

УДК 582.475:630*322.4:630*160.22

СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА, БОРА И АМИНОКИСЛОТ В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПРИ РЕГУЛЯЦИИ АЗОТНОГО И БОРНОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ

Н. П. Чернобровкина, Е. В. Робонен

Институт леса Карельского научного центра РАН

Исследовано содержание азота, бора и свободных аминокислот в хвое сеянцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в связи с различным обеспечением азотом и бором. Выявлены особенности взаимного влияния азота и бора на аминокислотный состав хвои. Содержание бора в хвое сеянцев повышалось в соответствии с дозами борной кислоты, внесение азота снижало уровень бора в хвое. Высокая доза азота и оптимальная бора повышали содержание общего, белкового азота и суммы свободных аминокислот в хвое. При внесении азота на трех фонах борного обеспечения повышался уровень преимущественно аргинина, а также орнитина и лизина, в условиях дефицита бора содержание в хвое ОН-лизина, глутаминовой и аспарагиновой кислот, аланина, серина, треонина, пролина и метионина увеличивалось, а в условиях оптимального борного обеспечения – сокращалось. Оптимизация борного питания сеянцев приводила к повышению суммы свободных аминокислот в хвое в условиях низкого фона азота за счет глутамата, аспартата, аланина и ОН-лизина, а в условиях высокого фона азота – преимущественно за счет аргинина. Уровень фенилаланина и тирозина в последнем варианте также повышался, а всех остальных аминокислот – снижался. При высокой дозе борной кислоты на двух фонах азотного питания отмечались снижение или тенденция к снижению содержания всех форм азота и большинства свободных аминокислот в хвое за исключением цистеина на низком и пролина на высоком фоне азотного обеспечения.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; сеянцы; азот; бор; аминокислоты.

N. P. Chernobrovkina, E. V. Robonen. NITROGEN, BORON AND AMINO ACID LEVELS IN THE NEEDLES OF SCOTS PINE SEEDLINGS WITH CONTROLLED NITROGEN AND BORON SUPPLY

The content of nitrogen, boron and free amino acids were studied in needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings as related to variations in nitrogen and boron availability. Interrelated effects of nitrogen and boron on the amino acid composition in needles were identified. Boron content in needles rose in line with boric acid dosage, and application of nitrogen reduced boron levels in needles. The high nitrogen and the optimal boron doses enlarged the content of total and protein nitrogen and total free amino acids in needles. Nitrogen applications in combination with three different levels of boron availability mainly raised arginine levels, but also promoted the content of ornithine and lysine. The content of OH-lysine, glutamic and aspartic acids, alanine, serine, threonine, proline and methionine in needles increased when boron was deficient, and rose when boron supply was optimal. Optimization of boron nutrition in low nitrogen settings raised total free amino acid content in needles owing to a rise in glutamic and aspartic acids, alanine and OH-lysine,

whereas in high nitrogen settings the rise was mainly owing to arginine. Phenylalanine and tyrosine levels in the latter case also rose, but the levels of the rest of amino acids declined. Application of the high dose of boric acid against two nitrogen backgrounds induced a reduction or a downward trend in the content of all forms of nitrogen and a majority of free amino acids in needles, except for cysteine in a simultaneous low- and proline in a high nitrogen treatment.

Key words: *Pinus sylvestris*; seedlings; nitrogen; boron; amino acids.

Введение

Исследование путей биосинтеза биологически активных веществ в растениях и воздействия на них регулированием различных факторов позволяет модифицировать их состав и количество в растительном сырье. Увеличивая содержание отдельных аминокислот в растениях, можно получить растительный материал с новыми свойствами, повысить питательную ценность полученных из него продуктов, улучшить защиту растений от вредителей [Dudareva et al., 2013]. Древесная зелень, обогащенная аргинином путем регуляции минерального питания хвойных растений, предложена для получения фармацевтических и питательных субстанций [Патент ..., 2014а, б]. Было показано, что высокая доза азота и оптимальная – бора могут в десятки раз повышать содержание аргинина у хвойных растений [Чернобровкина и др., 2010, 2013]. При этом изменяется и количественный состав других аминокислот в хвое. Представляло интерес выявление взаимного влияния азота и бора на аминокислотный состав хвои. Целью данной работы было сравнительное исследование влияния оптимальной и высокой дозы бора на аминокислотный состав хвои сосны обыкновенной в условиях двух фонов азотного питания – низкого и высокого. Исследования в данном направлении необходимы как в целях выявления ответной реакции хвойного растения на воздействие элементов питания, которые являются дефицитными в условиях Фенноскандии, так и для разработки биотехнологии повышения содержания аргинина и других аминокислот

у хвойных растений путем регуляции азотного и борного обеспечения.

Объекты и методы исследований

Объектом исследования были двухлетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (450 шт./м²), которые выращивали в лесном питомнике «Вилга», расположенном в южной части Карелии. Супесчаные почвы питомника характеризовались оптимальной для роста хвойных растений кислотностью (рН 5,1). Содержание макро- и микроэлементов составляло: общего азота – 0,12 % от массы сухой почвы, фосфора – 0,45, калия – 0,31, кальция – 0,42, бора – 0,0008, меди – 0,009, марганца – 0,027, цинка – 0,005, кобальта – 44×10^{-4} и молибдена – 4×10^{-5} % от массы сухой почвы.

