

АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ХВОИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ОБЕСПЕЧЕННОСТЬЮ БОРОМ

Н.П. ЧЕРНОБРОВКИНА, доц. каф. ботаники и физиологии растений ПетрГУ, д-р биол. наук,
О.С. ДОРОФЕЕВА, асп. Института леса КарНЦ РАН,
Е.В. РОБОНЕН, ведущий. физик Института леса КарНЦ РАН

chernobrovkina@krc.karelia.ru, er51@bk.ru

В условиях Северо-Запада России и скандинавских стран отмечается дефицит азота и бора для роста растений, и в частности, – хвойных [1, 16]. У древесных растений дефицит азота и бора отражается на их росте и развитии. Особенно значительно недостаток азота и бора снижает рост сеянцев хвойных пород при выращивании в открытом грунте, поскольку из почвы лесных питомников вместе с посадочным материалом ежегодно изымаются и элементы минерального питания (ЭМП). Для эффективного внесения в почву ЭМП необходимы сведения по диагностике минерального питания растений. Ранее был предложен способ диагностики обеспечения азотом хвойных растений по активности фермента глутаминсинтетазы в хвое и корнях [1]. Способ позволяет определять точную дозу азотной подкормки, обеспечивающую максимальный прирост биомассы растений в период роста в конкретных климатических и экологических условиях. Способ диагностики обеспеченности бором растений в настоящее время не выявлен. Микроэлемент оказывает положительное влияние на рост древесных растений в очень узком диапазоне концентраций в почве [2]. Данные по содержанию бора в органах сеянцев хвойных растений не позволяют диагностировать обеспеченность микроэлементом хвойных растений в период их роста [3]. Необходимо искать качественно новые критерии диагностики обеспечения бором растений. Одним из направлений исследований является изучение физиолого-биохимических показателей растений в связи с различной обеспеченностью бором.

Механизмы использования бора древесными растениями остаются слабо изученными. В растениях бор может находиться в свободной форме – $B(OH)_3$, $B(OH)_4$ – и в виде комплексов с органическими соединениями. В клетке большая его часть представлена комплексными соединениями с полисахаридами клеточной стен-

ки. До 80 % бора клеточных стенок связано с пектиновым полисахаридом – рамногалактуронаном–II [17]. В отличие от микроэлементов-металлов бор не является компонентом или активатором ферментов; тем не менее он оказывает влияние на метаболизм азотных и фенольных соединений, углеводов, липидов, нуклеиновых кислот, ауксинов, на формирование структуры клеточных стенок и регуляцию процессов роста и развития растений [1, 3–8, 17, 18].

В истории исследований функциональной активности бора у растений выдвигались гипотезы, касающиеся роли бора в различных метаболических процессах. Согласно одной из гипотез отмирание точек роста растений при борном голодании происходит в результате отравления тканей накапливающимся аммиаком [4]. Предполагалось, что при дефиците бора у растений происходит снижение интенсивности синтеза аминокислот и белков, вызванного нарушением структуры полисом и деградации рибосом. Исследование аминокислотного состава в связи с обеспеченностью бором хвойных растений ранее не проводилось, в то время как изменение аминокислотного состава в растительных тканях приводит к изменению процессов синтеза белка, функциональной активности ферментов, клеточных мембран и тем самым регулирует рост и развитие растений.

Следует отметить, что в естественных условиях в зависимости от почвообразующих горных пород и климата отмечаются как дефицит, так и избыток бора для роста растений [16, 20].

Целью данной работы было исследование аминокислотного состава хвои сеянцев сосны обыкновенной в связи с их обеспеченностью бором.

Объектом исследования были двухлетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (480 шт. м⁻²), которые выращивали в лесном питомнике Петрозаводского лесхоза

в южной части Карелии. Супесчаные почвы питомника характеризовались оптимальной для роста семян хвойных растений кислотностью (рН водн. 5,2), недостаточностью бора (0,0009 % от сухой почвы) и сбалансированным содержанием остальных ЭМП [1].

