

УДК 630*181.22; 582*475.2.

НЕПРОТЕИНОГЕННЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ В ТКАНЯХ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ СИБИРИ

Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютин, Л.И. Романова, К.О. Жданова

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: biochem@ksc.krasn.ru

В различных тканях надземной части и корней трех видов хвойных, произрастающих в Сибири - сосны обыкновенной, лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина присутствуют 9 непротеиногенных аминокислот: α -аминоадипиновая, β -аланин, α -аминомасляная, β -аминомасляная, γ -аминомасляная (ГАМК), цистатионин, цитруллин, орнитин и оксипролин. Доля непротеиногенных аминокислот наиболее велика в камбиальной зоне и достигает 90 % от суммы свободных аминокислот. В этой группе соединений доминирует ГАМК, ее содержание в камбиальной зоне составляет 95 % от суммы непротеиногенных аминокислот, доля остальных не превышает 10 % в большинстве тканей и только в древесине обнаружено до 30 % цитруллина и 13 % β -аланина. Соотношение непротеиногенных аминокислот отличается в разных тканях и зависит от гидротермических условий. Предполагается функция непротеиногенных аминокислот как стрессовых метаболитов и депонентов освобождающихся в процессе метаболизма аминокислот.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, лиственница сибирская, лиственница Гмелина, непротеиногенные аминокислоты, хвоя, луб, камбиальная зона, древесина

It was found 9 non protein amino acids: α -aminoadipic acid, β -alanine, α -aminobutyric acid, β -aminobutyric acid, γ -aminobutyric acid (GABA), cystathionine, citrulline, ornithine and hydroxyproline in the various tissues of Siberian conifers *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.. The largest part of them was in the cambial zone and reached 90% of free amino acids sum. Into this group of compounds GABA dominated, its content in the cambial zone reached 95% of non protein amino acids sum. The part of the others non protein amino acids in most tissues don't exceed 10%, only in the wood up to 30% of citrulline and 13% of β -alanine were found. A ratio of non protein amino acid differs in various tissues and depends on hydrothermic conditions. It is supposed the function of non protein amino acids as stress metabolites and accumulators of free amino groups.

Key words: *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.. non protein amino acids, needles, inner bark, cambial zone, xylem, wood

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, важную роль в метаболизме азотистых соединений в растениях выполняют аминокислоты. Основная функция этих соединений – участие в качестве структурных элементов в синтезе белка. Количество протеиногенных аминокислот, входящих в состав белка невелико - всего 20, в то время как общее количество свободных аминокислот, идентифицированных в тканях растений, исчисляется сотнями (Гудвин, Мерсер, 1986). Как правило, когда обсуждается количественный и качественный состав свободных аминокислот в тканях растений, внимание исследователей акцентируется на протеиногенных аминокислотах и их функциях в метаболизме. Между тем показано, что значительная доля пула свободных аминокислот хвойных представлена непротеиногенными аминокислотами, состав которых изменяется в зависимости от вида и условий местопроизрастания (Schneider et al., 1996, Судачкова и др., 2007).

Цель работы привлечь внимание исследователей к этому важному компоненту пула азотистых соединений и их роли в метаболизме основных лесобразующих видов хвойных Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследований в зависимости от поставленных задач был подрост, а также деревья I-II класса возраста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), и лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) из подзон северной тайги (Туруханск, Тура), южной тайги (Красноярск) и лесостепи (Минусинск) в интервале 87-100° в.д. и 53-65° с.ш. в Центральной Сибири.

В опытах с созданием стрессовых условий путем охлаждения, подсушивания и затопления ризосферы объектом исследования был 8-13-летний подрост сосны обыкновенной в окрестностях г. Красноярска. Охлаждение корневых систем подроста достигалось путем сохранения снежного покрова под теплоизоляционным слоем, в результате чего оттаивание почвы было задержано на два месяца. В эксперименте, имитирующем почвенную засуху, опытный участок изолировали от поступления осадков и внутрпочвенного стока. Гипоксический стресс создавали путем затопления емкости площадью 30 м² из гидроизоляционного материала с заранее пересаженным в нее самосевом сосны, в контрольной емкости влажность поддерживали близкой к естественной. В различных экспериментах проводились биохимические исследования раз-

*Работа поддержана РФФИ (грант 07-04-00199), ККФН-РФФИ (грант 07-04-96816)

ных органов и тканей: хвои текущего года у сосны и хвои ауксбластов у лиственниц «хвоя I», однолетней хвои сосны и хвои брахибластов у лиственницы «хвоя II», камбиальной зоны, включающей слой собственно камбиальных инициалей и киселемных производных камбия, не закончивших дифференцировку, древесины и луба стволов и скелетных корней (последний в некоторых опытах подразделяли на две фракции: внешний, с преобладанием паренхимных элементов и смолеместилец – «луб I» и внутренний, с преобладанием ситовидных элементов «луб II»).