В мае 2006 года было заложено шесть вариантов опыта (табл. 1). Для каждого варианта выбраны изолированные участки площадью 1,5 м² в трех повторностях. Азот в виде нитрата аммония в дозе 6 г*м⁻² вносили в почву согласно плану эксперимента (см. табл. 1) трижды за период вегетации, за неделю до подкормки сеянцев бором. Бор в виде борной кислоты в дозах 0,1 г*м⁻², 0,3 г*м⁻² и 10 г*м⁻² вносили в первую, вторую декаду июня и во вторую декаду июля. За контроль был принят вариант, в котором азот и бор в почву не вносили.

В течение вегетационного периода проводили рыхление и полив почвы. Спустя неделю после проведения последней подкормки сеянцы отбирали для определения биомассы органов и анализа содержания азота, бора и свободных аминокислот в хвое. Данные по

Таблица 1. Варианты внесения в почву азота и бора

Вариант	NH ₄ NO ₃ , г м ⁻² д. в.	H ₃ BO ₃ , г м ⁻²
Контроль, B0N0	0	0
B0.1N0	0	0,1 *
B10N0	0	10 ***
B0N6	6	0
B0.3N6	6	0,3 **
B10N6	6	10

Примечание. *Оптимальная для роста сеянцев сосны доза борной кислоты на низком фоне азота, **оптимальная доза борной кислоты на высоком фоне азота, ***высокая доза борной кислоты на двух фонах азота.

биомассе сеянцев, на основании которых были выявлены низкие, оптимальные и высокие для роста дозы азота и бора, опубликованы ранее [Чернобровкина и др., 2007]. Хвою фиксировали методом лиофилизации. Анализ элементов минерального питания в почве проводили спектрофотометрическим и пламенно-фотометрическим методами. Общий и белковый азот в хвое определяли методом Кьельдаля, модифицированным для тканей хвойных растений [Новицкая, Чикина, 1980]. Извлечение аминокислот из хвои осуществляли по методу Плешкова [1976]. Очистку экстракта от сахаров проводили на колонке с катионитом (смола КУ-2). Аминокислотный состав хвои определяли с помощью автоматического аминокислотного анализатора ААА-339. В таблице и на рисунках, характеризующих содержание азота, бора и аминокислот в хвое, приведены средние значения из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки.

Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» Института леса КарНЦ РАН.

Результаты

Содержание азота и бора в хвое сеянцев сосны

Содержание общего и белкового азота в хвое сеянцев в расчете на сухой вес в условиях высокого обеспечения азотом было достоверно выше, чем у сеянцев при недостатке азота (табл. 2). На двух фонах азотного питания уровень общего и белкового азота повышался при оптимизации борного обеспечения и снижался или имел тенденцию к снижению при использовании высокой дозы бора. Внесение в почву борной кислоты повышало содержание бора в хвое в соответствии с величинами

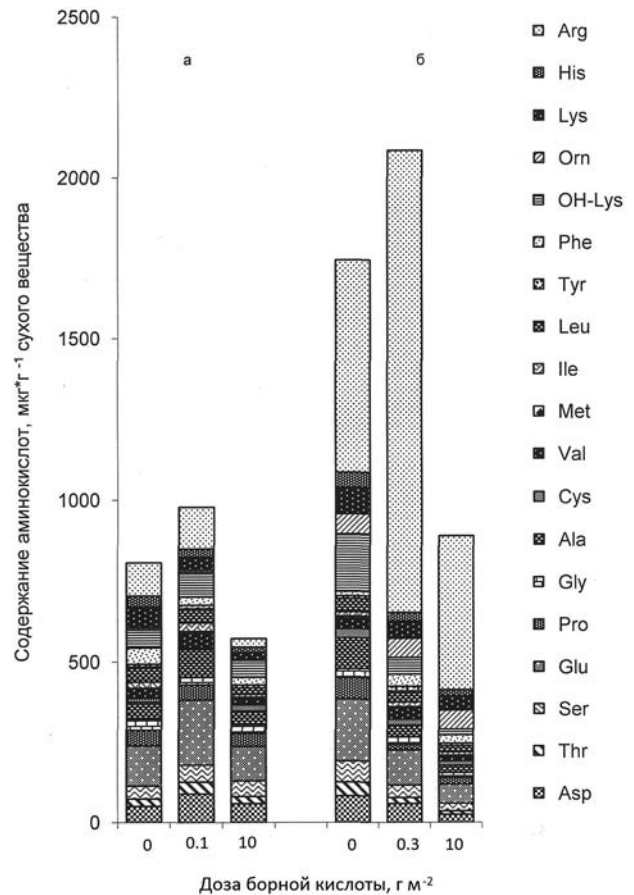


Рис. 1. Содержание свободных аминокислот в хвое сеянцев сосны обыкновенной при различном обеспечении азотом и бором:

а – низкий фон азотного питания, б – высокий

доз. Дополнительное обеспечение азотом снижало уровень бора в хвое, особенно заметно при высокой дозе бора.