В мае было заложено 3 варианта опыта, которые отличались обеспеченностью бором семян сосны. Для каждого варианта были выбраны изолированные участки площадью 1,5 м² в трех повторностях. В первой половине вегетационного периода (5 июня, 24 июня, 15 июля) вносили бор в виде водного раствора борной кислоты в двух дозах – 0,3 и 10 г м⁻². За контроль был принят вариант, в котором борную кислоту в почву не вносили. В течение вегетационного периода проводили рыхление и полив почвы, измеряли показатели кислотности почвы, которые были в пределах рН водн. 5.0. Спустя неделю, а также 3 месяца после проведения последней подкормки семена отбирали для определения их сухой массы. Анализ содержания азота, бора и аминокислотного состава хвои проводили в июле. Для фиксации растительного материала использовали метод лиофилизации.

Анализ ЭМП в почве проводили спектрофотометрическим и плазменно-фотометрическими методами [9]. Содержание бора в растительных и почвенных образцах анализировали спектрофотометрически [3]. Общий и белковый азот в хвое определяли общепринятым для хвойных растений методом [10]. Извлечение аминокислот из тканей осуществляли по методу Плешкова [11]. Очистку экстракта от сахаров проводили на колонке с катионитом (смола КУ-2). Аминокислотный состав хвои определяли с помощью автоматического аминокислотного анализатора ААА-339. Перед введением в анализатор упаренный экстракт растворяли в цитрат-литиевом буфере (рН 2,2). Разделение аминокислот проводили в различных системах буферных растворов, состоящих из пяти компонентов. Введенные смеси сорбировали на ионообменной смоле колонки. Затем каждую из аминокислот вымывали буферными растворами в определенной последовательности с последующей обработкой нингидрином и регистрацией спектрофотометрическим детектором в видимой области спектра. Идентифицировали

аминокислоты по времени удерживания аминокислоты на сорбенте. Перед анализом проводили калибровку прибора путем разделения стандартной смеси аминокислот, содержащей по 2,5 мкл каждой из них в 1 мл стандартного раствора. Далее для каждой из аминокислот рассчитывали среднюю (из пяти измерений) площадь регистрируемого сигнала, приходящуюся на 1 нм, и получали константы для количественной оценки содержания аминокислот в опытных образцах. Общее содержание аминокислот высчитывали суммированием. В таблицах и на рисунке приведены средние значения из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки. Для определения сухой массы семян использовали по 100 растений в каждом варианте эксперимента.

Результаты исследований показали, что внесение в почву лесного питомника борной кислоты в дозе 0,1 г м⁻² повышало сухую массу семян на 25 % по сравнению с контролем (без внесения борной кислоты в почву) (табл. 1). Это свидетельствовало о том, что почва характеризовалась дефицитом микроэлемента для оптимального роста семян. Исследования роста семян сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором в условиях низкого и высокого фонов минерального питания лесного питомника были проведены ранее [3]. Стимулирующие рост семян дозы борной кислоты были различны в зависимости от фона минерального питания – в условиях низкого фона минерального питания ниже по сравнению с высоким. Большая часть бора локализовалась в хвое, где его содержание изменялось под воздействием обеспеченности бором растений в наибольшей степени по сравнению с другими органами. Внесение в почву азота и других макро- и микроэлементов способствовало снижению поступления бора в хвою. В литературе отмечается, что в обеспечении бором древесных растений большое значение имеют почвенные условия – повышенное содержание в почве ионов NH₄⁺, Fe³⁺, Al³⁺ и повышение рН почвы при известковании способствуют закреплению бора почвенными частицами [16]. Пониженный уровень бора в хвое высокообеспеченных ЭМП семян объясняется также повышенной массой растений, у которых отмечается эффект разбавления микроэлемента.

