

УДК 630*161.036:630*17:582.475.2

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АМИНОКИСЛОТ ПО СТРУКТУРНЫМ ЭЛЕМЕНТАМ ДЕРЕВА ЛИСТВЕННОЙ ГМЕЛИНЫ НА КРИОГЕННЫХ ПОЧВАХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ*

© 2005 г. Н. Е. Судаchkова, И. Л. Милюткина, Г. П. Семенова

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 11.11.2004 г.

Изучено распределение свободных аминокислот в хвое, лубе, камбиальной зоне и древесине по всей длине осевых органов (ствола и корней) лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. из Эвенкии в июле в криолитозоне при температуре корнеобитаемого слоя почвы 2-5°C. Во всех тканях обнаружено 26 свободных аминокислот и 2 амида, в том числе 8 непротеиногенных аминокислот, доля которых от суммы свободных аминокислот варьирует от 17% в корнях до 55% в тканях ствола. Отмечена тканеспецифичность состава свободных аминокислот. В хвое, лубе и камбиальной зоне ствола доминирует γ -аминомасляная кислота, в древесине ствола и во всех тканях скелетных корней - глутаминовая кислота. Обнаружен концентрационный градиент аминокислот по длине осевых органов. На холодных почвах отмечено повышенное содержание свободных аминокислот и изменение их соотношения в тканях корней по сравнению с тканями ствола. Все исследованные ткани достоверно отличаются по соотношению отдельных аминокислот.

Лиственница Гмелина, гипотермия, свободные аминокислоты, общий азот, хвоя, луб, камбиальная зона, древесина.

Лиственница Гмелина выходит на северный предел лесной зоны в Средней Сибири, и ее ареал в основном связан с зоной распространения вечной мерзлоты [1]. Основным фактором, ограничивающим рост древесных растений в этих условиях, - это корневая гипотермия. Как известно, почвы криолитозоны обеднены азотом [4] и нитратным азотом в частности [6]. В составе небелковых форм азота в тканях хвойных минеральный азот представлен солями аммония, органический небелковый азот - аминокислотами и амидами. Уровень и состав аминокислот связан с наличием минеральных форм азота в почве и регулирует их поступление в растения [15]. В качестве минерального источника азота хвойные предпочитают соли аммония, поглощение которых на порядок превосходит поглощение нитратов [21], а также свободные аминокислоты [24, 28]. Содержание свободных аминокислот на криогенных почвах в корнеобитаемой зоне корней в районе исследования (особенно в подстилке) достаточно велико [6].

В настоящее время имеется достаточно сведений о составе, локализации и транспорте аминокислот в различных органах растений, но в качестве объектов исследования, как правило, используются однолетние растения или сеянцы древесных

растений [2, 14, 19]. Относительно дальнего транспорта аминокислот в многолетних древесных растениях сведения появились лишь в последние годы [16, 17, 23]. Ранее было показано, что в лубе корней лиственницы Гмелина из различных местообитаний на вечной мерзлоте повышено содержание общего, белкового азота и свободных аминокислот по сравнению с лубом ствола [9]. Особенностью деятельности корней на криогенных почвах является повышенная интенсивность поглощения минеральных соединений, в том числе и азота, при пониженных температурах [5]. Важно выяснить, сказывается ли это на содержании и распределении свободных аминокислот между надземной частью и корневой системой дерева в условиях значительного перепада температур между ризосферой и надземной частью, характерного для естественных условий произрастания на криогенных почвах. В связи с вышесказанным в задачу исследования входило изучение распределения свободных аминокислот по тканям ствола и корней лиственницы Гмелина в условиях большой разницы температур в надземной части и ризосфере.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Изучали распределение свободных аминокислот по высоте 52-летнего дерева лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. высотой 6 м и

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (04-04-49418) и гранта ККФН (12 F031C).

диаметром на высоте груди 4.8 см из лиственничника голубично-зеленомошного с сильно развитой подстилкой на естественно дренированном участке в пойме р. Кочечум вблизи пос. Тура (64° с.ш., 100° в.д.) в Эвенкии в зоне сплошного распространения вечной мерзлоты. В момент проведения опыта в июле температура воздуха достигала 26°C, температура в корнеобитаемом минеральном слое почвы составляла 2-5°C. Дерево спиливали, разделяли ствол по мутовкам, с 3, 5, 7, 10, 14, 19-й мутовки ствола (что соответствовало расстоянию от верхушки 0.4, 1.0, 2.1, 3.1, 3.7, 4.3 м) брали образцы луба и древесины, для чего из середины мутовки выпиливали 15-сантиметровый участок, разделяли по камбиальному слою на древесину и коровой комплекс, с поверхности древесины снимали слой камбия и его неодревесневших производных (называемый в дальнейшем камбиальной зоной), из корового комплекса удаляли корку, оставляя луб. Из древесины, камбиальной зоны и луба готовили средние образцы путем измельчения и перемешивания. Средние образцы древесины, камбиальной зоны и луба готовили также из отрезков скелетных корней, выпиленных на расстоянии 0.05, 0.4 и 1 м от корневой шейки дерева. С веток перечисленных мутовок собирали хвою и составляли средний образец для каждой мутовки. Из средних образцов хвои, древесины, камбиальной зоны и луба ствола и корней брали навески по 2 г в трех повторностях и фиксировали 80%-м этанолом. Для определения свободных аминокислот навеску ткани экстрагировали 80%-м этанолом; экстракт выпаривали, растворяли в воде; растворимые белки осаждали хлороформом; экстракт очищали на колонке с катионитом КУ-2; элюат концентрировали и проводили определение на аминокислотном анализаторе ААА-339. Для определения общего азота ткани фиксировали паром, высушивали, измельчали до порошкообразного состояния и проводили озоление материала по Кьельдалю и определение азота с реактивом Несслера [12]. Повторность анализов трехкратная, достоверность различий оценивалась по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование проводилось летом, когда закончилась весенняя ремобилизация азотных соединений, связанная с охвоением, поэтому содержание свободных аминокислот на разной высоте деревьев в лубе, камбиальной зоне и древесине ствола и корней характеризует типичное распределение по тканям и органам в период интенсивного вегетирования.

