргинина, ГАМК и пролина, в корнях, непосредственно являющихся мишенью действия водного стресса, эта закономерность сохраняется для аргинина, ГАМК и пролина, а содержание глутаминовой кислоты сначала возрастает, как и в хвое, но к осени резко снижается (рис.3, Б). В варианте опыта с затоплением в течение всего опыта как в хвое, так и в корнях преобладает ГАМК (рис. 3, В).

Сравнение содержания аминокислот, преобладающих в составе тканей опытных растений, с контрольными, показывает, что наибольшие изменения при охлаждении наблюдаются в лубе ствола, где превышение над контролем после оттаивания почвы для аспарагиновой кислоты достигает 5-кратной величины, для ГАМК и аланина - 6-кратной, глутаминовой кислоты - 10-кратной, а для пролина 46-кратной (рис.4, А). Перед оттаиванием почвы отмечено 60 - кратное возрастание доли аргинина и его предшественников. Орнитин, цитруллин и аргинин объединены в одну группу, поскольку связаны взаимопревращениями в орнитиновом цикле в растениях (Micallef, Shelp 1989).

В опыте с дефицитом влаги содержание свободных аминокислот подвержено наибольшему изменению в лубе корней, где установлено увеличение содержания пролина и глутаминовой кислоты в 2 раза, аспарагиновой кислоты в 3,5 раза, серина - в 6 раз и аргинина с предшественниками в 7,5 раза. В августе отмечено также более чем 8-кратное возрастание пролина в лубе ствола и аланина в молодой хвое (рис.4, Б).

Затопление вызвало повышение содержания пролина в 7 раз в лубе корней и глутаминовой кислоты в стволе в 3,7 раза (рис.4, В). Для аспарагиновой кислоты, аланина и аргинина это превышение по отношению к контролю составляло не более 20-50 %. Поскольку общее содержание аминокислот в опыте с затоплением значительно ниже контроля (рис. 2, В), даже такое превышение следует считать существенным.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали результаты исследования, все виды стрессовых воздействий изменяют общее содержание свободных аминокислот в тканях различных морфологических частей дерева: охлаждение корневой системы вызывает депонирование свободных аминокислот в надземной части дерева, водный дефицит стимулирует накопление аминокислот в лубе корней, затопление снижает уровень аминокислот во всех тканях. Доля непротеиногенных в составе свободных аминокислот в зависимости от типа и интенсивности стрессового воздействия

варьирует от 25 до 54%. Максимальное содержание непротеиногенных аминокислот обнаружено в лубе стволов во всех вариантах опыта.

Значительная часть пула свободных аминокислот в тканях сосны представлена группой аминокислот, включающей глутаминовую кислоту и соединения, для которых она служит метаболическим предшественником: глутамин, ГАМК, пролин, орнитин, цитруллин, аргинин. Глутамин в этом ряду представлен очень низкими концентрациями. Из этой группы в качестве стрессовых метаболитов наиболее широко обсуждаются функции ГАМК и пролина.

ГАМК - непротеиногенная аминокислота, постоянно обнаруживаемая в тканях растений, иногда в концентрациях значительно превышающих концентрации свободных протеиногенных аминокислот. Неоднократно отмечалось накопление ГАМК в растениях в ответ на различные стрессовые воздействия: гипоксию, дефицит воды и минерального питания, радиацию, холод, механические повреждения (Satya Narayan, Nair, 1990; Bown, Shelp, 1997; Измайлов, 1986; Wallace et al., 1984). Предполагается функция ГАМК в растениях в качестве сигнальной молекулы по аналогии с ее функциями в организме животных (Kinnery, Lin, 2000). Основным источником синтеза ГАМК в растениях - глутаминовая кислота. Синтез ГАМК из глутамата стимулируется увеличением концентрации H^+ в цитозоле или уровня Ca^{2+} , которые увеличивают активность глутаматдекарбоксилазы. Выход Ca^{2+} в цитозоль происходит по каналам, локализованным в мембранах плазмы или в тонопласте. Открытие этих каналов происходит в ответ на холодовый шок или механическую стимуляцию (Bown, Shelp, 1997; Shelp et al., 1999). Холодовой стресс в ризосфере в нашем опыте вызвал накопление ГАМК перед оттаиванием почвы и после него в хвое и в стволе, но не в корнях. Умеренный дефицит влаги, достигнутый в нашем опыте, не оказал влияния на уровень ГАМК, хотя у других видов (тыква) отмечается накопление ГАМК при засухе (Oda et al., 1990). Классический пример стрессовой реакции на гипоксию и аноксию - накопление ГАМК (Streeter, Tompson, 1972; Aurisano et al., 1995). В нашем опыте с затоплением ризосферы сосны обыкновенной содержание ГАМК в молодой хвое увеличилось в 2 раза по сравнению с контролем лишь в первый срок с последующим существенным снижением. Это является следствием снижения общего количества свободных аминокислот. Действительно, содержание ГАМК почти во всех тканях ниже контроля по абсолютной величине. Но если вычислить долю ГАМК в % от суммы свободных аминокислот в опыте и контроле, то становится очевидным, что доля ГАМК в опыте или находится на уровне контроля, или