Т а б л и ц а 1

Физиолого-биохимические показатели сеянцев сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором

	Доза борной кислоты, г м ⁻²								
	0			0,1			10		
Сухая масса сеянца, мг	814	±	29	1018	±	42	349	±	31
Содержание бора в хвое, мг кг ⁻¹ сухого вещества	18,3	±	1,5	36,4	±	3,1	152,1	±	14,6
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
Содержание небелкового азота в хвое, % от сухого вещества	0,10	±	0,01	0,20	±	0,02	0,10	±	0,01

Т а б л и ц а 2

Содержание свободных аминокислот в хвое сеянцев сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором (мкг г⁻¹ сухого вещества)

Аминокислота	Содержание бора в хвое, мг кг ⁻¹ сухого вещества								
	18,3			36,4			152,1		
(Glu) глутаминовая кислота	125	±	11	203	±	18	107	±	10
(Arg) аргинин	103	±	9	128	±	11	27	±	2
(Lys) лизин	64	±	6	40	±	4	20	±	2
(OH-Lys) OH – лизин	56	±	5	77	±	7	53	±	5
(Ala) аланин	54	±	5	87	±	8	42	±	4
(Phe) фенилаланин	51	±	4	26	±	2	24	±	2
(Asp) аспарагиновая кислота	50	±	4	89	±	8	59	±	5
(Pro) пролин	49	±	4	47	±	4	41	±	3
(Leu) лейцин	47	±	4	44	±	4	20	±	2
(Ser) серин	40	±	3	53	±	5	48	±	5
(Gly) глицин	34	±	3	23	±	2	28	±	2
(His) гистидин	33	±	3	25	±	2	17	±	2
(Val) валин	31	±	3	44	±	4	18	±	2
(Thr) треонин	23	±	2	37	±	4	23	±	2
(Ile) изолейцин	19	±	2	26	±	2	8,0	±	0,7
(Cys) цистин	11	±	1	6,1	±	0,5	19	±	2
(EA) этаноламин	11	±	1	15	±	1	6,0	±	0,5
(Tyr) тирозин	9	±	1	10	±	1	9	±	1
(Orn) орнитин	7,2	±	0,6	7,1	±	0,6	5,0	±	0,4
(Met) метионин	1,3	±	0,1	7,2	±	0,6	5,2	±	0,4
Сумма	818			994			579		

Внесение в почву борной кислоты повышало содержание бора в хвое в соответствии с величинами доз бора (табл. 1). Судя по массе сеянцев, повышенная интенсивность роста их отмечалась при содержании бора в хвое 36,4 мг кг⁻¹ сухого вещества. В зависимости от условий минерального питания содержание бора в органах сеянцев может варьировать в широком диапазоне (6–461 мг кг⁻¹ сухого вещества) [3]. Содержание бора в хвое – 20–60 мг кг⁻¹ сухого вещества благоприятно для роста хвойных насаждений. Оно не должно превышать 100 мг кг⁻¹. При содержании бора свыше 200 мг кг⁻¹ сухой хвои отме-

чаются некрозы и хлорозы. Характерное для избытка бора желто-бурое окрашивание хвои при высокой дозе борной кислоты (10 г м⁻²) в данном эксперименте указывало на ее токсичность для растений. При этом содержание бора в хвое составило 152,1 мг кг⁻¹ сухого вещества. Признаки токсичного влияния бора у сеянцев проявляются особенно значительно в условиях низкого фона минерального питания по сравнению с высоким [3].

При оптимизации борного обеспечения сеянцев сосны происходило повышение содержания общего, белкового, небелкового азота, а также суммы свободных аминокислот

в хвое соответственно в 1,20, 1,17, 2,0 и 1,21 раз (табл. 1, 2). Поскольку наряду с увеличением содержания суммы свободных аминокислот в хвое отмечалось повышение уровня белкового азота, то можно заключить об интенсификации синтеза белков и аминокислот при оптимизации борного питания растений. При оптимизации борного питания сахарной свеклы отмечалась активация использования аминокислот в процессе синтеза белков и других органических соединений в листьях, а также усиление оттока аминокислот в корни [5]. При недостатке бора у растений отмечается снижение содержания белка, повышение количества небелкового азота, накопление аммиачного азота [4, 5, 18, 19]. В связи с тем, что при дефиците бора у растений отмечались повышение содержания растворимых форм азота и уменьшение уровня белка, авторы предположили, что дефицит бора либо подавляет синтез белка, либо усиливает его распад. Высказывалось также предположение, что точки роста при недостатке бора отмирают из-за отравления тканей накапливающимся аммиаком [19]. При недостатке бора процесс связывания поступившего в растение минерального азота в органические соединения задерживается, вследствие чего в растении накапливается растворимый азот. В клетках корней бор-дефицитных растений практически отсутствовали полисомы и происходила деградация рибосом [4]. Снижение содержания ДНК-подобных РНК и р-РНК, как и разрушение полисом, связано с высокой активностью РНК-азы, наблюдающейся при борной недостаточности. Предполагается, что регуляция активности РНК-азы является одной из важнейших функций бора. Усиление активности РНК-азы у растений при дефиците бора коррелировало со снижением содержания белка и распадом т-РНК. Предположительно, при борной недостаточности происходит не только снижение интенсивности биосинтеза белка, но и нарушение спецификации белковых синтезов.