Для определения свободных аминокислот 2 г навески тканей 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, результаты рассчитывали по стандартной смеси аминокислот.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение состава азотистых соединений тканей трех основных лесобразующих видов хвойных Сибири показало, что в составе свободных аминокислот всех исследованных тканей значительно участие непротеиногенных аминокислот. В составе этой группы соединений идентифицированы α -аминоадипиновая, β -аланин, α -аминомасляная, β -аминомасляная, γ -аминомасляная (ГАМК), цистатинин, цитруллин, орнитин и оксипролин. Распределение непротеиногенных аминокислот по тканям вначале исследовалось нами на примере лиственницы Гмелина из северных местообитаний (рис. 1). Было показано, что участие непротеиногенных аминокислот в общем пуле свободных аминокислот в хвое превышает 40 %, в лубе и камбиальной зоне ствола 50 %. В тканях корней и древесине ствола доля непротеиногенных аминокислот резко падает, варьируя в пределах 17-24 %.

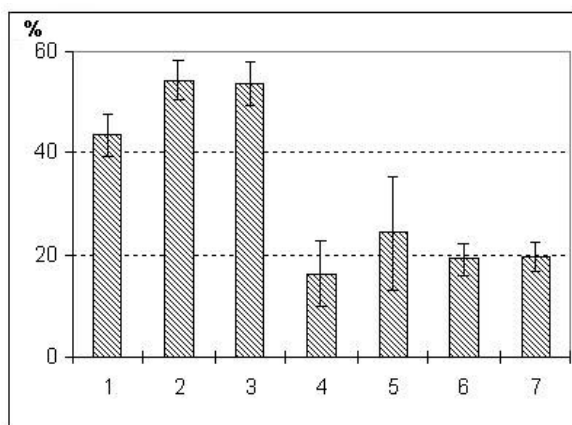


Рисунок 1 – Доля непротеиногенных аминокислот в составе свободных аминокислот различных тканей лиственницы Гмелина, % от суммы. 1 - хвоя, 2 - луб ствола, 3 - камбиальная зона ствола, 4 - древесина ствола, 5 - луб корней, 6 - камбиальная зона корней, 7 - древесина корней

Соотношение отдельных соединений в общем пуле непротеиногенных аминокислот также тканеспецифично. Как показано для сосны обыкновенной, в камбиальной зоне и флоэме ствола (луб II) и хвое явно доминирует ГАМК, доля которой в камбиальной зоне может достигать 95 % от суммы этих соединений, доля остальных не превышает 10 % в большинстве тканей, и только в древесине обнаружено до 30 % цитруллина и 13 % β -аланина (рис. 2). В хвое и флоэме по сравнению с камбиальной зоной существенно участие цитруллина, орнитина и β -аланина.

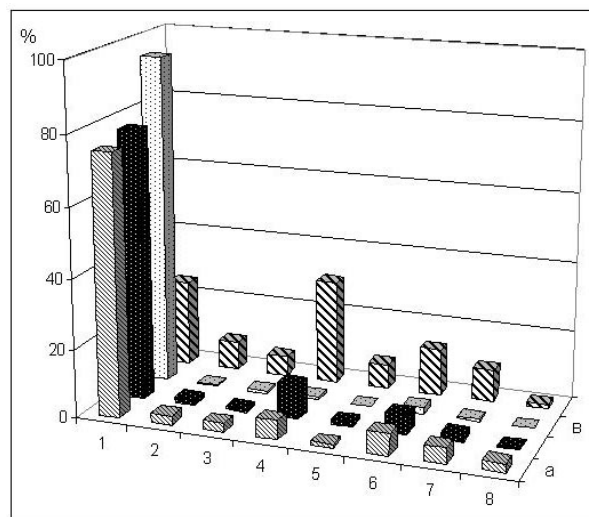


Рисунок 2 – Распределение непротеиногенных аминокислот в хвое (а), лубе (б), камбиальной зоне (в) и древесине (г) ствола сосны обыкновенной, % от суммы непротеиногенных аминокислот. 1 - γ -аминомасляная, 2 - α -аминомасляная, 3 - β -аминомасляная, 4 - цитруллин, 5 - цистатинин, 6 - β -аланин, 7 - орнитин, 8 - α -аминоадипиновая

Поскольку непротеиногенные аминокислоты, как отмечалось ранее, могут выполнять функции стрессовых метаболитов, сравнивали суммарное содержание этих соединений в тканях сосны и лиственницы сибирской из подзон северной и южной тайги, различающихся по температурному режиму почвы вследствие влияния на севере многолетней мерзлоты.