Общее содержание аминокислот в различных тканях определяли путем суммирования концентраций индивидуальных соединений. Усредненные данные по всей длине осевых органов (ствола и



Рис. 1. Среднее по длине ствола и корней содержание общего азота и свободных аминокислот в различных тканях и органах лиственницы Гмелина: 1 - свободные аминокислоты, 2 - общий азот, а - хвоя, б - луб, в - камбиальная зона, г - древесина.

корней) по содержанию общего азота и свободных аминокислот в хвое, лубе, камбиальной зоне и древесине приведены на рис. 1. Распределение суммы свободных аминокислот по тканям отличается от распределения общего азота. Максимальное суммарное содержание аминокислот обнаруживается в камбиальной зоне лиственницы Гмелина, далее следуют ткани хвои и луба, минимальная концентрация аминокислот отмечена в древесине. По содержанию общего азота хвоя и камбиальная зона меняются местами, дальнейшая последовательность остается. Различия по содержанию общего азота статистически достоверны при уровне значимости различий 0.05 между всеми тканями, а для свободных аминокислот - для всех тканей, за исключением различий между лубом и древесиной.

Для исследования транспортных форм азота обычно изучают состав ксилемного сока, для чего используют или отдельные ветви или участки ствола дерева [17, 23], при этом не учитывается возможность изменения их состава по высоте ствола вследствие различной интенсивности адсорбции основных, нейтральных и кислых аминокислот клеточными стенками мертвых трахеид [2]. Поэтому имеет смысл исследовать общее содержание свободных аминокислот в ткани по длине осевых органов. Как следует из рис. 2, в камбиальной зоне и лубе явно прослеживается возрастание суммарной концентрации аминокислот в скелетных корнях по сравнению со стволом, особенно вблизи корневой шейки. Максимальное содержание свободных аминокислот в хвое обнаружено в 3-й мутовке, затем отмечается снижение и снова увеличение в самой нижней, 19-й мутовке. Распределение свободных аминокислот в древесине стволовой части сходно с распределением этих соединений в хвое.

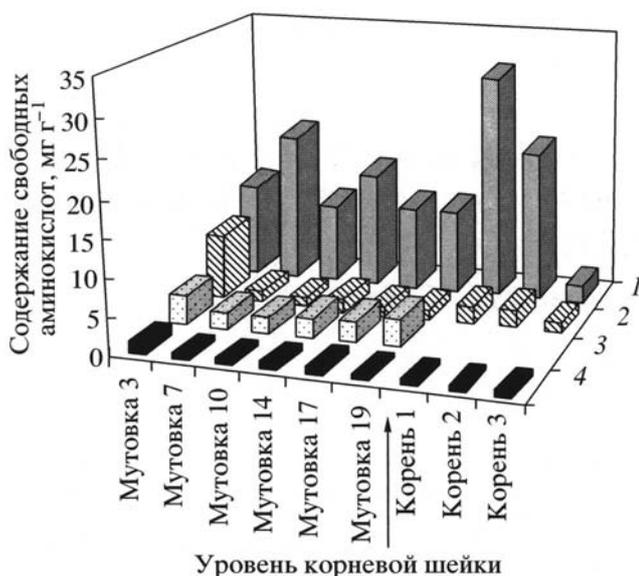


Рис. 2. Распределение суммы свободных аминокислот по длине ствола и корней в различных тканях и органах лиственницы Гмелина: 1 - камбиальная зона, 2 - луб, 3 - хвоя, 4 - древесина.

Поскольку концентрация свободных аминокислот в различных тканях отличается более чем на порядок, в дальнейшем при сравнении отдельных тканей содержание индивидуальных аминокислот выражали в процентах от суммы аминокислот в данной ткани. Всего в тканях лиственницы Гмелина было идентифицировано 26 аминокислот и два амида (рис. 3). В составе свободных аминокислот всех тканей доминируют 4-5 соединений, среднее содержание которых превышает 3% от суммы. В число доминирующих аминокислот во всех тканях входят глутамат и аланин. Аспарагиновая кислота входит в группу доминирующих аминокислот во всех тканях, кроме луба скелетных корней, серии - во всех тканях ствола и в древесине корней, треонин - в лубе и камбиальной зоне корней, пролин - в лубе корней, оксипролин - в древесине корней, цитруллин - в тонких корнях и фенилаланин - в хвое. Таким образом, исследованные ткани отличаются по составу доминирующих аминокислот.