У контрольных сеянцев сосны из всех аминокислот в максимальном количестве содержатся глутаминовая кислота и аргинин (табл. 2). Глутаминовая кислота занимает центральное место в обмене аминокислот

растений, синтезируется активнее, чем другие аминокислоты, и является универсальным донором и акцептором аминокруппы и углеродного скелета в превращениях азотных соединений [12]. Глутамат синтезируется с участием глутаматсинтазы из глутамина и 2-оксоглутарата. Глутамат является также субстратом для синтеза глутамина из аммиака, катализируемого глутаминсинтетазой. Альфа-аминогруппа глутамата может быть перенесена к другим аминокислотам при участии специфических аминотрансфераз. Кроме того, углеродный скелет и альфа-аминогруппа глутамата формируют основу для синтеза γ -аминомасляной кислоты и аргинина. Наконец, глутамат может дезаминироваться глутаматдегидрогеназой с высвобождением аммиака и 2-оксоглутарата. Амид глутамата – глутамин является основной формой азотных соединений, транспортирующих азот из корней в надземные органы у сосны, что объясняется высокими скоростями переноса его по ксилеме и флоэме [1, 12]. Аргинин также является подвижной формой азота, позволяющей регулировать содержание минеральных форм азота. Содержание азота в молекуле аргинина составляет 32,2 %, что значительно больше, чем в любой другой аминокислоте. Известно, что аргинин участвует в орнитиновом цикле, где происходит превращение орнитина в цитруллин, а последнего – в аргинин. Гидролитическое расщепление аргинина приводит к образованию карбамида и регенерации орнитина, который снова может вступать в орнитиновый цикл. Аргинин выполняет запасную функцию азота в хвойных растениях [1]. Запасание аргинина в органах хвойных растений обеспечивает азотом процессы их раннего весеннего роста и сезонного развития. В литературе отмечено повышение уровня аргинина в хвое сосны и ели с увеличением дозы внесения азота в почву в виде удобрений [13]. Сеянцы сосны обыкновенной накапливали и запасали до 80 % азота в форме аргинина в случае, если синтез белка был ограничен факторами, отличными от доступности азота [21]. Предполагается, что накопление аргинина у растений – это не специфическая реакция их на избыток ЭМП, а реакция на стресс вследствие ослабления роста. Вместе с тем отмечается, что

повышение уровня аргинина у растений является отражением благоприятного азотного статуса в растениях [22]. Семена и зимующие почки древесных растений также отличаются высоким уровнем аргинина [1]. Считается, что у зимующих растений аргинин и пролин выполняют функцию не только запасаания азота, но и в сочетании с сахарозой защищают клеточные мембраны от повреждения морозом. Аргинин может ингибировать гидролиз белков и таким образом способствовать их стабилизации, повышая морозостойкость растений и сохраняя меристемы почек в период глубокого покоя [18]. В связи с высоким содержанием аргинина у хвойных метаболизм аминокислот у них называют даже условно аргининовым типом обмена и рассматривают его как таксономический признак класса голосеменных [23].