превышает его, особенно в молодой хвое. Таким образом, 4-месячное затопление корневой системы не вызвало существенного накопления ГАМК в тканях сосны, за исключением хвои

текущего года. Из всех видов стрессовых воздействий максимальное накопление ГАМК обнаруживается при охлаждении корневой системы.

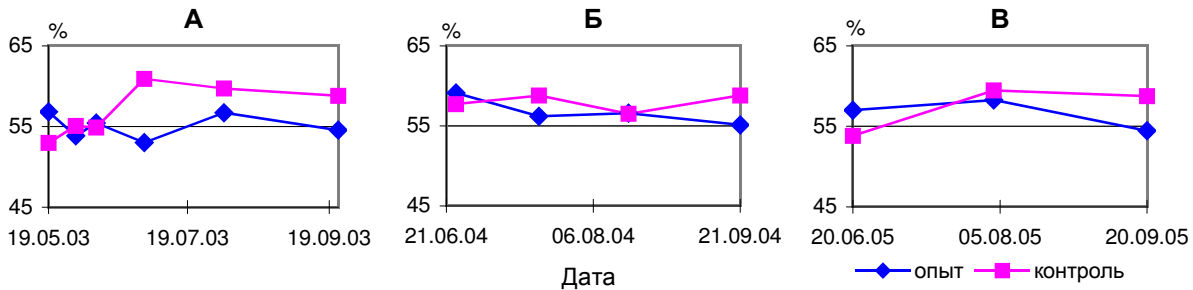


Рис.5 Динамика влажности хвои прошлого года в условиях охлаждения (А), засухи (Б) и затопления (В) ризосферы сосны обыкновенной, % к абс. сухому веществу ткани

Долгое время общепризнанным считалось специфическое накопление пролина в тканях растений в ответ на засуху и засоление (Stewart, Larcher, 1980; Бритиков, 1975; Судачкова и др., 1997; Raymond, Smirnoff, 2002), но постепенно накопились доказательства аккумуляции свободного пролина при холодовом стрессе (Chu et al., 1974, Gates et al., 1971), а также при других видах стресса (Барахтенова, 1991). Позже была подтверждена защитная роль пролина при холодовом стрессе (Gleeson et al., 2004),

В нашем опыте с охлаждением корневой системы концентрация пролина в хвое в момент наибольшей продолжительности холодового воздействия (перед оттаиванием почвы) превышала концентрацию в контроле в 2 раза. Судя по влажности хвои, в этот период опытные растения испытывали водный дефицит (рис. 5, А)

Существенное снижение влажности хвои отмечено также в опыте с затоплением в конце вегетации (рис.5, В). При этом содержание пролина в хвое было значительно ниже, чем в контроле, в корнях же превышение над контролем в течение опыта изменялось с 7-кратной до 2-кратной величины. Очевидно, что гипоксический и холодовой стрессы в ризосфере сопровождаются водным дефицитом в хвое, и в опыте с имитацией засухи влажность хвои была выше, чем в опыте с охлаждением до оттаивания почвы, что свидетельствует об умеренном водном дефиците в этом варианте (рис. 5, Б).

В условиях почвенной засухи обнаружено повышение концентрации пролина в корнях эвкалипта (Shvaleva et al., 2005), ели черной, ели голубой и сосны Банкса (Суг et al., 1990), сосны обыкновенной (Судачкова и др., 1990). Но во всех указанных случаях наряду с пролином

накапливаются и другие аминокислоты. В целом, относительно пролина как индикатора водного стресса у древесных растений данные противоречивы, в одних экспериментах фиксируется повышенное содержание этой аминокислоты, в других отмечается преобладание аргинина (Судачкова и др., 1997).