Большинство свободных аминокислот обнаруживается ниже 3% от суммы. Исключение состав-

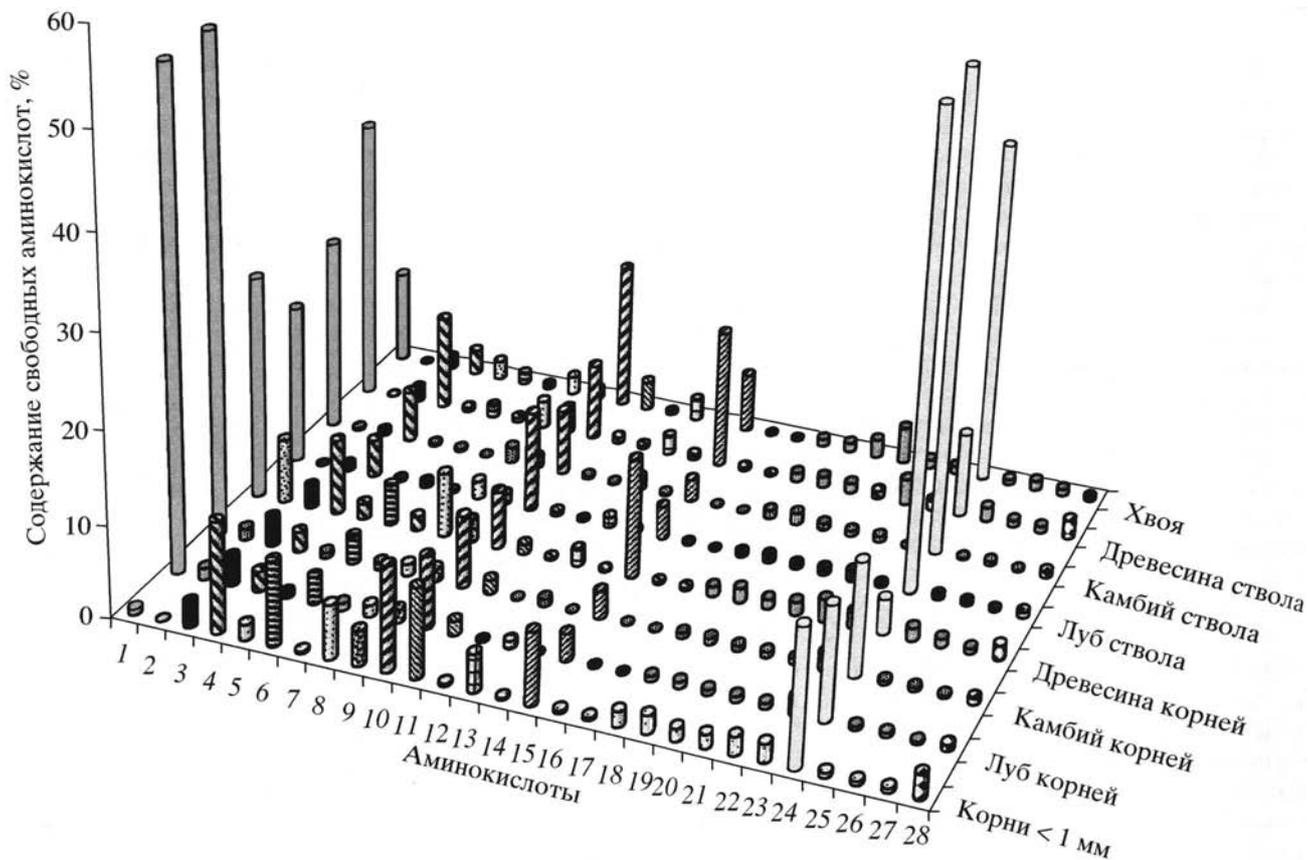


Рис. 3. Среднее содержание свободных аминокислот в тканях хвои, ствола и корней лиственницы Гмелина, % от суммы: 1 - глутаминовая, 2 - оксипролин, 3 - треонин, 4 - серин, 5 - аспарагин, 6 - глутамин, 7 - α -аминоадипиновая, 8 - пролин, 9 - глицин, 10 - аланин, 11 - цитруллин, 12 - α -аминомасляная, 13 - валин, 14 - цистин, 15 - аспарагиновая, 16 - цистатионин, 17 - метионин, 18 - изолейцин, 19 - лейцин, 20 - тирозин, 21 - фенилаланин, 22 - β -аланин, 23 - β -аминомасляная, 24 - γ -аминомасляная, 25 - орнитин, 26 - лизин, 27 - гистидин, 28 - аргинин.

ляют корни толщиной менее 1 мм, в составе пула свободных аминокислот которых концентрация 9 аминокислот превышает 3% от суммы и диапазон различий по содержанию отдельных аминокислот в тонких корнях меньше, чем в других исследованных тканях, и доминирование отдельных аминокислот менее выражено. В тканях корней в сравнении со стволом резко меняется соотношение γ -аминоасляной кислоты (ГАМК) и глутаминовой кислоты (рис. 3). Если в стволе доминирует ГАМК, то в корнях - глутаминовая кислота, хотя в тонких корнях глутаминовая кислота составляет лишь 0.6% общего содержания аминокислот.

Распределение свободных аминокислот по длине ствола и корней в определенной степени отражает интенсивность транспорта, синтеза и аккумуляции этих соединений. Как показано на рис. 4, а, в хвое последовательных мутовок в базипетальном направлении возрастает доля ГАМК в составе свободных аминокислот, достигая в последней живой мутовке 55%, заметно снижается доля аланина с 22 до 11%, в то время как уровень глутаминовой кислоты и ее амида, а также серина не обнаруживают четкой связи с высотой расположения мутовки. Аспарагиновая кислота и ее амид обнаруживают некоторую тенденцию к увеличению в нижних мутовках. В лубе также преобладает ГАМК (рис. 4, б), но в противоположность хвое обнаруживается снижение ее доли от вершины к последней мутовке и корням. Содержание глутаминовой и аспарагиновой кислот и их амидов, напротив, увеличивается в базипетальном направлении. Динамика аланина и серина не связана с высотой расположения мутовок. В камбиальной зоне (рис. 4, в), как и в лубе, отмечается противоположная направленность изменений содержания ГАМК и глутаминовой кислоты от вершины к корню, причем процентное содержание глутаминовой кислоты и ее амида в камбиальной зоне корней достигает максимума в сравнении с другими тканями (75%), а уровень аланина и аспарагиновой кислоты и ее амида ниже, чем в лубе.