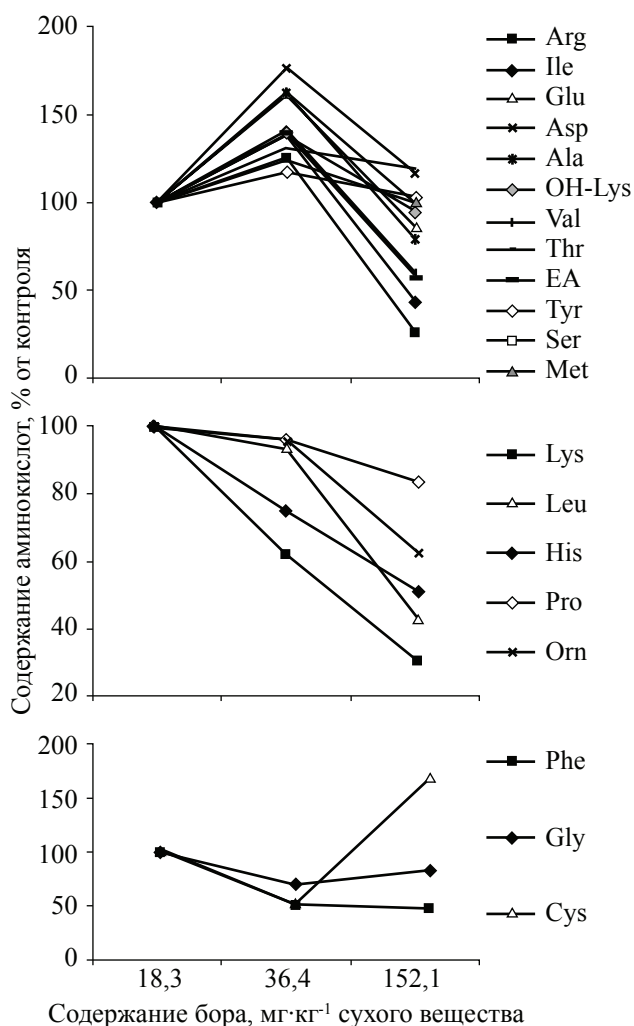


Рисунок. Влияние обеспеченности бором семян сосны обыкновенной на содержание аминокислот в хвое

При оптимизации борного питания семян сосны содержание большинства аминокислот в хвое увеличивалось (рисунок). Вероятно, происходила интенсификация их синтеза, поскольку содержание белкового азота повышалось. Отмечалась тенденция к снижению содержания пролина, лейцина и орнитина, а уровень лизина, фенилаланина, глицина и гистидина при этом снижался. Снижение уровня 4-х аминокислот в хвое, по-видимому, связано со стимуляцией бором включения их в состав азотсодержащих соединений. Так, можно предположить, что бор стимулировал включение фенилаланина в фенольные соединения, поскольку эта аминокислота является предшественником при биосинтезе фенолов растений [24]. При оптимизации борного питания семян сосны отмечалось повышение уровня фенольных соединений в хвое, а также устойчивости растений к фацидиозу [7]. Следует отметить, что у двудольных растений, в отличие от однодольных, происходит накопление фенолов и ауксинов при дефиците бора, которое затем приводит к нарушению обмена веществ, в том числе нуклеиновых кислот и белков [4, 5].

При токсичной дозе борной кислоты отмечалось снижение уровня исследованных форм азотных соединений в хвое (табл. 1, 2, рис.). При этом сумма свободных аминокислот в хвое семян сосны снижалась в 1,41 раза по сравнению с вариантом низкого обеспечения бором растений и в 1,71 раза по сравнению с вариантом оптимального борного обеспечения. При токсичной дозе борной кислоты по сравнению с вариантом оптимального обеспечения бором семян сосны отмечалось снижение содержания всех свободных аминокислот в хвое за исключением цистеина. Поскольку при токсичной концентрации бора в хвое семян сосны отмечалось понижение содержания исследуемых форм азота и большинства свободных аминокислот, можно предположить, что происходила активация распада аминокислот в хвое и снижение интенсивности их синтеза. Исключением оказался цистеин, уровень которого повышался. Известно, что цистеин входит в состав лигандов – фитохелатинов и металлотионеинов, участвующих в детоксикации тяжелых металлов в результате образования с ними хелатов [25, 26]. Цистеин