Закономерность в распределении непротеиногенных аминокислот по тканям, ранее отмеченная для лиственницы Гмелина, подтверждается для сосны и лиственницы сибирской: максимальная концентрация этих соединений отмечается в камбиальной зоне где доля непротеиногенных аминокислот может достигать 90 % от суммы свободных аминокислот. В лубе ствола, зрелой древесине и ассимилирующих тканях – хвое и молодом побеге доля этих соединений существенно ниже (рис.3).

Отмечены сезонные различия в содержании непротеиногенных аминокислот: максимальные концентрации этих соединений обнаружены весной, к осени их количество уменьшается, особенно в камбиальной зоне. Что касается различий в содержании этих аминокислот в тканях деревьев из популяций северной и южной тайги, то однознач-

но можно говорить о существенном возрастании их доли в древесине ствола и корней из подзоны

южной тайги (Красноярск), для остальных тканей таких четких закономерностей не прослеживается.

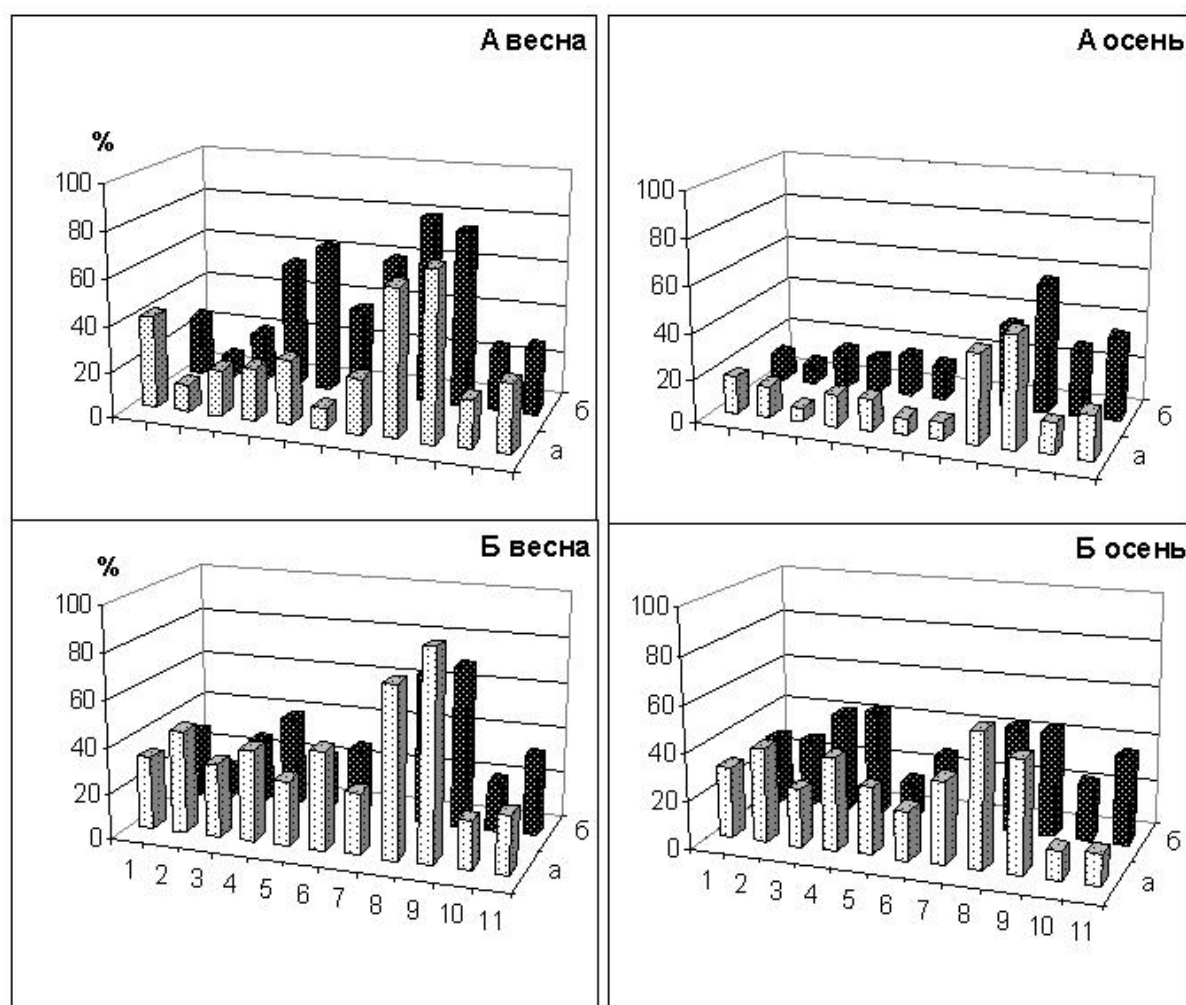


Рисунок 3 – Содержание непротеиногенных аминокислот в тканях сосны обыкновенной (А) и лиственницы сибирской (Б) в северной (а) и южной (б) подзонах тайги, % от суммы свободных аминокислот. 1 – хвоя текущего года (хвоя ауksибластов), 2- хвоя прошлого года (хвоя брахибластов), 3 – побег текущего года, 4 – луб I ствола, 5 – луб II ствола, 6 – луб I корней, 7 – луб II корней, 8 – камбий ствола, 9 – камбий корней, 10 – древесина ствола, 11 – древесина корней

В то же время сравнение весенних данных для популяций из подзоны северной тайги (Турханск) и лесостепи (Минусинск) обнаруживает существенное снижение доли непротеиногенных аминокислот в тканях сосны южной популяции (рис. 4), что может быть следствием больших различий температурного режима почвы в этот период в указанных лесорастительных зонах.