Обеспеченность азотом сеянцев и аминокислотный состав хвои

В условиях низкого фона азотного и борного питания (контроль, B0N0) сумма свободных

Таблица 2. Содержание азота и бора в хвое сеянцев сосны обыкновенной в зависимости от азотного и борного обеспечения

Низкий фон азота (0 г м ⁻²)	Доза борной кислоты, г*м ⁻²	0	0,1	10	
		Содержание бора в хвое, мкг*г ⁻¹ сухого вещества	18,3 ± 1,6	36,4 ± 2,8	152,1 ± 12,7
	Содержание общего азота в хвое, % от сухого вещества	1,8 ± 0,1	2,2 ± 0,2	1,6 ± 0,1	
	Содержание белкового азота в хвое, % от сухого вещества	1,7 ± 0,1	2,0 ± 0,2	1,5 ± 0,1	
Высокий фон азота (6 г м ⁻²)	Доза борной кислоты, г*м ⁻²	0	0,3	10	
		Содержание бора в хвое, мкг*г ⁻¹ сухого вещества	12,3 ± 0,9	29,9 ± 2,3	96,5 ± 8,7
		Содержание общего азота в хвое, % от сухого вещества	2,5 ± 0,2	2,8 ± 0,2	2,3 ± 0,2
		Содержание белкового азота в хвое, % от сухого вещества	2,2 ± 0,2	2,5 ± 0,2	2,1 ± 0,2

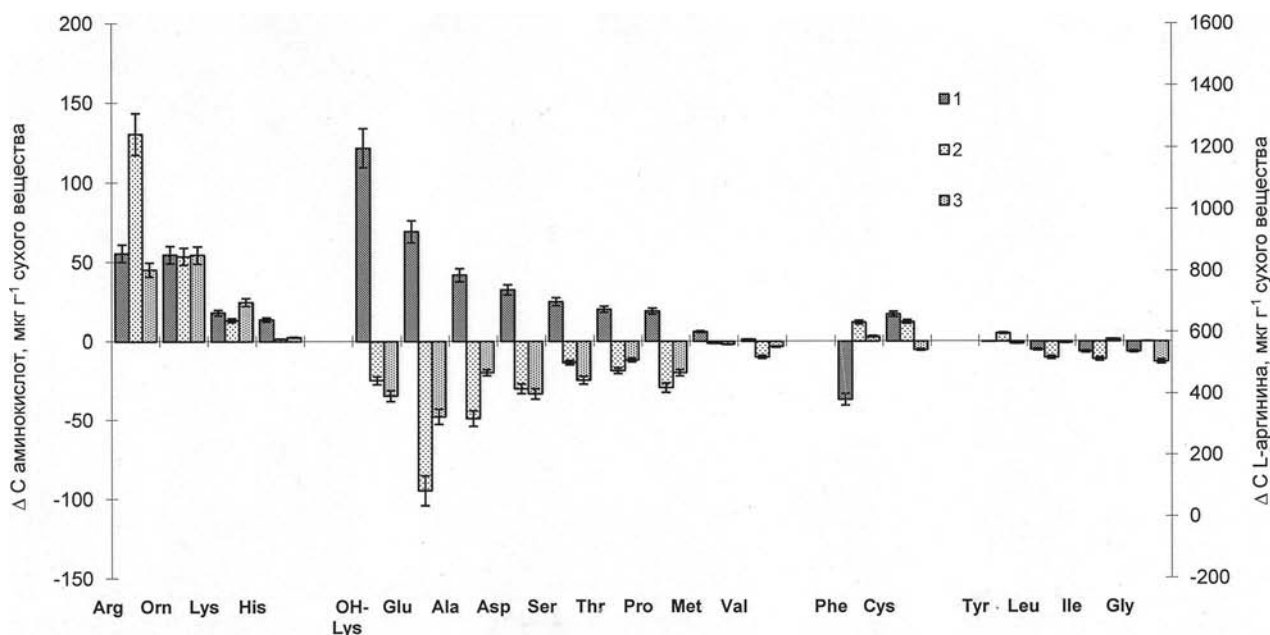


Рис. 2. Разность содержания (ΔC) свободных аминокислот в хвое сеянцев сосны обыкновенной в условиях высокого и низкого фона азотного питания при низком (1), оптимальном (2) и высоком (3) обеспечении бором растений, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухого вещества ($\Delta C = C_{\text{hN}} - C_{\text{IN}}$; где C_{hN} – содержание свободных аминокислот в хвое сеянцев сосны обыкновенной в условиях высокого фона азота; C_{IN} – то же в условиях низкого фона азота)

аминокислот в хвое составила незначительную величину (рис. 1, а). Из 19 свободных аминокислот хвои в наибольшем количестве содержалась глутаминовая кислота. Дополнительное обеспечение сеянцев сосны азотом во всех вариантах борного питания привело к значительному увеличению содержания суммы свободных аминокислот в хвое, преимущественно за счет аргинина. Значительно меньше, но также повышался уровень орнитина и лизина. Уровень аргинина повысился в 6,4; 11,2 и 18,0 раза соответственно в условиях дефицита, оптимума и избытка бора для растений (B0N6/B0N0; B0.3N6/B0.1N0; B10N6/B10N0) (рис. 1, 2). Отмечалась тенденция повышения содержания гистидина.

Характер изменения содержания других аминокислот в хвое под влиянием азотного питания существенно зависел от обеспеченности растений бором. В условиях дефицита бора содержание OH-лизина, глутамата, аспартата, аланина, серина, треонина, пролина, цистеина при высокой обеспеченности азотом (B0N6) было значительно выше, чем при низкой (B0N0) (см. рис. 2). В вариантах с оптимальной и высокой дозами бора содержание этих аминокислот в хвое при внесении азота (B0.3N6; B10N6) снижалось, за исключением цистеина, уровень которого на фоне оптимального борного обеспечения незначительно повышался. Характер зависимости накопления фенилаланина в хвое при внесении в почву азота от уровня

борного питания принципиально отличался от наблюдавшегося для всех других аминокислот. В условиях оптимального и высокого уровней борного питания его содержание при внесении в почву азота (B0.3N6; B10N6) имело тенденцию к увеличению, тогда как при дефиците бора (B0N6) существенно уменьшалось (см. рис. 2). Количество других аминокислот – метионина, валина, тирозина, лейцина, изолейцина и глицина изменялось незначительно или не изменялось под влиянием изменения обеспеченности сеянцев азотом при трех уровнях борного питания.