Существенно отличается от остальных тканей соотношение аминокислот в древесине (рис. 4, г). В этой ткани всегда превалирует глутаминовая кислота; доля аспарагиновой кислоты и аспарагина, а также серина в древесине выше, а ГАМК ниже, чем во всех других тканях. В древесине отмечается также повышенное содержание (до 9%) аргинина в сравнении с другими тканями (рис. 3). Оценка достоверности различий показывает, что при уровне значимости различий 0.05 средние для всего дерева (включая луб, камбиальную зону и древесину корней) значения процентного содержания свободных аминокислот достоверно отличаются хвое от всех остальных тканей повышенным уровнем аланина и ароматических аминокислот (фенилаланин + тирозин) и пониженным - глутаминовой кислоты и ее амида. Для луба ха-

рактерно повышенное содержание ГАМК и пониженное аспарагиновой кислоты и аспарагина, серина и ароматических аминокислот в сравнении с древесиной. Древесина достоверно отличается от всех тканей повышенным содержанием серина, суммы аспарагиновой кислоты и аспарагина и пониженной долей ГАМК, а от камбиальной зоны еще и повышенным содержанием ароматических аминокислот. Таким образом, обнаруживаются существенные тканеспецифические отличия в соотношении свободных аминокислот. Состав свободных аминокислот зрелой древесины существенно отличается не только от хвои и луба, но и от камбиальной зоны. По составу этих соединений камбиальная зона ближе к флоэме, чем к зрелой ксилеме.

Повышенное содержание в составе древесины аминокислот с короткой углеродной цепью (аспарагин, серин, аланин, глицин), обычно преобладающих в автотрофных тканях, возможно, является следствием функционирования горизонтальных транспортных потоков между ксилемой и флоэмой. Так, например, установлен интенсивный обмен глицина и аспарагиновой кислоты между флоэмой и ксилемой ели европейской [16]. В клеточных стенках растений обнаружены богатые глицином белки, где глицин составляет 50-70% [13]. Возможно, глицин избирательно поступает в древесину для построения клеточных стенок трахеид.

Приведенные на рис. 5 данные подтверждают, что по процентному содержанию ароматических аминокислот (фенилаланин + тирозин) хвоя существенно отличается от других тканей. Доля этих соединений возрастает в хвое от верхней мутовки до середины кроны и затем снижается. Доля ароматических аминокислот в древесине сильно варьирует на протяжении ствола и корней. Максимальное процентное содержание этих аминокислот, обнаруженное в древесине корней (на расстоянии 1 м от корневой шейки), соответствует минимальному содержанию в хвое, отмеченному в последней живой мутовке. По-видимому, в проводящих тканях ароматические аминокислоты постоянно изымаются на синтез лигнина клеточных стенок в процессе ксило- и флоэмогенеза. Повышенная по сравнению с другими тканями доля пролина в составе свободных аминокислот отмечается в древесине, особенно в древесине корней. В лубе корней также прослеживается возрастание доли пролина в сравнении со столовой частью дерева. Увеличение доли треонина также отмечается в различных тканях корней на разных расстояниях от корневой шейки.

Обнаруженные нами значительные изменения содержания свободных аминокислот в тканях луба и древесины корней в сравнении со столовой частью могут быть обусловлены по крайней мере