Сравнение содержания непротеиногенных аминокислот в тканях лиственницы Гмелина из двух экотипов: естественно дренированного и заболоченного лиственничника обнаруживает тенденцию к увеличению этого показателя в условиях корневой гипоксии (рис. 5). Таким образом, очевидно, что гидротермические условия местопроизрастания влияют на уровень непротеиногенных аминокислот.

Проверка этого предположения в эксперименте с охлаждением, затоплением и дефицитом влаги в ризосфере подроста сосны обыкновенной подтвердила его правомерность. Максимальное содержание

этих соединений в надземной части деревьев отмечается в варианте опыта с затоплением (рис. 6), минимальное – под влиянием охлаждения. В корнях

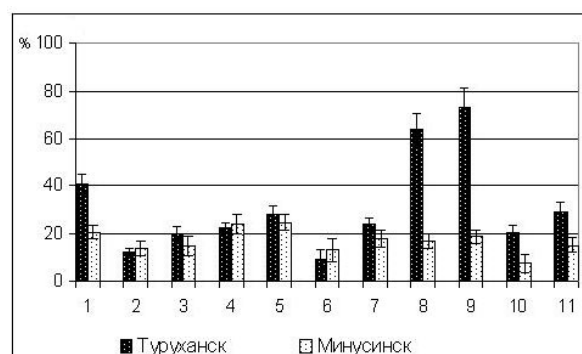


Рисунок 4 – Содержание непротеиногенных аминокислот в различных органах и тканях сосны обыкновенной из подзоны северной тайги и лесостепи. Обозначения как на рисунке 3

на затоплении и засухе уровень этой группы соединений ниже, чем в надземной части, при охлаждении - намного выше.

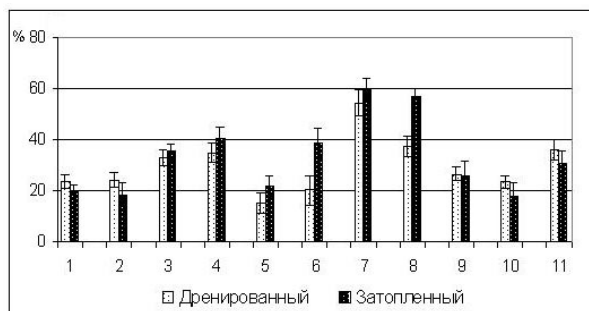


Рисунок 5 – Содержание непротеиногенных аминокислот в различных органах и тканях Гмелины в различных экотипах: дренированный участок - лиственничник голубично-зеленомошный, затопленный участок - лиственничник кустарничково-сфагновый. 1 - хвоя брахибластов, 2 - побег текущего года, 3 - луб I ствола, 4 - луб II ствола, 5 - луб I корней, 6 - луб II корней, 7 - камбий ствола, 8 - камбий корней, 9 - древесина ствола, 10 - древесина корней, 11 - тонкие корни

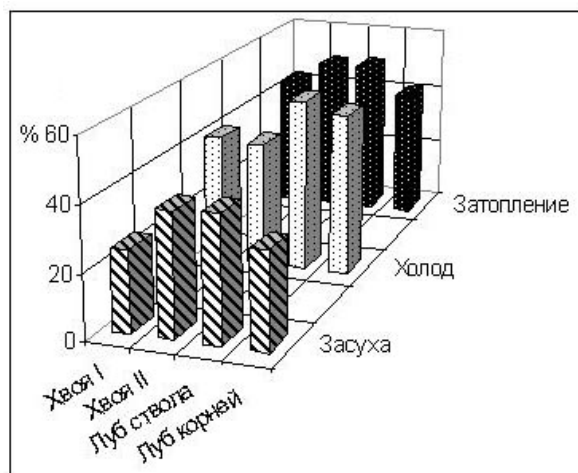


Рисунок 6 - Содержание непротеиногенных аминокислот в хвое и лубе подростка сосны обыкновенной под действием различных стрессов в ризосфере, % от суммы свободных аминокислот