Обеспеченность бором сеянцев и аминокислотный состав хвои

При оптимизации борного обеспечения сеянцев сосны происходило повышение суммы свободных аминокислот в хвое в условиях низкого (B0N0 → B0.1N0) и высокого (B0N6 → B0.3N6) фонов азотного питания соответственно в 1,21 и 1,19 раза (см. рис. 1). В условиях низкого фона азота (B0N0 → B0.1N0) отмечалась тенденция повышения содержания большей части аминокислот, но уровень лизина, гистидина, фенилаланина, цистеина и глицина снижались (рис. 3, а). В условиях высокого фона азота при оптимизации борного обеспечения (B0N6 → B0.3N6) повышался уровень аргинина (в 1,7 раза), его содержание составило 68 % от суммы свободных аминокислот хвои (рис. 3, б).

Повышался также уровень тирозина и фенилаланина. Содержание большинства свободных аминокислот в хвое понижалось, их сумма за исключением отмеченных трех снижалась в 1,5 раза.

Под воздействием высокой дозы борной кислоты сумма свободных аминокислот в хвое сеянцев в условиях низкого и высокого фона азотного питания снижалась соответственно в 1,4 и 1,7 раза по сравнению с вариантами низкого обеспечения растений бором (B10N0/B0N0 и B10N6/B0N6) и в 1,6 и 1,8 раза по сравнению с вариантами оптимального борного обеспечения (B10N0/B0.1N0 и B10N6/B0.3N6) (см. рис. 1). Учитывая снижение содержания белкового азота в хвое сеянцев этих вариантов (B10N0 и B10N6) по сравнению с вариантами оптимального (B0.1N6 и B0.3N6) и дефицитного (B0N0 и B0N6) обеспечения бором, можно предположить, что происходил распад аминокислот. При высокой дозе борной кислоты по сравнению с вариантом оптимального обеспечения бором сеянцев на двух фонах азота (B0.1N0→B10N0 и B0.3N6→B10N6) отмечались снижение или тенденция к снижению уровня большинства аминокислот в хвое за исключением цистеина и пролина (см. рис. 3). Содержание цистеина в хвое сеянцев низкого фона азотного питания и пролина в хвое сеянцев высокого азотного обеспечения при высокой дозе бора увеличивалось.

Обсуждение результатов

Результаты показали, что влияние азота и бора на аминокислотный состав хвои сеянцев сосны обыкновенной при раздельном или совместном их внесении и в зависимости от доз может существенно отличаться. Сумма свободных аминокислот хвои под воздействием азота возросла преимущественно за счет увеличения содержания аргинина. Известно, что у хвойных растений происходит накопление и запасание аргинина, если количество внесенного в почву азота превышает потребность в нем при дефиците других элементов минерального питания [Чернобровкина и др., 2010, 2013]. Аргинин выполняет запасную функцию азота в хвойных растениях, является подвижной формой этого элемента, позволяющей регулировать содержание его минеральных форм. В зимний период аргинин и пролин выполняют функцию не только запасания азота, но также защищают клеточные мембраны от повреждения морозом [Чернобровкина, 2001; Алаудинова, 2011]. Аргинин может ингибировать гидролиз белков и таким образом

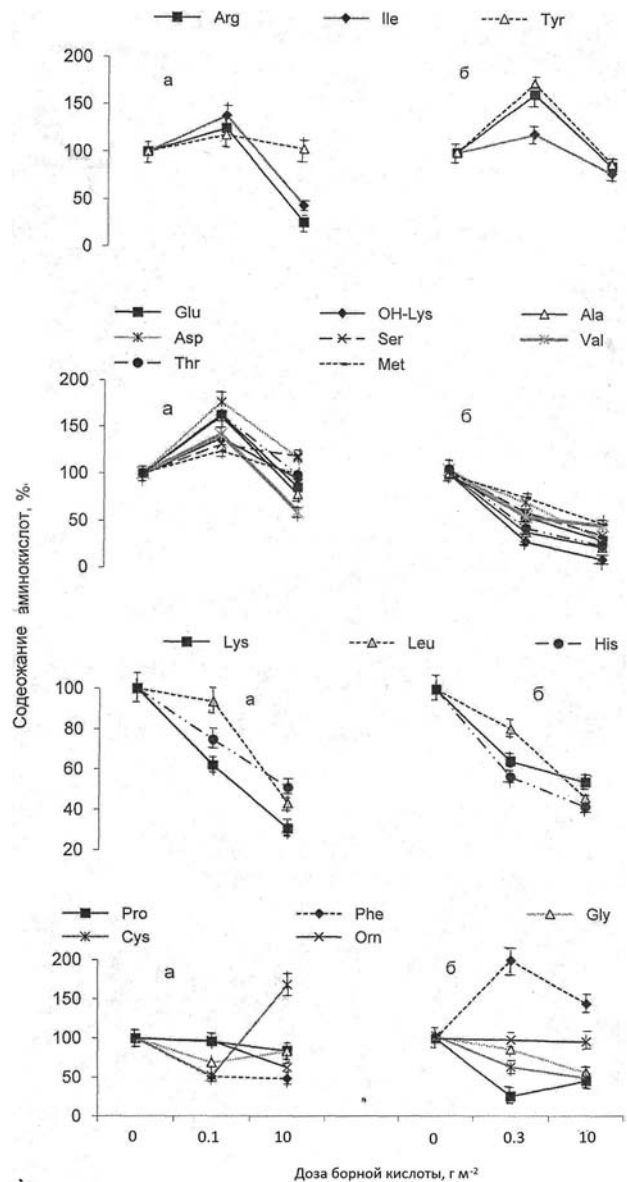


Рис. 3. Содержание свободных аминокислот в хвое сеянцев сосны обыкновенной при различном обеспечении азотом и бором, % от варианта без внесения бора на соответствующем фоне азотного питания:

а – низкий фон азота, б – высокий

способствовать их стабилизации, повышая морозостойкость растений и сохраняя меристемы почек в период глубокого покоя. Запасание аргинина в органах хвойных растений обеспечивает азотом процессы раннего весеннего роста и сезонное развитие дерева. Было показано, что у лиственных древесных растений, в частности у березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*B. pendula* var. *carelica* (Merclin) Hamet Ahti), накопления аргинина в органах под воздействием высоких доз азота не наблюдалось [Шуляковская и др., 2010]. При этом возрастало содержание цитруллина (до 68 % от суммы аминокислот).

Под воздействием высокой дозы азота повышается также содержание аминокислот с высоким уровнем азота в молекуле – орнитина и лизина. Известно, что превращения аргинина и орнитина тесно связаны в орнотиновом цикле [Durzan, 1968]. **Уровень гистидина при воздействии азота** изменяется незначительно, но тенденция изменения аналогична отмеченным выше трем аминокислотам, особенно в условиях дефицита бора.

Повышение содержания большинства свободных аминокислот в хвое сеянцев сосны при внесении азота в условиях дефицита бора можно объяснить накоплением их в процессе биосинтеза, а не гидролиза белков хвои, поскольку при дополнительном обеспечении азотом сеянцев содержание белкового азота в хвое растений всех вариантов обеспеченности бором повышалось. Это может свидетельствовать о том, что снижение уровня отмеченных выше аминокислот в хвое при оптимизации азотного питания в условиях дополнительного обеспечения сеянцев бором происходило в результате стимуляции бором включения их в синтез белков.

Поскольку при оптимизации борного питания сеянцев в условиях двух фонов азота повышалась сумма свободных аминокислот хвои, и при этом происходило повышение содержания белкового азота, можно предположить, что уровень свободных аминокислот в хвое увеличивался в результате их биосинтеза. По-видимому, дополнительное обеспечение бором хвойных растений стимулировало синтез аминокислот и белков в хвое. При оптимизации борного питания сахарной свеклы отмечались активация использования аминокислот в процессе синтеза белков и других органических соединений в листьях, а также усиление оттока аминокислот в корни [Школьник, 1974]. При недостатке бора у растений отмечается снижение содержания белка, повышение количества небелкового азота, накопление аммиачного азота [Борщенко, 1970; Школьник, 1974].

Учитывая то, что в условиях высокого азотного обеспечения оптимизация борного питания сеянцев сосны повышала содержание фенилаланина в хвое, можно предположить, что бор стимулировал накопление этой аминокислоты и включение ее, возможно, в фенольные соединения. Известно, что у растений фенилаланин является предшественником в биосинтезе фенольных соединений – коричневой и кумаровой кислот [Neish, 1964]. Оптимизация борного питания сеянцев сосны повышала содержание фенолов в хвое и устойчивость растений к фацидиозу [Ялынская, Чернобровкина,

2008]. Происходило повышение также уровня тирозина. Было установлено, что у растений аминокислотная группа тирозина используется при биосинтезе фенилаланина из фенилпирувата по альтернативному пути [Yoo et al., 2013].

Повышение уровня цистеина и пролина, возможно, является ответной защитной реакцией растений на воздействие высокой дозы бора. Известно, что цистеин входит в состав лигандов – фитохелатинов и металлотионеинов, участвующих в детоксикации тяжелых металлов в результате образования с ними хелатов [Clements, Palmgren, 2002; Haydon, Cobbett, 2007]. Цистеин составляет 30 % от входящих в состав металлотионеинов аминокислот [Hamer, 1986; Robinson et al., 1993]. **Механизм действия** отмеченных лигандов заключается в связывании тяжелых металлов сульфгидрильными группами цистеина [Grill et al., 1985; Zenk, 1996]. Цистеин входит в состав пептида глутатиона, который способен образовывать стабильные комплексы с металлами и является предшественником при биосинтезе фитохелатинов [Zhu et al., 1999; Cobbett, 2000]. **Наряду с различными** способами детоксикации тяжелых металлов растениями [Титов и др., 2007] связывание металлов фитохелатинами является наиболее важным неспецифическим механизмом их детоксикации [Серегин, 2001; Clements, Simm, 2003]. Наши данные позволяют предположить, что накопление цистеина в хвое при высокой концентрации бора в сеянцах сосны является адаптационной реакцией хвойного растения на токсичное влияние бора. Возможно, механизмы детоксикации высокого содержания бора и тяжелых металлов у растений имеют определенную аналогию.