составляет 30 % от входящих в состав металлотииониеинов аминокислот [27, 28]. Механизм действия отмеченных лигандов заключается в связывании тяжелых металлов сульфидрильными группами цистеина [29, 30]. Цистеин входит в состав пептида – глутатиона, который способен образовывать стабильные комплексы с металлами и является предшественником при биосинтезе фитохелатинов [31, 32]. Наряду с различными способами детоксикации тяжелых металлов растениями [14], связывание металлов фитохелатинами является наиболее важным неспецифическим механизмом их детоксикации [15, 33]. 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 уровня бора и тяжелых металлов у растений имеют определенную аналогию.

В заключение следует отметить, что оптимизация борного питания сеянцев повышала азотный статус хвойного растения, очевидно, путем стимуляции синтеза аминокислот и белков в хвое, поскольку отмечалось повышение содержания общего, белкового, небелкового азота и суммы свободных аминокислот. При этом содержание большинства свободных аминокислот в хвое увеличивалось. Отмечалась тенденция к снижению уровня пролина, лейцина и орнитина, а содержание лизина, фенилаланина, глицина и гистидина снижалось. Токсичная доза борной кислоты снижала содержание всех форм азота и уровень большинства свободных аминокислот в хвое за исключением цистеина, количество которого при токсичной дозе борной кислоты повышалось, что, возможно, связано с защитной функцией хвойного растения в ответ на токсичное влияние высокой дозы бора.

Библиографический список

1. Чернобровкина, Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной / Н.П. Чернобровкина. – С.Пб.: Наука, 2001. – 174 с.
2. Крамер, П.Д. Физиология древесных растений / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. // – М.: Лесная пром-сть, 1983. – 464 с.

3. Чернобровкина, Н.П., Робонен Е.В., Иготти С.А., Дорофеева О.С., Шенгелия И.Д. Влияние обеспеченности бором на рост сеянцев сосны обыкновенной // Лесоведение. – 2007. – № 5. – С. 69–76.
4. Борщенко, Г.П. Метаболическая активность рибосом корней гороха при борной недостаточности / Г.П. Борщенко, Е.А. Шерстнев // Физиология растений. – 1968. – Т. 15. – № 4. – С. 720–728.
5. Школьник, М.Я. Микроэлементы в жизни растений. / М.Я. Школьник, // Л.: Наука, 1974. – 324 с.
6. Чернобровкина, Н. П. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои сеянцев сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором / Н.П. Чернобровкина, О.С. Дорофеева, М.К. Ильинова, Е.В. Робонен, А.Г. Верещагин. // Физиология растений. –2008. – Т. 55. – № 3. – С. 404 – 411.
7. Ялынская, Е.Е., Устойчивость сеянцев сосны обыкновенной к снежному шютте как интегральный показатель функциональной диагностики обеспеченности бором / Е.Е.Ялынская, Н.П.Чернобровкина // Вестник Московского ун-та леса – Лесной вестник. – 2008. – № 6. – С. 16–21.
8. Пузина, Т.И. Влияние сернокислого цинка и борной кислоты на гормональный статус растения картофеля в связи с клубнеобразованием /Т.И. Пузина // Физиология растений. – 2004. – Т. 51. – № 2. – С. 234–240.
9. Аринушкина, С. В. Руководство по химическому анализу почв. / С.В. Аринушкина // – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1970. – 487 с.
10. Чикина, П.Ф. Азотный обмен / / П.Ф. Чикина/ Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: Наука, 1985. – С. 57–82.
11. Плешков, Б.П. Практикум по биохимии растений. / Б.П. Плешков // М.: Колос, 1976. – 256 с.
12. Измайлов, С.Ф. Азотный обмен в растениях. / С.Ф. Измайлов // М.: Наука, 1986. – 320 с.
13. Новицкая, Ю.Е. Азотный обмен у сосны на Севере. / Ю.Е. Новицкая, П.Ф. Чикина // Л.: Наука, 1980. – 166 с.
14. Титов, А.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам / А.Ф.Титов, В.В. Таланова, Н.М. Казнина и др. [отв. ред. Н.Н. Немова] // – Петрозаводск.: Карельский научный центр РАН, 2007. – 172 с.
15. Серегин, И.В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Успехи биол. химии. – 2001. – Т. 41. – С. 283–300.
16. Wikner, B. Distribution and mobility of boron in forest ecosystems / B. Wikner // Communications Institution Forestalis Fenniae. –1983. – № 116. – P. 131–141.
17. Matoh, T., (1992) Boron nutrition of cultured tobacco BY-2 cells. 1. Requirement for and intracellular localization of boron and selection of cells that tolerate low levels of boron. / T. Matoh, K. Ishigaki, M. Mizutani, W. Matsunaga, K. Takabe // Plant Cell Physiol. – 1992. – V. 33. – P. 1135–1141.
18. Dugger W.M. Boron in Plant Metabolism / W.M. Dugger // Encyclopedia of Plant Physiology. New Ser.