К числу стрессовых метаболитов из непротеиногенных аминокислот чаще всего относят ГАМК и β-аланин. На рис. 7, 8 представлена динамика указанных аминокислот в опытах с охлаждением, дефицитом и избытком влаги в ризосфере сосны. В период пребывания корней подростка в замерзшей и оттаивающей почве (май, июнь) содержание ГАМК в лубе корней существенно снижается (рис. 7 а).

В июле и августе при температуре в корнеобитаемом слое от 2 до 5°C уровень ГАМК в корнях остается пониженным, тогда как в хвое наблюдается четырех - пятикратное, а в лубе ствола восьмикратное повышение содержания ГАМК. Возможно аккумуляция ГАМК в надземной части дерева – способ депонирования азота.

Под влиянием затопления содержание ГАМК

оказалось повышенным в 2 раза по сравнению с контролем только в июле в хвое текущего года, остальные органы и ткани как в этот срок, так и на протяжении всего эксперимента имели пониженный или несущественно отличающийся от контроля уровень ГАМК (рис. 7 б).

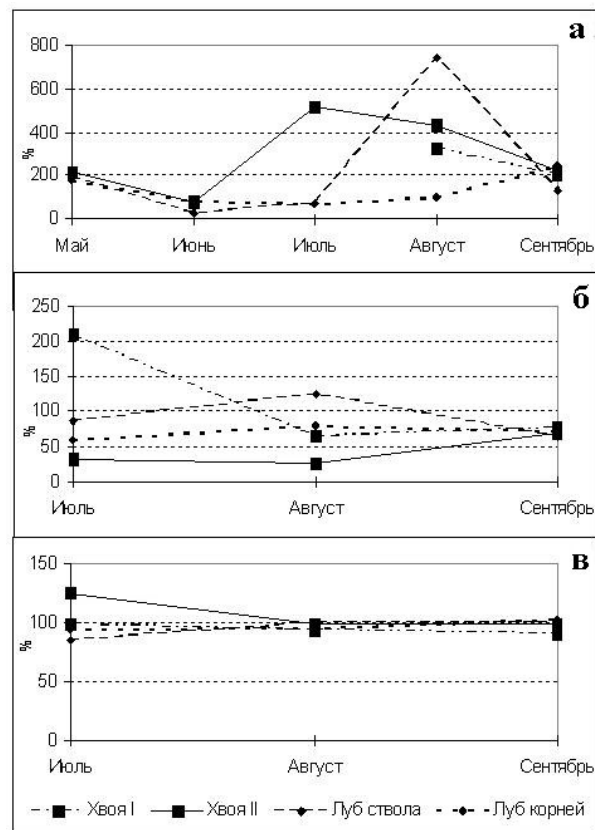


Рисунок 7 – Динамика ГАМК в хвое и лубе ствола и корней подростка сосны обыкновенной под влиянием охлаждения (а), затопления (б) и дефицита влаги (в) в ризосфере, % к контролю

Максимальный дефицит влаги в почве в нашем опыте с почвенной засухой отмечался в июле, только в этот срок наблюдалось повышение ГАМК в хвое прошлого года на 25%, в дальнейшем существенных отличий от контроля не обнаружено (рис. 7 в).

Концентрация другого стрессового метаболита β-аланина также изменяется под действием указанных стрессов. В корнях, непосредственно подвергавшихся холодовому стрессу, отмечается постоянно пониженный уровень этой аминокислоты, как и в лубе ствола до оттаивания почвы, в то время как в хвое прошлого года наблюдается повышение ее содержания в 2 раза до оттаивания почвы и в 7-10 раз после оттаивания (рис. 8 а).

Затопление вызвало двух-трехкратное повышение β-аланина в лубе ствола в июле и августе, в хвое прошлого года – в августе, в корнях, испытывающих гипоксию, существенного накопления по сравнению с контролем не отмечено (рис. 8 Б).

Под влиянием дефицита влаги в почве содержание β-аланина в июле возрастало в 40 -55 раз по сравнению с контролем в хвое текущего и прошлого года и в лубе ствола, но в дальнейшем эти различия уменьшались и осенью содержание аминокис-

лоты упало ниже контроля. В лубе корней в первый срок содержание β -аланина несущественно отличалось от контроля, затем существенно снизилось в августе и лишь в сентябре повысилось на 60% по сравнению с контролем (рис. 8 В).