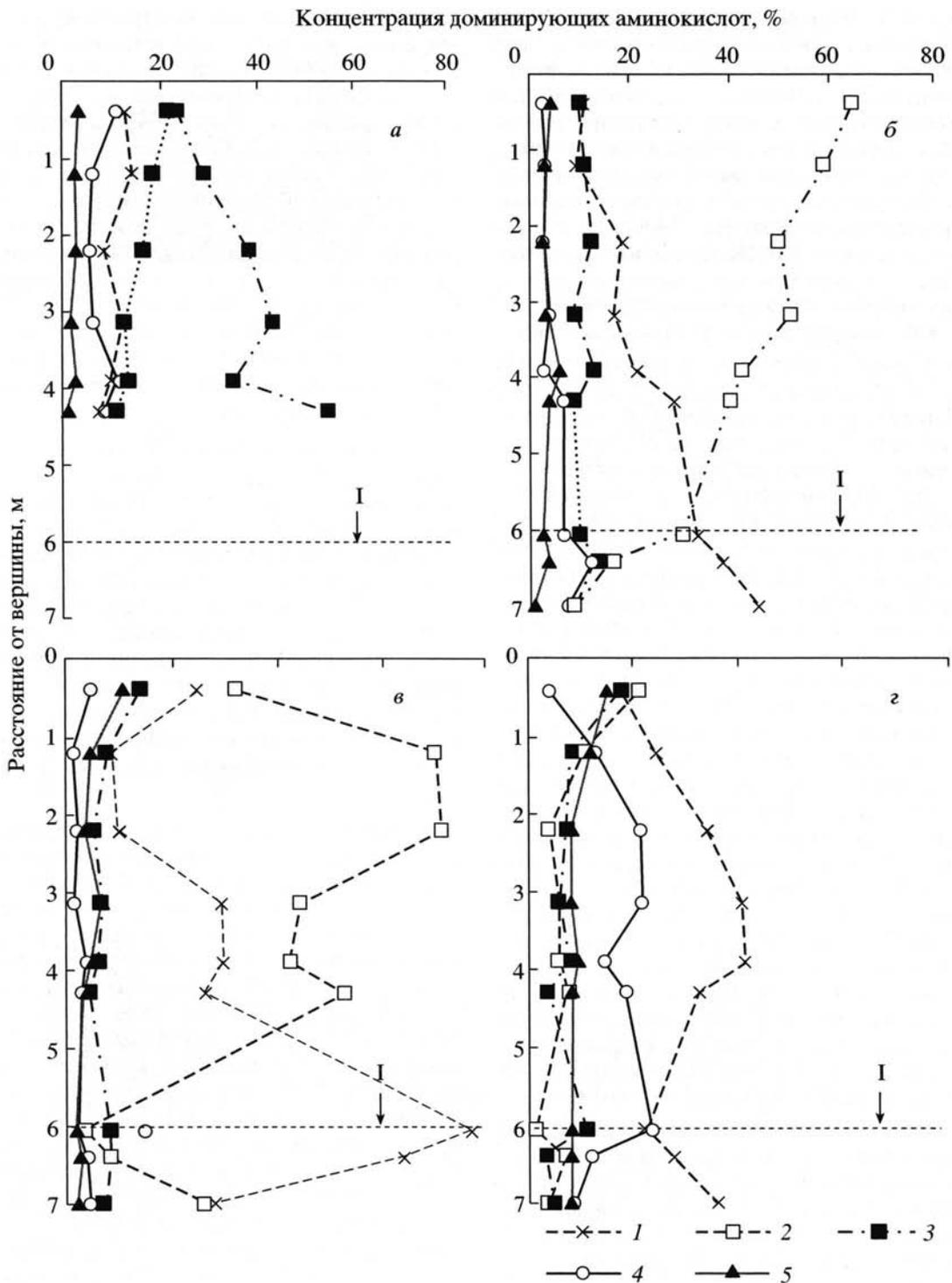


Рис. 4. Распределение доминирующих аминокислот по длине осевых органов лиственницы Гмелина: *а* - хвоя, *б* - луб, *в* - камбиальная зона, *г* - древесина; I - уровень корневой шейки, 1 - глутаминовая + глутамин, 2 - ГАМК, 3 - аланин, 4 - аспарагиновая + аспарагин, 5 - серин.

двумя причинами: низкой температурой в корнеобитаемом слое, влияющей на транспорт аминокислот, или синтезом аминокислот в корнях в процессе первичной ассимиляции поглощаемого корнями минерального азота. Реакция состава

свободных аминокислот древесных растений на пониженные температуры неоднозначна. Установлено, например, что температура почвы может влиять на соотношение аминокислот в кислом соке яблони: низкая температура (8°C)