- B. V. 15 / Eds Lauchli A. et al. Heidelberg: Springer-Verlag, 1983. – P. 626–650.
19. Schropp, W. Über die Wirkung von Bor und Mangan auf das Wachstum des Mais / W.Schropp, B.Arenz. // Pfl. Phytopath. Ztschr. – 1938. – P. 138–146.
20. Camacho-Cristybal, J.J., Boron in Plants: Deficiency and Toxicity. / J.J. Camacho-Cristybal, J. Rexach, A. González-Fontes // Journal of Integrative Plant Biology – 2008. – V. 50. – № 10. – P. 1247–1255.
21. Gezelius K, Free amino acids and protein in Scots pine seedlings cultivated at different nutrient availabilities / K. Gezelius, T. Nasholm T // Tree Physiology. – 1993. – V. 13. – № 1. – P. 71–86
22. Perez-Soba, M. Nitrogen metabolism of Douglas fir and Scots pine as affected by optimal nutrition and water supply under conditions of relatively high atmospheric nitrogen deposition / M.Perez-Soba, P.H.B.Visser // Trees. 1994. – V. 9. – P. 19–25.
23. 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-I-arginine by buds during the onset of dormancy / D.I. Durzan // Can. J. Bot. 1968. – V. 46. – № 7. – P. 909–919.
24. Neish A.C. Biochemistry of Phenolic Compounds. / A.C. Neish // New York: Academic Press, 1964. – 234 p.
25. Clements, S. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation / S. Clements, M.G.Palmgren // Trends Plant Sci. 2002. – V. 7. – N. 7. – P. 309–315.
26. Haydon, M. J. Transporters of ligands for essential metal ions in plants / M.J. Haydon, C.S. Cobbett // New Phytol. 2007. – V. 174. – P. 499–506.
27. Hamer D.N. Metallothioneins / D.N. Hamer // Annu. Rev. Biochem. 1986. – V. 55. – P. 913–951.
28. Robinson, B.H. Plant metallothioneins / B.H. Robinson, I.M. Evans, C. Cheeks, P.J. Jackson // Biochem. J. 1993. – V. 295. – P. 1–10.
29. Grill, E. Phytochelatins: The principal heavy metal complexing peptides of higher plants / E.Grill, E.L. Winnacker, M. Zenk. // Science. – 1985. – V. 230. – P. 674–676.
30. Zenk M.H. Heavy metal detoxication in higher plants – a review / M.H. Zenk // Gene. – 1996. – V. 179. – P. 21–30.
31. Zhu, Y.L.. Over-expression of glutathione synthetase in Indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance / Y.L. Zhu, E.A.H. Pilon-Smits, A.S. Tarun, L. Jouanin, N. Terry // Plant Physiol. 1999. – V. 119. – P. 73–79.
32. Cobbett C.S. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification / C.S.Cobbett // Plant Physiol. 2000. – V. 123. – P. 825–832.
33. Clements, S. Schizosaccharomyces pombe as model for metal homeostasis in plant cells: the phytochelatin-dependent pathway is the main cadmium detoxification mechanism / S. Clements, C. Simm // New Phytol. – 2003. – V. 159. – P. 244–276.