В нашем опыте содержание пролина увеличивалось при засухе в корнях в июле и августе вдвое по сравнению с контролем (рис. 4, Б 6). Такой же уровень превышения над контролем был зафиксирован для глутаминовой кислоты в августе и сентябре, отмечено более чем трехкратное увеличение концентрации аспарагиновой кислоты в июле и сентябре, но максимальные значения превышения в июле (в 7 раз) и августе (в 3 раза) обнаруживаются для группы аминокислот, в которую входят аргинин и его метаболитические предшественники цитруллин и орнитин.

Как было показано на различных объектах: семенах сосны обыкновенной в условиях естественной засухи (Судачкова и др., 1996) и в суспензионной культуре сладкого картофеля, подвергнутой осмотическому стрессу (Wang et al., 1999), концентрация пролина в ткани или клетке, несмотря на многократное увеличение, настолько низка, что не может выполнять осморегулирующую функцию. Не исключено, что интенсивность аккумуляция аланина, пролина, оксипролина и глицина при водном дефиците может изменяться вследствие использования этих аминокислот на синтез соответствующих бетаинов, известных своими осморегулирующими свойствами (Hanson et al., 1994).

Особый интерес представляет группа аминокислот, функционирующих в орнитинном

цикле: аргинин, орнитин и цитруллин, две последние непротеиногенные. Эти аминокислоты выполняют функции аккумуляции аминного азота, освобождающегося при распаде белков в стрессовых условиях, являются метаболическими предшественниками полиаминов, выполняющих защитные функции при водном дефиците и других видах стресса (Liu et al., 2007). В настоящее время обсуждается сигнальная функция стрессовых аминокислот в растениях. Аргинин в стрессовых условиях является источником NO, участвующего в передаче стрессового сигнала (Durzan, 2002). Следует отметить, что аргинин поглощается корнями хвойных и служит не менее эффективным источником азота, чем неорганические соединения (Öhlund, Näsholm, 2001).

Накопление аргинина в побегах ели черной отмечено в ответ на краткосрочный (8 час) холодовой стресс (Odlum et al., 1993). Аккумуляция аргинина при засухе зафиксирована в побегах лиственницы сибирской и сосны обыкновенной (Судачкова и др., 1996). В эксперименте с очень жестким водным дефицитом в корнях дикого арбуза, устойчивого к засухе, отмечалось увеличение концентрации цитруллина в 40 раз и аргинина в 20 раз, уровень пролина при этом оставался неизменным (Kawasaki et al., 2000). Увеличение концентрации аргинина зафиксировано также у лядвенца болотного под действием засухи (Diaz et al, 2005).

Длительное пребывание корней в замерзшей и сильно охлажденной почве вызывает в хвое 60-кратное по сравнению с контролем увеличение концентрации аргинина и его метаболических предшественников цитруллина и орнитина, обогащенных азотом, что свидетельствует об избытке этого элемента. Избыток аминного азота может быть причиной резкого возрастания содержания непротеиногенных аминокислот α -аминоадипиновой кислоты и β -аланина, которые в обычных условиях являются минорными соединениями в составе свободных аминокислот. Увеличение концентрации аргинина сопровождается снижением доли глутаминовой кислоты и ГАМК.

Водный дефицит, достигнутый в нашем опыте, судя по влажности почвы, был умеренным, тем не менее он вызвал накопление аргинина в лубе корней и ствола. Ранее было показано, что аккумуляция аргинина увеличивается по мере усиления водного дефицита (Sudachkova et al., 2002). Затопление инициировало накопление аргинина в молодой хвое. Из сказанного очевидно, что аргинин и его предшественники могут рассматриваться как стрессовые метаболиты. Полученные нами данные пока не позволяют утверждать, что аккумуляция аргинина представляет собой специфическую реакцию на какой-то определенный стрессор, поскольку этот процесс зафиксирован для отдельных тканей во

всех вариантах опыта. Под действием охлаждения интенсивность аккумуляции оказалась выше, что может быть связано или с физиологической засухой (и тогда это доказательство специфичности реакции на водный дефицит), или с нарушением корне-листных связей, сопровождающимся накоплением аминокислот в надземной части из-за распада белка и нарушения транспорта (тогда это - проявление защитной функции по утилизации избытка аминного азота). Нарушение донорно-акцепторных связей наиболее четко проявляется в опыте с охлаждением. Сравнивая динамику свободных аминокислот при разных типах стресса можно отметить, что охлаждение приводит к накоплению аминокислот в лубе ствола, засуха - в лубе корней.