Пролин может накапливаться и выполнять защитные функции у растений в стрессовых ситуациях [Бритиков, 1975; Бирюкова, 1986; Судачкова, 1998]. Считается, что содержание свободного пролина у сосны является хорошим биохимическим маркером состояния растения, информируя о его реакции на засуху, готовность к зимнему периоду, предрасположенность к заселению насекомыми-фитофагами, а в целом – о степени отклонения условий существования растений от оптимума. Содержание свободного пролина предложено в качестве критерия устойчивости организма к стрессовым условиям для использования при биомониторинге. Однако не всегда уровень пролина бывает повышенным в органах древесных растений при неблагоприятных и стрессовых условиях существования. Так, повышенное содержание пролина в органах сосны в определенные фенофазы объясняется

полифункциональностью этой аминокислоты [Судачкова, 1998]. Известно, что большие количества свободного пролина накапливаются в локальных участках на узком отрезке онтогенеза накануне ростовых или метаболически активных процессов, например, в точках роста, где он быстро расходуется [Бритиков, 1975]. В почках березы карельской в октябре, при подготовке к зимнему периоду, отмечается относительно высокое содержание свободного пролина, а в январе, в самый неблагоприятный по климатическим условиям период года, уровень аминокислоты понижается и вновь повышается в апреле, перед распусканием почек [Чернобровкина, 2001]. В почках березы карельской наблюдается аналогичная динамика фитогормонов, в том числе ингибитора терпеноидной природы – АБК. Предполагается, что в механизме накопления свободного пролина в клетках растений участвует АБК [Таланова и др., 1999]. Считается при этом, что аккумуляция свободного пролина в ответ на воздействие стрессовых факторов связана с активацией неспецифических адаптивных механизмов в клетках и тканях. Накопления пролина в хвое сеянцев низкого азотного обеспечения при высокой дозе бора не происходило, возможно, в связи с тем, что избыток бора был значительным. При этом накопилась серосодержащая аминокислота – цистеин.

Заключение

Содержание общего, белкового азота и суммы свободных аминокислот в хвое в июле, в период активного роста растений, увеличивалось при высоком уровне азотного питания сеянцев в условиях трех фонов борного обеспечения, а также при оптимизации борного питания сеянцев в условиях двух фонов азота. Содержание бора в хвое сеянцев сосны обыкновенной повышалось в соответствии с дозами борной кислоты, внесение азота снижало уровень бора в хвое.

Влияние азота и бора на аминокислотный состав хвои сеянцев сосны обыкновенной при отдельном или совместном их внесении и в зависимости от доз может существенно отличаться. Сумма свободных аминокислот хвои под воздействием азота возросла преимущественно за счет увеличения содержания аргинина. Дополнительное обеспечение сеянцев азотом оказало противоположное влияние на содержание в хвое отдельных аминокислот в зависимости от обеспеченности бором. При внесении азота в условиях дефицита бора содержание в хвое ОН-лизина, глутамата,

аспартата, аланина, серина, треонина, пролина и метионина увеличивалось, а при оптимальном борном обеспечении – сокращалось.

При оптимизации борного питания сеянцев повышение суммы свободных аминокислот в хвое произошло в условиях низкого фона азота в результате повышения уровня преимущественно глутаминовой и аспарагиновой кислот, аланина и ОН-лизина, а в условиях высокого азотного питания – за счет аргинина, в то время как содержание большинства аминокислот при этом снижалось. В связи с тем, что при оптимизации борного питания сеянцев фенилаланин накапливался в хвое в условиях высокого фона азота и снижался в условиях низкого азотного обеспечения, предполагается, что бор стимулировал его синтез и включение в органические соединения, возможно фенольные. При высокой дозе борной кислоты в условиях двух фонов азотного питания отмечалось снижение или тенденция к снижению содержания всех форм азота и большинства свободных аминокислот в хвое, за исключением цистеина на низком и пролина на высоком фоне азота. Накопление этих аминокислот в хвое при высокой дозе бора, очевидно, связано с неспецифической защитной реакцией хвойных растений в ответ на токсичное влияние борной кислоты.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» в рамках проекта № 01201257867 и бюджетной темы № гос. регистр. 01201353234.

Литература

Алаудинова Е. В. Экологические особенности низкотемпературной адаптации лесообразующих хвойных видов Сибири: структурно-химические изменения меристем почек: дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2011. С. 160–171.

Бирюкова З. П. Свободный пролин как показатель физиологического состояния сосны обыкновенной // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 5. С. 1027–1030.

Борщенко Г. П. Белоксинтезирующая система корней гороха при борной недостаточности // В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л.: Наука, 1970. С. 61–71.

Бритиков Е. А. Биологическая роль пролина. М.: Наука, 1975. 88 с.

Новицкая Ю. Е., Чикина П. Ф. Азотный обмен у сосны на Севере. Л.: Наука, 1980. 166 с.

Патент РФ № 2515015/12.03.2014а.
 Патент РФ № 2540354/18.12.2014б.
 Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1976. 256 с.
 Серегин И. В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Успехи биол. химии. 2001. Т. 41. С. 283–300.
 Судачкова Н. Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.
 Таланова В. В., Титов А. Ф., Боева Н. П. Влияние ионов кадмия и свинца на рост и содержание пролина и АБК в проростках огурца // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 1. С. 164–167.
 Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам / Ред. Н. Н. Немова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.
 Чернобровкина Н. П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 175 с.
 Чернобровкина Н. П., Робонен Е. В., Иготти С. А. и др. Влияние обеспеченности бором на рост семян сосны обыкновенной // Лесоведение. 2007. № 5. С. 69–76.
 Чернобровкина Н. П., Робонен Е. В., Зайцева М. И. Накопление L-аргинина в хвое сосны обыкновенной при регуляции азотного и борного обеспечения // Химия растительного сырья. 2010. № 3. С. 71–75.
 Чернобровкина Н. П., Робонен Е. В., Морозов А. К., Макарова Т. Н. Накопление L-аргинина в хвое ели европейской при регуляции азотного и борного обеспечения // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 3. С. 159–165.
 Школьник М. Я. Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974. 324 с.
 Шуляковская Т. А., Репин А. В., Шредерс С. М. Влияние подкормок азотом на развитие саженцев березы повислой и карельской березы // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2010. № 1. С. 9–13.
 Ялынская Е. Е., Чернобровкина Н. П. Устойчивость семян сосны обыкновенной к снежному шютте как интегральный показатель функциональной диагностики обеспеченности бором // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2008. № 6 (63). С. 16–21.