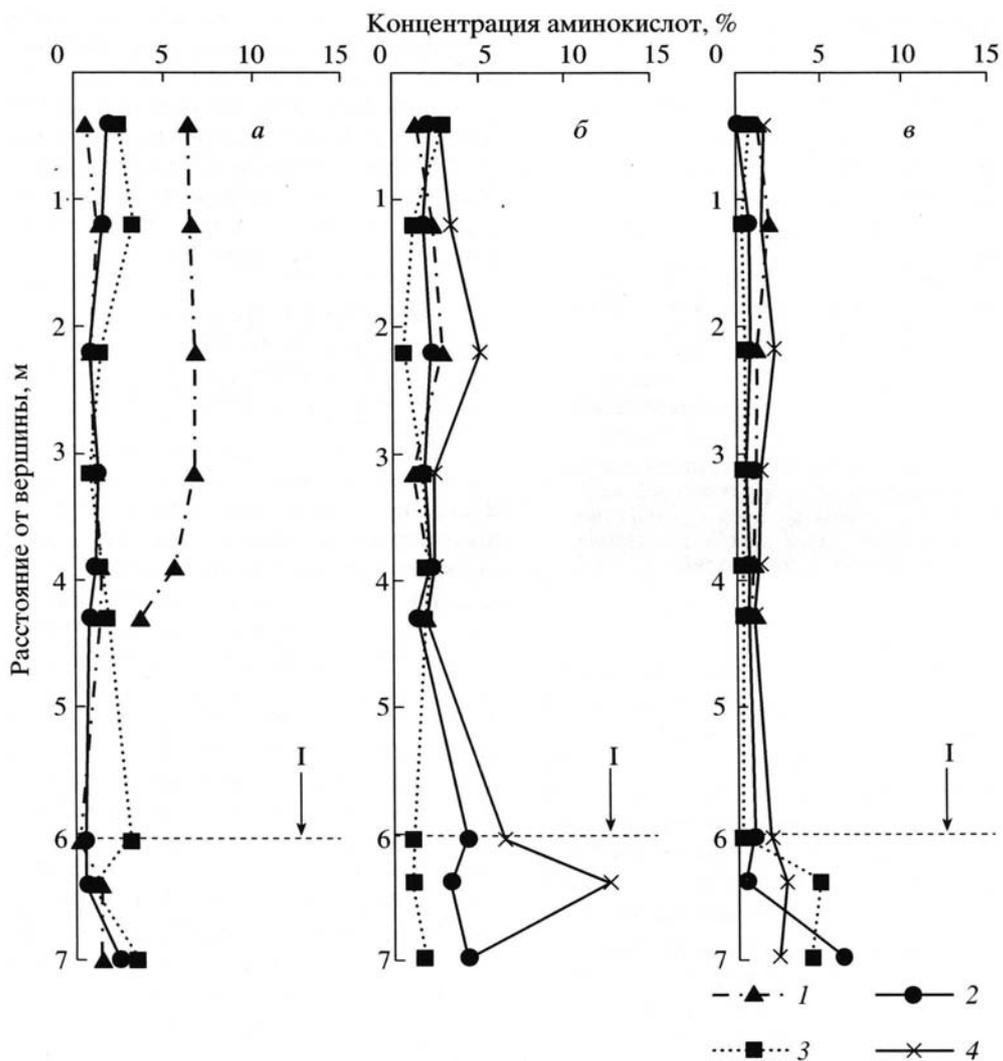


Рис. 5. Распределение ароматических аминокислот (фенилаланин + тирозин) (а), пролина (б) и треонина (в) по высоте дерева, % от суммы: I - уровень корневой шейки, 1 - хвоя, 2 - луб, 3 - камбиальная зона, 4 - древесина.

вызывает снижение содержания аспарагиновой кислоты, аспарагина и аргинина и увеличение глутаминовой кислоты и ее амида [33]. В побегах ели (*Picea mariana*) при температуре 5°C накапливался пролин и аргинин [25]. В лубе тополя бальзамического при охлаждении ветвей в июне до 4°C отмечалось резкое возрастание общего содержания свободных аминокислот, особенно валина и изолейцина, тогда как в другие летние месяцы подобная обработка не вызывала существенного увеличения свободных аминокислот [18]. При понижении температуры воздуха в начале вегетации в ночные часы ниже нуля (-3°C) в хвое сосны обыкновенной повышалось содержание глутаминовой кислоты, серина, глицина, аланина [7]. Таким образом, изменение соотношения аминокислот в лубе и древесине корней может быть результатом воздействия низких температур. Вместе с тем соотношение свободных аминокис-

лот в тонких корнях существенно отличается как от луба, так и древесины скелетных корней (рис. 3). Если допустить, что синтез аминокислот происходит именно в тонких корнях, то состав аминокислот в них наиболее близко отражает картину первичного синтеза, тогда как состав аминокислот тканей толстых корней в значительной мере определяется процессами транспорта. Не исключено, что на состав аминокислот тонких корней оказывает влияние присутствие микоризы.

В составе свободных аминокислот идентифицировано 8 непротеиногенных (цитруллин, орнитин, цистатионин, β-аланин, α-аминоадипиновая, α-аминомасляная, β-аминомасляная, γ-аминомасляная кислоты), а также оксипролин, входящий в состав белков клеточной стенки, но не имеющий кодирующего триплета и образующийся в результате гидроксирования пролина после включения его в состав полипептида [22]. Учас-

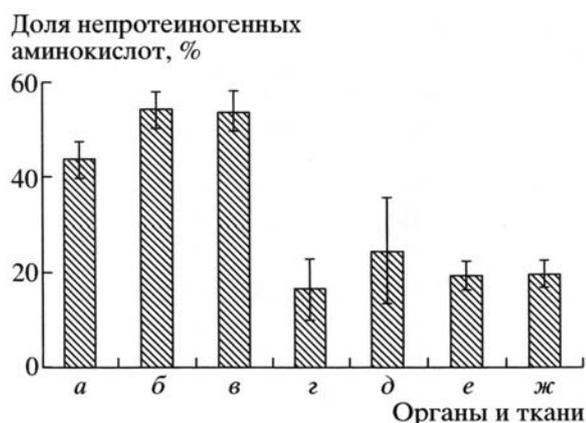


Рис. 6. Доля непротеиногенных аминокислот в составе свободных аминокислот различных тканей лиственницы Гмелина, % от суммы: а - хвоя, б - луб ствола, в - камбиальная зона ствола, г - древесина ствола, д - луб корней, е - камбиальная зона корней, ж - древесина корней.

тие непротеиногенных аминокислот в общем пуле свободных аминокислот в лубе и камбиальной зоне ствола превышает 50%, в хвое - 40% (рис. 6). В тканях корней и древесине ствола доля непротеиногенных аминокислот резко падает, варьируя в пределах 17-24%. Различия по содержанию непротеиногенных кислот между тканями ствола и корней статистически достоверны при уровне значимости различий 0.01, исключая древесину.

Особого внимания заслуживает высокий процент ГАМК в тканях лиственницы. Увеличение содержания ГАМК наблюдается во многих растениях под влиянием разного рода стрессов: анаэробноз, затопления, недостатка воды или минеральных веществ, низких температур, радиации, физических воздействий, низких рН, раневого стресса [8, 11, 27, 29]. Показано, что ГАМК является модулятором ионного транспорта в растениях [20] и участвует в передаче стрессовых сигналов [30]. В растениях обнаружено большое число пептидов, в состав которых наряду с протеиногенными и непротеиногенными аминокислотами входит ГАМК [32]. В нашем случае при температуре в корнеобитаемом слое 2-5°C отмечается резкое снижение содержания ГАМК и повышение содержания глутаминовой кислоты и ее амида. Не исключено, что низкие температуры в ризосфере снижают активность глутаматдекарбоксилазы, контролирующей синтез ГАМК.