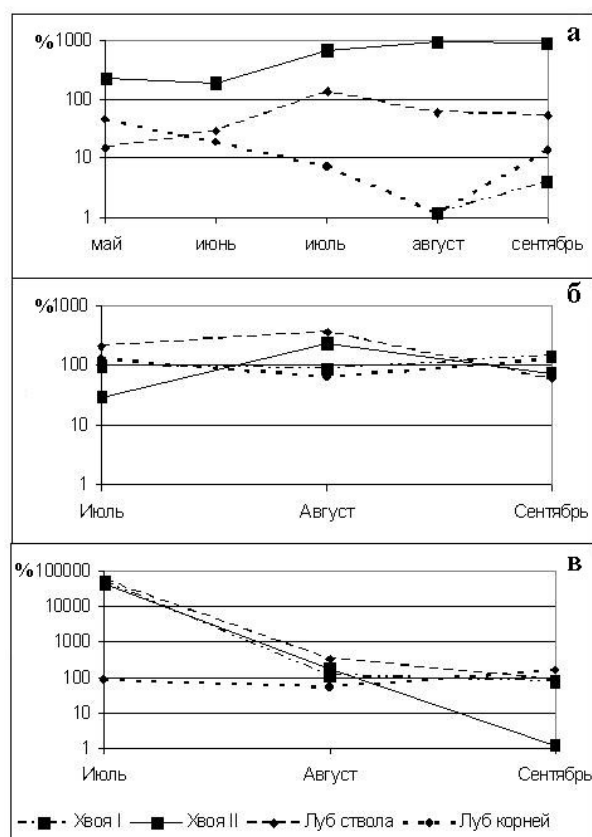


Рисунок 8 – Динамика β – аланина в хвое и лубе ствола и корней подроста сосны обыкновенной под влиянием охлаждения (а), затопления (б) и дефицита влаги (в) в ризосфере, % к контролю

Идентифицированные в тканях исследованных видов хвойных непротеиногенные аминокислоты выполняют в растительных клетках самые разнообразные функции: участвуют в метаболизме протеиногенных аминокислот, защищают клетки от стрессовых воздействий, они не имеют кодирующих триплетов и не могут участвовать в синтезе белка, но некоторые из них обнаруживаются в составе белков и пептидов, что рассматривается как результат посттрансляционной модификации.

Например, α -аминоадипиновая кислота в прорастающих семенах бобовых растений присутствует в составе антибиотика глитоксина (Martinez-Villalunga et al., 2006), защищающего растения от фитопатогенов, образование ее связано с катаболизмом протеиногенной аминокислоты лизина с участием фермента лизин-кетоглутарат редуктазы (Zhu et al., 2000).

Серосодержащая аминокислота цистатионин у голосеменных растений (*Picea abies*, *Ginkgo biloba*) участвует в синтезе гомоцистеина – непосредственного предшественника протеиногенной аминокислоты метионина (Datko et al., 1974). Эта аминокислота обнаружена и у *Pinus taeda* (Hodges

et al., 1968).

В свободном виде в тканях хвойных иногда обнаруживается оксипролин – аминокислота, входящая в состав белков клеточной стенки, но не имеющая кодирующего триплета и образующаяся в результате гидроксирования пролина после включения его в состав полипептида (Lamport, 1963; Милютин и др. 1998)).

Непротеиногенные аминокислоты цитруллин и орнитин участвуют в орнитинном цикле и являются метаболическими предшественниками протеиногенной аминокислоты аргинина, присутствующей в тканях многих видов хвойных. Ранее нами была обнаружена интенсивная аккумуляция аргинина и его предшественников в тканях сосны обыкновенной в условиях сильной засухи (Sudachkova et al. 2003). Повышенная по сравнению с другими тканями доля орнитина и цитруллина в составе непротеиногенных аминокислот в древесине свидетельствует об активном функционировании орнитинового цикла в живых элементах ксилемы хвойных.

β -Аланин – входит в состав пантотеновой кислоты (витамин B5), которая в свою очередь является компонентом коэнзима А, участвующего в процессе дыхания, синтезе жирных кислот и липидов. Показано, что β – аланин в растениях образуется при распаде полиаминов, таких как спермин и спермидин (Rastogi, Davies, 1990), эта аминокислота является составной частью β -аланин бетаина – сильного осморегулятора, который способен защитить растение в условиях водного дефицита, солевого или гипоксического стресса (Raman, Rathiasabapathi, 2003). Парадоксально, что при всех видах стрессовых воздействий в наших опытах не наблюдалось накопления β -аланина в корнях, где влияние стресса должно быть наиболее сильным. Высокий уровень β -аланина в надземной части дерева и его резкое падение к осени в эксперименте с водным дефицитом в ризосфере сосны находит объяснение в особенностях постановки опыта. Опытная площадка с подростом была изолирована от поступления воды в виде осадков и внутрипочвенного стока, но воздух свободно поступал к растениям. Поэтому в июле сухой воздух усиливал эффект почвенной засухи, конец лета и осень были дождливыми с частыми росами и туманами, что компенсировало почвенный дефицит влаги в надземной части растений. В опыте с затоплением и охлаждением корневой системы также отмечено накопление β -аланина лишь в надземной части, что может быть следствием физиологической засухи, возникающей при гипотермии и гипоксии.