Таким образом, очевидно, что под действием различных стрессоров происходят изменения соотношений в группе аминокислот, метаболическим предшественником которых является глутаминовая кислота. По-видимому, все участники этой группы полифункциональны, и в зависимости от типа и интенсивности стресса проявляются те или иные метаболические, защитные и сигнальные свойства отдельных соединений. Поскольку они связаны в единую систему возможностью взаимопревращений, при изучении стрессовых реакций следует рассматривать динамику всех соединений, входящих в эту группу.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 07-04-00199 и ККФН-РФФИ 07-04-96816

ЛИТЕРАТУРА

- Бархатенова, Л.А. (1991) Диагностика устойчивости сосновых лесов при техногенном загрязнении. *Сиб. биол. журн. Изв. СО АН СССР*, 6, 46-55
- Бритиков, Е.А. (1975).- Биологическая роль пролина. М.: Наука.- 87 с.
- Измайлов, С.Ф. (1986).- Азотный обмен в растениях. М.:Наука.- 320 с.
- Судачкова, Н.Е., Милютин, И.Л., Кудашова, Ф.Н., Семенова, Г.П., Кожевникова Н.Н. (1996) Влияние засухи на состав свободных аминокислот в тканях сосны обыкновенной и лиственницы сибирской. *Лесоведение* , 3, 57-67.
- Судачкова, Н.Е., Милютин, И.Л., Романова, Л.И., Семенова, Г.П. (2005) Влияние низкой температуры почвы на морфогенез вегетативных органов *Pinus sylvestris* (Pinaceae). *Бот. журн.*, 90, 1436-1444.
- Судачкова, Н.Е., Милютин, И.Л., Семенова, Г.П., Кожевникова, Н.Н. (1990) Влияние экологических стрессов на состав