Часть непротеиногенных аминокислот обнаруживается не во всех тканях и в невысоких концентрациях, в частности, оксипролин, который присутствует в малой концентрации только в камбиальной зоне ствола и корней и в ощутимых количествах в древесине корней. Поскольку оксипролин - компонент ковалентно- и ионно-связанных белков клеточной стенки [10], логично

предположить, что появление оксипролина в свободном виде связано с деструкцией этой фракции белка. Появление заметного количества свободного оксипролина было обнаружено под влиянием различных стрессов: в раневой древесине сосны обыкновенной [9], в побегах лиственницы Гмелина весной на криогенных почвах [8], в корнях трех видов хвойных (*Picea glauca*, *Picea mariana*, *Pinus banksiana*) по мере усиления засухи [14]. Таким образом, появление свободного оксипролина в камбии и древесине и возрастание его количества в корнях лиственницы Гмелина позволяет предполагать его функцию как индикатора стрессового состояния растений.

Присутствие непротеиногенных аминокислот орнитина и цитруллина в тканях лиственницы Гмелина свидетельствует о функционировании орнитинового цикла, участвующего в синтезе протеиногенной аминокислоты аргинина. Повышенная по сравнению с другими тканями доля аргинина в составе аминокислот древесины (рис. 3) подтверждает функцию древесины как запасующей ткани. Ранее было показано, что аргинин накапливается в тканях сосны обыкновенной в зимний период, выполняя функции резервирования азота и нейтрализации вредного действия нитратов и нитритов [26], а также в побегах сосны обыкновенной и лиственницы сибирской под влиянием засухи [31]. Примечательно, что в период роста побегов у лиственницы сибирской наблюдается минимальный уровень аргинина в хвое [3], что также подтверждает функцию этой аминокислоты как резервного соединения.

Выводы. 1. В составе свободных аминокислот всех тканей лиственницы Гмелина доминируют 4-5 соединений, содержание которых превышает 3% от суммы. В число доминирующих во всех тканях входят глутамат и аланин. В хвое, лубе и камбиальной зоне ствола доминирует ГАМК. Аспарагиновая кислота входит в группу доминирующих во всех тканях кроме луба скелетных корней, серии - во всех тканях ствола и в древесине корней, треонин - в лубе и камбиальной зоне корней, пролин - в лубе корней, оксипролин - в древесине корней, цитруллин - в тонких корнях и фенилаланин - в хвое.

2. В условиях низких температур в ризосфере отмечается концентрационный градиент аминокислот на протяжении осевых органов дерева. Для луба и камбиальной зоны характерен убывающий в базипетальном направлении градиент ГАМК и возрастающий - глутаминовой кислоты. Для хвои - возрастающий градиент ГАМК и убывающий - аланина. Ткани корней отличаются от тканей ствола повышенным содержанием свободных аминокислот, особенно протеиногенных, что может быть следствием корневой гипотермии.

3. Ткани хвои, луба, камбиальной зоны и древесины отличаются по составу доминирующих аминокислот и обнаруживают достоверные тканеспецифичные отличия. Для хвои специфична повышенная по сравнению с другими тканями доля ароматических аминокислот и аланина, для древесины - аспарагиновой кислоты, серина и пролина.