References

Alaudinova E. V. Ekologicheskie osobennosti nizkotemperaturnoi adaptatsii lesoobrazuyushchikh khvoinykh vidov Sibiri: strukturno-khimicheskie izmeneniya meristem pochek [Ecological features of low-temperature adaptation of forest-forming coniferous species in Siberia: structural and chemical changes in bud meristems]: PhD. Diss. (Biol.). Krasnoyarsk, 2011. P. 160–171.
 Biryukova Z. P. Svobodnyi prolin kak pokazatel' fiziologicheskogo sostoyaniya sosny obyknovnoy [Free proline as an indicator of physiological status of Scots

Clements S., Palmgren M. G. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation // Trends Plant Sci. 2002. Vol. 7, No. 7. P. 309–315.
 Clements S., Simm C. Schizosaccharomyces pombe as model for metal homeostasis in plant cells: the phytochelatin-dependent pathway is the main cadmium detoxification mechanism // New Phytol. 2003. Vol. 159. P. 244–276.
 Cobbett C. S. Phytocyclatins and their roles in heavy metal detoxification // Plant Physiol. 2000. Vol. 123. P. 825–832.
 Dudareva N., Klempien A., Muhlemann J. K., Kaplan I. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds // New Phytologist. 2013. Vol. 198 P. 16–32. doi: 10.1111/nph.12145.
 Durzan D. I. Nitrogen metabolism of Picea glauca. I. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoots, apices and leaves and the metabolism of uniformly labeled C-1-arginine by buds during the onset of dormancy // Canad. J. Bot. 1968. Vol. 46, No 7. P. 909–919.
 Grill E., Winnacker E. L., Zenk M. Phytochelatins: The principal heavy metal complexing peptides of higher plants // Science. 1985. Vol. 230. P. 674–676.
 Hamer D. N. Metallothioneins // Annu. Rev. Biochem. 1986. Vol. 55. P. 913–951.
 Haydon M. J., Cobbett C. S. Transporters of ligands for essential metal ions in plants // New Phytol. 2007. Vol. 174. P. 499–506.
 Neish A. C. Biochemistry of Phenolic Compounds. New York: Academic Press, 1964. 234 p.
 Robinson B. H., Evans I. M., Cheeks C., Jackson P. J. Plant metallothioneins // Biochem. J. 1993. Vol. 295. P. 1–10.
 Yoo H., Widhalm J. R., Qian Y. et al. An alternative pathway contributes to phenylalanine biosynthesis in plants via a cytosolic tyrosine: phenylpyruvate aminotransferase. Nat. Commun. 2013. 4: 2833 doi: 10.1038/ncomms3833.
 Zenk M. H. Heavy metal detoxication in higher plants – a review // Gene. 1996. Vol. 179. P. 21–30.
 Zhu Y. L., Pilon-Smits E. A. H., Tarun A. S. et al. Overexpression of glutathione synthetase in Indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance // Plant Physiol. 1999. Vol. 119. P. 73–79.

Поступила в редакцию 26.06.2015

pine]. Fiziologiya rastenii [Russ. J. Plant Physiol.]. 1986. Vol. 33, iss. 5. P. 1027–1030.
 Borshchenko G. P. Belok sinteziruyushchaya sistema kornei gorokha pri bornoi nedostatocnosti [A protein-synthesizing system derived from roots of boron-deficient pea plants]. Fiziologicheskaya rol' mikroelementov u rastenii [Physiological role of microelements in plants]. Leningrad: Nauka, 1970. P. 61–71.
 Britikov E. A. Biologicheskaya rol' prolina [Biological role of proline]. Moscow: Nauka, 1975. 88 p.
 Chernobrovkina N. P. Ekofiziologicheskaya kharakteristika ispol'zovaniya azota sosnoi obyknovnoy

[Ecophysiological characteristics of nitrogen utilization by Scots pine]. St. Petersburg: Nauka, 2001. 175 p.

Chernobrovkina N. P., Robonen E. V., Igotti S. A., Dorofeeva O. S., Shengelia I. D. Vliyanie obespechenosti borom na rost seyantsev sosny obyknovnoy [Effect of boron supply on growth of Scots pine seedlings]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 2007. No 5. P. 69–76.

Chernobrovkina N. P., Robonen E. V., Zaitseva M. I. Nakoplenie L-arginina v khvoe sosny obyknovnoy pri regulyatsii azotnogo i bornogo obespecheniya [Accumulation of L-arginine in needles of Norway spruce with regulated nitrogen and boron availability]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya [Chemistry of plant raw material]*. 2010. No 3. P. 71–75.

Chernobrovkina N. P., Robonen E. V., Morozov A. K., Makarova T. N. Nakoplenie L-arginina v khvoe eli evropeiskoi pri regulyatsii azotnogo i bornogo obespecheniya [Accumulation of L-arginine in needles of Norway spruce with regulated nitrogen and boron availability]. *Trudy KarNTs RAN [Transactions of KarRC RAS]*. 2013. No 3. P. 159–165.