В тканях растений обнаруживаются три изомера непротеиногенной аминомасляной кислоты: α -, β - и γ -аминомасляные кислоты, все три изомера присутствуют в тканях исследованных нами видов хвойных. Функции этих соединений в растениях активно исследуются в последние годы. Установлен ингибирующий эффект α -аминомасляной кислоты на синтез этилена в растениях (Satoh, Esashi, 1980). Эта аминокислота входит в состав пептидов, обладающих антимикробной активностью (Brokaert et al., 1995). β -Аминомасляная кислота проявляет

фунгицидную активность, защищает растения путем активации патоген-специфических механизмов устойчивости (Cohen et al. 1994, Zimmerli et al. 2001).

Наибольшее внимание исследователей привлекает ГАМК. Увеличение содержания ГАМК наблюдается во многих растениях под влиянием разного рода стрессов: анаэробии, затопления, недостатка воды или минеральных веществ, низкой температуры, радиации, физических воздействий, низких значений pH, раневого стресса (Хавкин, 1964, Satya Narayan, Nair, 1990, Serraj, 1998, Судачкова и др. 2001). Показано, что ГАМК является модулятором ионного транспорта в растениях (Kinnerly, Lin, 2000) и участвует в передаче стрессовых сигналов (Shelp et al. 1999). В растениях обнаружено большое число пептидов, в которых ГАМК связана как с протеиногенными, так и непротеиногенными аминокислотами (Sunge, 1968).