4. Существенную часть общего пула свободных аминокислот в тканях лиственницы Гмелина составляют непротеиногенные аминокислоты (17-55%), среди которых доминирует ГАМК. Минимальное содержание этих соединений отмечено в древесине ствола и в камбиальной зоне, древесине и лубе корней, максимальное — в лубе и камбии ствола, что может быть связано с низкой температурой в ризосфере. Присутствие свободного оксипролина в заметной концентрации в древесине корней может быть показателем стрессового состояния, вызванного гипотермией в ризосфере.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А.* Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, 1997. 208 с.
2. *Измайлов С.Ф.* Азотный обмен в растениях. М.: Наука, 1986. 320 с.
3. *Кудашова Ф.Н.* Сезонная динамика свободных аминокислот в хвое и корнях некоторых хвойных // Биохимическая характеристика хвойных пород Сибири в связи с их ростом и морфогенезом. Новосибирск: Наука, 1974, С. 111-127.
4. *Поздняков Л.К.* Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.
5. *Прокушкин С.Г.* Минеральное питание сосны (на холодных почвах). Новосибирск: Наука, 1982. 190 с.
6. *Прокушкин С.Г., Абаимов А.П., Прокушкин А.С., Каверзина Л.Н.* Азотное питание лиственничников на мерзлотных почвах Средней Сибири // Сиб. экологический журн. 2002. № 2. С. 203-211.
7. *Судацкова Н.Е.* Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 230 с.
8. *Судацкова Н.Е., Милютин И.Л., Семенова Г.П.* Влияние раневого стресса на состав свободных аминокислот и белков в тканях ствола сосны обыкновенной // Лесоведение. 2001. № 1. С. 32-37.
9. *Судацкова Н.Е., Милютин И.Л., Семенова Г.П., Кудашова Ф.Н., Кожевникова Н.Н.* Рост и обеспеченность углеводами и азотсодержащими соединениями лиственницы Гмелина в северной и южной частях ее ареала // Сиб. экологический журн. 1998. № 3-4. С. 291-297.
10. *Судацкова Н.Е., Семенова Г.П.* Белки клеточных стенок ксилемы древесных растений и их функции в регуляции роста клеток // Лесоведение. 1988. № 1. С. 26-32.
11. *Хавкин Э.Е.* Возрастные изменения свободных аминокислот и накопление γ -аминомасляной кислоты в листьях бобовых растений // Физиол. растений. 1964. Т. 11. Вып. 5. С. 862-866.
12. *Щетинина Л.А., Бутенко В.А.* Колориметрический метод определения общего азота в растении и почве // Почвоведение. 1957. № 8. С. 98-101.
13. *Condit C.M., Keller B.* The glycine-rich cell wall proteins of higher plants // Organization and assembly of plant and animal extracellular matrix. San Diego: Acad. Press, 1990. P. 119-135.
14. *Cyr D.R., Buxton G.F., Webb D.P., Dumbroff E.B.* Accumulation of free amino acids in the shoots and roots of three northern conifers during drought // Tree Physiol. 1990. V. 6. № 3. P. 293-303.
15. *Gessler A., Schultze M., Schrempp S., Rennenberg H.* Interaction of phloem-translocated amino compounds with nitrate net uptake by the roots of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings // J. Exp. Bot. 1998. V. 40. № 326. P. 1529-1537.
16. *Gessler A., Weber P., Schneider S., Rennenberg H.* Bidirectional exchange of amino compounds between phloem and xylem during long-distance transport in Norway spruce trees (*Picea abies* [L.] Karst) // J. Exp. Bot. 2003. V. 54. № 386. P. 1389-1397.
17. *Grassi G., Millard P., Wendler R., Tagliavini M.* Measurement of xylem sap amino acid concentrations in conjunction with whole tree transpiration estimates spring N remobilization by cherry (*Prunus avium* L.) trees // Plant Cell and Environment. 2002. V. 25. № 12. P. 1689-1699.
18. *Höllwarth M.* Der Stickstoffhaushalt von Pappelrinden und seine Beziehungen zur Temperatur // Z. Pflanzenphysiol. 1976. B. 80. № 3. P. 215-224.
19. *Kim Y.T., Glerum C., Stoddart J., Colombo S.J.* Effect of fertilization on free amino acids concentrations in black spruce and jack pine containerized seedlings // Canad. J. For. Res. 1987. V. 17. № 1. P. 27-30.
20. *Kinnerle A.M., Fang Lin.* Receptor modifiers indicate that 4-aminobutyric acid (GABA) is a potential modulator of ion transport in plants // Plant Growth Regulation. 2000. V. 32. № 1. P. 65-76.
21. *Kronzucker H.J., Siddiqi M.Y., Glass A.D.M.* Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession // Nature. 1997. V. 385. № 6611. P. 59-61.
22. *Lamport D.T.A., Northcote D.H.* Oxygen fixation into hydroxyproline of plant cell wall protein // J. Biol. Chem. 1963. V. 238. № 4. P. 1438-1440.
23. *Millard P., Wendler R., Hepburn A., Smith A.* Variation in the amino acid composition of xylem sap of *Betula pendula* Roth. trees due to remobilization of stored N in the spring // Plant Cell and Environment. 1998. V. 21. № 7. P. 715-722.
24. *Näsholm T., Ekblad E., Nordin A., Giesler R., Hodberg M., Hodberg P.* Boreal forest plants take up organic nitrogen // Nature. 1998. V. 392. № 6679. P. 914-916.
25. *Odlum K.D., Blanke T.J., Kim Y.T., Clerum C.* Influence of photoperiod and temperature of frost hardiness and free amino acid concentration in black spruce // Tree Physiol. 1993. V. 13. № 3. P. 275-282.

26. Pietiläinen P., Lähdesmäki P. Seasonal variation in the nitrogen metabolism of young Scots pine // *Silva Fennica*. 1988. V. 22. № 3. P. 233-240.
27. Satya Narayan V., Nair P.M. Metabolism, enzymology and possible roles of 4-aminobutyrate in higher plants // *Phytochemistry*. 1990. V. 29. № 2. P. 367-375.
28. Schobert C., Köckenberger W., Komor E. Uptake of amino acids by plants from the soil: a comparative study with castor bean seedlings grown under natural and axenic soil conditions // *Plant and Soil*. 1988. V. 109. № 2. P. 181-188.
29. Serraj R., Shelp B.J., Sinclair T.R. Accumulation of γ -aminobutyric acid in nodulated soybean in response to drought stress // *Physiologia Plantarum*. 1998. V. 102. № 1. P. 79-86.
30. Shelp B.J., Bown A.W., McLean M.D. Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid // *Trends in Plant Science*. 1999. V. 4. № 11. P. 446-452.
31. Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Semenova G.P. Influence of water deficit on contents of carbohydrates and nitrogenous compounds in *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. tissues // *Eurasian. J. For. Res.* 2002. № 4. P. 1-11.
32. Syngé R.L.M. Occurrence in plants of amino acid residues chemically bound other wise than in proteins // *Ann. rev. plant physiol.* 1968. V. 19. P. 113-136.
33. Tromp J., Ovaas J.C. Spring composition of xylem sap of apple with respect to amino-nitrogen and mineral elements at two root temperatures // *Z. Pflanzenphysiol.* 1981. B. 102. № 3. P. 249-255.

Distribution of Amino Acids in Structural Elements of *Larix gmelinii* Trees on Cryogenic Soils in Central Siberia

N. E. Sudachkova, I. L. Milyutina, and G. P. Semenova

The distribution of free amino acids in needles, phloem, cambium zone, and wood along the whole length of trunks and roots was studied in *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. growing in the cryolithic zone (Evenkia) at a July temperature of 2-5°C in the root-dwelling soil layer. It was found in all the plant tissues, twenty-six free amino acids and two amides, including 8 nonprotein amino acids, the content of which varies from 17% of the total free amino acids in roots to 55% in stem tissues. In needles, phloem, and cambium zone of stem, γ -aminobutyric acid predominates among free amino acids; in stem wood and in all the tissues of skeletal roots, glutamic acid prevails. A gradient of free amino acid concentrations was found along the whole length of axial organs. An elevated content of free amino acids and changes in their proportion in tissues of roots and stems were observed in trees growing on cold soils. All the tissues investigated differ significantly from each other according to the proportion of some amino acids in their composition.