Novitskaya Yu. E., Chikina P. F. Azotnyi obmen u sosny na Severe [Nitrogen metabolism in pine in the North]. Leningrad: Nauka, 1980. 166 p.

Patent RF No 2515015/12.03.2014a [Russian patent No 2515015/12.03.2014a].

Patent RF No 2540354/18.12.2014b [Russian patent No 2540354/18.12.2014b].

Pleshkov B. P. Praktikum po biokhimmii rastenii [Practicum in plant biochemistry]. Moscow: Kolos, 1976. 256 p.

Seregin I. V. Fitokhelatiny i ikh rol' v detoksikatsii kadmiya u vysshikh rastenii [Phytochelatin and their role in cadmium detoxification in higher plants]. *Uspekhi biol. khimii [Biochem. (MOW.). Spec. Iss. Biol. Chem. Reviews]*. 2001. Vol. 41. P. 283–300.

Shkol'nik M. Ya. Mikroelementy v zhizni rastenii [Microelements in plant life]. Leningrad: Nauka, 1974. 324 p.

Shulyakovskaya T. A., Repin A. V., Shreders S. M. Vliyanie podkormok azotom na razvitie sazhentsev berezy povislui i karel'skoi berezy [Effect of nitrogen fertilization on the development of silver birch and curly birch saplings]. *Vestnik MGUL – Lesnoi vestnik [Moscow State Forest University Bulletin]*. 2010. No 1. P. 9–13.

Sudachkova N. E. Sostoyanie i perspektivy izucheniya vliyaniya stressov na drevesnye rasteniya [Status and prospects of studying the effects of stress on woody plants]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 1998. No 2. P. 3–9.

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Vliyanie ionov kadmiya i svintsya na rost i sodержanie prolina i ABK v prorstkakh ogurtsa [The effect of cadmium and lead ions on growth and proline and abscisic acid contents in cucumber seedlings]. *Fiziologiya rastenii [Russ. J. Plant Physiol.]*. 1999. Vol. 46, No 1. P. 164–167.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F. Ustoichivost' rastenii k tyazhelym metallam

[Resistance of plants to heavy metals]. Ed. N. N. Nemovala. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2007. 172 p.

Yalynskaya E. E., Chernobrovkina N. P. Ustoichivost' seyantsev sosny obyknovnoy k snezhnomu shyutte kak integral'nyi pokazatel' funktsional'noi diagnostiki obespechenosti borom [Snow blight resistance of Scots pine seedlings as an integral indicator for functional diagnostics of boron sufficiency]. *Vestnik MGUL – Lesnoi vestnik [Moscow State Forest University Bulletin]*. 2008. No 6 (63). P. 16–21.

Clements S., Palmgren M. G. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation. *Trends Plant Sci.* 2002. Vol. 7, No 7. P. 309–315.

Clements S., Simm C. Schizosaccharomyces pombe as model for metal homeostasis in plant cells: the phytochelatin-dependent pathway is the main cadmium detoxification mechanism. *New Phytol.* 2003. Vol. 159. P. 244–276.

Cobbett C. S. Phytochelatin and their roles in heavy metal detoxification. *Plant Physiol.* 2000. Vol. 123. P. 825–832.

Dudareva N., Klempien A., Muhlemann J. K., Kaplan I. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist.* 2013. Vol. 198. P. 16–32. doi: 10.1111/nph.12145.

Durzan D. I. Nitrogen metabolism of Picea glauca. I. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoots, apices and leaves and the metabolism of uniformly labeled C-1-arginine by buds during the onset of dormancy. *Canad. J. Bot.* 1968. Vol. 46, No 7. P. 909–919.

Grill E., Winnacker E. L., Zenk M. Phytochelatin: The principal heavy metal complexing peptides of higher plants. *Science.* 1985. Vol. 230. P. 674–676.

Hamer D. N. Metallothioneins. *Annu. Rev. Biochem.* 1986. Vol. 55. P. 913–951.

Haydon M. J., Cobbett C. S. Transporters of ligands for essential metal ions in plants. *New Phytol.* 2007. Vol. 174. P. 499–506.

Neish A. C. Biochemistry of Phenolic Compounds. New York: Academic Press, 1964. 234 p.

Robinson B. H., Evans I. M., Cheeks C., Jackson P. J. Plant metallothioneins. *Biochem. J.* 1993. Vol. 295. P. 1–10.

Yoo H., Widhalm J. R., Qian Y., Maeda H., Cooper B. R., Jannasch A. S., Gonda I., Lewinsohn E., Rhodes D., Dudareva N. An alternative pathway contributes to phenylalanine biosynthesis in plants via a cytosolic tyrosine: phenylpyruvate aminotransferase. *Nat. Commun.* 2013. 4: 2833 doi: 10.1038/ncomms3833.

Zenk M. H. Heavy metal detoxication in higher plants – a review. *Gene.* 1996. Vol. 179. P. 21–30.

Zhu Y. L., Pilon-Smits E. A. H., Tarun A. S., Jouanin L., Terry N. Over-expression of glutathione synthetase in Indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance. *Plant Physiol.* 1999. Vol. 119. P. 73–79.

Received June 26, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Чернобровкина Надежда Петровна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: chernobr@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Робонен Елена Вильямовна

ведущий физик
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: er51@bk.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Chernobrovkina, Nadezhda

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk
Karelia, Russia
e-mail: chernobr@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Robonen, Elena

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk
Karelia, Russia
e-mail: er51@bk.ru
tel.: (8142) 768160