Увеличение содержания ГАМК как и β -аланина отмечается только в надземной части дерева при сочетании почвенной и воздушной засухи и при пониженной температуре почвы. Это можно рассматривать как стрессовую реакцию на водный дефицит. Возможно, что низкие температуры в ризосфере снижают в корнях активность глутаматдекарбоксилазы, контролирующей синтез ГАМК, но отсутствие аккумуляции ГАМК в корнях заставляет предполагать и иные функции этого соединения. В надземной части дерева избыток азота, не использованного на построение фитомассы растений в условиях низкотемпературного стресса. Вероятно избыток аммонийного азота, не использованного в процессах новообразования и роста тканей и органов на построение фитомассы, в стрессовых условиях скапливается в хвое и стволе и может быть причиной увеличения концентрации ГАМК и β -аланина в надземных органах. Та же причина лежит в основе аккумуляции больших количеств ГАМК в камбиальной зоне ствола и корней. В этой ткани ГАМК функционирует в качестве соединения – депонента аминокислот, высвобождающихся из фенилаланина в процессе лигнификации камбиальных производных. Таким образом, непротеиногенные аминокислоты и особенно ГАМК – важный компонент обмена азотистых соединений в тканях древесных видов хвойных.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Гудвин, Т. Введение в биохимию растений / Т. Гудвин, Э. Мерсер. - М.: Мир, 1986. - Т.1. - 392 с.
- Милутина, И.Л. Влияние эдафических условий на рост и обеспеченность метаболитами листовницы Гмелина на мерзлотных почвах Центральной Сибири / И.Л. Милутина, Г.П. Семенова, В.В. Стасова, Н.Е. Судачкова // Лесоведение. - 1998. - № 5. - С. 3-9.
- Судачкова, Н.Е. Влияние раневого стресса на состав свободных аминокислот и белков в тканях ствола сосны обыкновенной / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милутина, Г.П. Семенова // Лесоведение. - 2001. - № 1. - С. 32-37.
- Судачкова, Н.Е. Влияние стрессовых воздействий в ризосфере на состав свободных аминокислот в тканях сосны обыкновенной / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милутина, Л.И. Романова // J. Stress Physiol. - 2007. - V.3, No 2. - P. 4-14.
- Хавкин, Э.Е. Возрастные изменения свободных аминокислот и накопление γ -аминомасляной кислоты в листьях бобовых растений / Э.Е.Хавкин // Физиол. растений. - 1964. - Т. 11, Вып. 5. - С. 862-866.
- Brokaert, B. Plant defensins: novel antimicrobial peptides as component of the host defense system / B. Brokaert, F.R.G. Terras, B.P. Cannune, R.W. Osborn // Plant Physiol. - 1995. - V. 108, No 4. - P. 1353-1358.
- Cohen, J. [beta] – Aminobutyric acid induces the accumulation of pathogenesis related proteins in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). Plants and resistance to late blight infection caused by *Phytophthora infestans* / J. Cohen, T. Niderman, E. Mosinger, R. Fluhr // Plant Physiol. - 1994. - V. 104, No 1. - P. 59-66.
- Datko, A.H. Homocysteine biosynthesis in green plants / A.H. Datko, J. Giovanelli, S.H. Mudd // J. Biol. Chemistry. - 1974. - V.249, No 4. - P. 1139-1155.
- Hodges, J.D. Amino acids in inner bark of loblolly pine, as effected by the southern pine beetle and associated microorganisms / J.D. Hodges, J. Baras, J.K. Mauldin // Can. J. Bot. - 1968. - V.46, No.12. - P. 1467-1472.
- Kinnersley, A.M. Receptor modifiers indicate that 4-aminobutyric acid (GABA) is a potential modulator of ion transport in plants / A.M. Kinnersley, F. Lin // Plant Growth Regul. - 2000. - V. 32, No 1. - P. 65-76.
- Lampert, D.T.A. Oxygen fixation into hydroxyproline of plant cell wall protein / D.T.A. Lampert // J. Biol. Chem. - 1963. - V. 238, No 4. - P. 1438-1440.
- Martinez – Villaluenga, C. Kinetics of free protein amino acids, free non protein amino acids and trigonelline in soybean (*Glycine max* L.) and lupin (*Lupinus angustifolius* L.) / C. Martinez – Villaluenga, Y.-H. Kuo, F. Lambein, J. Frias, C. Vidal-Valverde // Euro. Fd. Res. Tech. - 2006. - V.224, No 2. - P. 177-186.
- Raman, S. B. β -Alanine, N-methyltransferase of *Limonium latifolium* cDNA cloning and functional expression of novel N-methyltransferase implicated in the synthesis of the osmoprotectant β -alanine betaine / S. B. Raman, B. Rathiasabapathi // Plant Physiol. - 2003. - V.132, No.3. - P. 1642-1651.
- Rastogi, R. Polyamine metabolism in ripening tomato fruit / R. Rastogi, P.J. Davies // Plant Physiol. - 1990. - V.94, No 3. - P. 1449-1455.
- Satoh, S. Alpha-aminoibutyric acid: a probable competitive inhibitor of conversion of 1- aminocyclopropane 1-carboxylic acid to ethylene / S. Satoh, Y. Esashi // Plant Cell Physiol. - 1980. - V.21, No 6. - P. 939-949.
- Satya Narayan, V. Metabolism, enzymology and possible roles of 4-aminobutyrate in higher plants / V. Satya Narayan, P. M. Nair // Phytochemistry. - 1990. - V. 29, No 2. - P. 367-375.
- Schneider, S. Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: a comparison of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) under field conditions / S. Schneider, A. Gebler, P. Weber, D. von Sengbusch, U. Hanemaann, H. Rennenberg // New Phytol. - 1996. - V.134, No 4. - P. 103-114.
- Serraj, R. Accumulation of γ -aminobutyric acid in nodulated soybean in response to drought stress / R. Serraj, B.J. Shelp, T.R. Sinclair // Physiologia Plantarum. - 1998. - V. 102, No 1. - P. 79-86.
- Shelp, B.J. Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid / B.J. Shelp, A.W. Bown, M.D. McLean // Trends in Plant Science. - 1999. - V. 4, No 11. - P. 446-452.
- Sudachkova, N.E. Influence of water deficit on contents of carbohydrates and nitrogenous compounds in *Pinus*

- sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. Tissues / N.E. Sudachkova, I.L. Milyutina, G.P. Semenova // Eurasian J. For. Res. - 2002. - V. 4. - P. 1-11.
- Synge, R.L.M. Occurrence in plants of amino acid residues chemically bound other-wise than in proteins / R.L.M. Synge // Ann. rev. plant physiol. -1968.- V. 19. -P. 113-136
- Zhu, X. The catabolic function of the α -aminoadipic acid pathway in plants is associated with unidirectional activity of lysine-oxoglutarate reductase, but not saccharopine dehydrogenase / X. Zhu, G. Tang, G. Galili // Biochem. J. - 2000. - V. 351, No 1. - P. 215-220.
- Zimmerli, L. (beta) – Aminobutyric acid – induced protection of Arabidopsis against the necrotrophic fungus *Botrytis cinerea* / L. Zimmerli, J.P. Metraux, B. Mauch-Mani // Plant Physiol. - 2001. - V.126, No.2. - P. 517-527.
-

Поступила в редакцию 8 апреля 2008 г.
Принята к печати 27 августа 2008 г.