- метаболитов в сеянцах сосны обыкновенной *Лесоведение*, 4, 40-44.
- Судачкова, Н.Е., Шейн, И.В., Романова, Л.И. и др. (1997) Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск: Наука, Сибирское предприятие РАН, 174 с.
- Шевякова, Н.И. (1983) Метаболизм и физиологическая роль пролина в растениях при водном и солевом стрессе. *Физиол. раст.*, 30, 768-783.
- Aurisano, N., Bertani, A. and Reggiani, R. (1995) Anaerobic accumulation of 4-aminobutyrate in rice seedlings; causes and significance. *Phytochemistry*, 38, 1147-1150.
- Bown, A.W. and Shelp, B.J. (1997) The metabolism and function of gamma- aminobutyric acid. *Plant Physiol.*, 115, 1-5.
- Chu, T.M., Aspinall, D. and Paleg, L.G. (1974) Stress metabolism. VI. Temperature stress and the accumulation of proline in barley and radish. *Austral. J. Plant Physiol.*, 1, 87-97.
- Cyr, D. R., Buxton, G. F., Webb, D. P. and Dumbroff E.B. (1990) Accumulation of free amino acids in the shoots and roots of three northern conifers during drought. *Tree Physiol.*, 6, 293-303.
- Diaz, P., Borsani, O., Marquez, A. and Monza, J. (2005) Nitrogen metabolism in relation to drought stress responses in cultivated and model Lotus species. *Lotus Newsletter*, 356, 83-92.
- Durzan D. J. (2002) Stress-induced nitric oxide and adaptive plasticity in conifers. *J. For. Sci.*, 48, 281-291.
- Gates, C.T., Williams, W.T. and Court, R.D. (1971) Effect of droughting and chilling on maturation and chemical composition of Townsville Stilo (*Stylosanthes humilis*). *Aust. J. Agricult. Res.*, 22, 369-381.
- Gleeson, D., Lelu-Walter, M.A. and Parkinson, M. (2004) Influence of exogenous proline on embryogenic cultures of larch (*Larix leptoeuropaea* Dengler.), spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) and oak (*Quercus robur* L.) subjected to cold and salt stress. *Ann.For.Sci.*, 61, 125-128.
- Hanson, A.D., Rathinasapathi, B., Rivoal, J., Burnet M., Dillon M.O. and Gage D.A. (1994) Osmoprotective compounds in the Plumbaginaceae: a natural experiment in metabolic engineering of stress tolerance *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, 91, 306-310.
- Kawasaki, S., Chikahiro, M., Kohchi, T., Fujii, S., Uchida, M. and Yokota, A. (2000) Responses of wild watermelon to drought stress accumulation of an ArgE homologue and citrulline in leaves during water deficit. *Plant Cell Physiol.*, 41, 864-873.
- Liu, J-H., Kitashiba, H., Wang, J., Ban, Y. and Moriguchi, T. (2007) Polyamines and their ability to provide environmental stress tolerance to plants. *Plant Biotech.*, 24, 117-126.
- Kinnersley, A.M. and Lin, F. (2000) Receptor modifiers indicate that 4-aminobutyric acid (GABA) is a potential modulator of ion transport in plants. *Plant Growth Regul.*, 32, 65-76.
- Micallef, B.J. and Shelp, B.J. (1989) Arginine metabolism in developing soybean cotyledons. II. Biosynthesis. *Plant Physiol.*, 90, 631-634.
- Oda, A., Shimizu, M., Kuroha, T. and Satoh, S. (1990) Induction of xylem sap methylglycine by drought and rewatering treatment and its inhibitory effect on the growth and development of plant organs. *Physiol. Plant.*, 6, 293-303.
- Odlum, K.D, Blake, T.J., Kim, Y.T. and Glerum, C. (1993) Influence of photoperiod and temperature on frost hardiness and free amino acid concentrations in black spruce seedlings. *Tree Physiol.*, 13, 275-282.
- Öhlund, J. and Näsholm, T. (2001) Growth of conifer seedlings on organic and inorganic nitrogen sources. *Tree Physiol.*, 21, 1319-1326.
- Raymond, M.J. and Smirnoff, N. (2002) Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential. *Ann. Bot.*, 89, 813-823.
- Satya Narayan, V. and Nair, P. M. (1990) Metabolism, enzymology and possible roles of 4-aminobutyrate in higher plants. *Phytochemistry*, 29, 367-375.
- Schlee, D. (1986) Wirkung von abiotischen Stressoren auf Proteinabbau und Proteinsynthese in höheren Pflanzen. *Biol. Rundsch.*, 24, 293-313
- Shelp, B.J., Bown, A.W. and McLean, M. D. (1999) Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid. *Trends Plant Sci.*, 4, 446-452.
- Shvaleva, A.L., Costa, E., Silva, F., Breia, E., Jouve, L., Hausman, J.F., Almeida, M.H., Maroco, J.P., Rodrigues, M.R., Pereira, J.S. and Chaves, M.M. (2005) Metabolic responses of water deficit in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought sensitivity. *Tree Physiol.*, 26, 239-248.
- Stewart, G.R. and Larcher, F. 1980 Accumulation of amino acids and related compounds in relation to environmental stress. In Mifflin, B. J. (ed.), *The Biochemistry of plants*. N.Y., Academic Press, pp 609- 635.
- Streeter, J. G. and Thompson, J. F. (1972) Anaerobic accumulation of γ -aminobutyric acid and alanine in radish leaves (*Raphanus sativus* L.). *Plant Physiol.*, 49, 572-578.
- Sudachkova, N.E., Milyutina, I.L. and Semenova, G.P. (2002) Influence of water deficit on contents of carbohydrates and nitrogenous compounds in *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. tissues. *Eurasian J. For. Res.*, 4, 1-11.

- Wallace, W., Secor, J. and Schrader, L.E. (1984)
Rapid accumulation of gamma-aminobutyric acid and alanine in soybean leaves in response to an abrupt transfer to lower temperature, darkness, or mechanical manipulation. *Plant Physiol.*, 75, 170-175.
- Wang, H.L., Lee, P.D., Liu, L.F. and Su, J.C. (1999)
Effect of sorbitol induced osmotic stress on the changes of carbohydrate and free amino acid pools in sweet potato cell suspension cultures. *Bot. Bull. Acad. Sin.*, 40, 219-225.