

СЕЗОННАЯ И СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА АЗОТСОДЕРЖАЩИХ СОЕДИНЕНИЙ В ЛИСТЬЯХ ОЧИТНИКА ТРЕХЛИСТНОГО В УСЛОВИЯХ ТАЁЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

© 2022

Табаленкова Г.Н., Силина Е.В.

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар, Российская Федерация)

Аннотация. Исследовали сезонную и суточную динамику содержания азотсодержащих соединений в листьях растений *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub. Установлено, что максимальное содержание в листьях общего азота, растворимого белка и свободных аминокислот приходилось на фазу отрастания с последующим их снижением к концу вегетации. Суточная динамика характеризовалась высоким содержанием свободных аминокислот и низким – растворимого белка в утренние часы. В листьях *H. triphyllum* было обнаружено 23 свободных аминокислоты и 2 амида. Сезонная и суточная динамика свободных аминокислот определялась содержанием глутамина и глутаминовой кислоты. Обнаружено 4 непротеиногенных аминокислоты: γ -аминомасляная, β -аланин, орнитин, цитрулин. Суммарная доля непротеиногенных аминокислот увеличивалась по мере старения листьев с 0,6% от суммы аминокислот при отрастании до 5,8% в фазу плодоношения, что соответствовало уменьшению в них содержания растворимого белка. Сезонную и суточную динамику непротеиногенных аминокислот определяла в основном γ -аминомасляная кислота. Среди аминокислот, используемых в качестве индикатора стресса, преобладали аланин и γ -аминомасляная кислота. Предполагается, что в регуляцию кислотности клеточного сока в листьях *Hylotelephium triphyllum* определенный вклад вносит γ -аминомасляная кислота. При низкой влажности воздуха и почвы (фаза цветения) кислотность клеточного сока значимо коррелирует с содержанием в листьях свободных аминокислот.

Ключевые слова: очитник трехлистный; *Hylotelephium triphyllum*; общий азот; растворимый белок; свободные аминокислоты; непротеиногенные аминокислоты; сезонная; суточная динамика; таёжная зона; европейский Северо-Восток.

SEASONAL AND DAILY DYNAMICS OF THE NITROGEN-CONTAINING COMPOUNDS IN THE LEAVES OF *HYLOTELEPHIUM TRIPHYLLUM* IN THE TAIGA ZONE OF THE EUROPEAN NORTH-EAST

© 2022

Tabalenkova G.N., Silina E.V.

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
(Syktyvkar, Russian Federation)

Abstract. The seasonal and daily dynamics of the content of nitrogen-containing compounds in the leaves of *Hylotelephium triphyllum* plants was studied. The maximum content of total nitrogen, soluble protein and free amino acids in the leaves was observed in the regrowth phase, followed by their reduction towards the end of the growing season. The daily dynamics was characterized by a high content of free amino acids and a low content of soluble protein in the morning hours. In the leaves of *H. triphyllum*, 23 free amino acids and 2 amides were found. The seasonal and daily dynamics of free amino acids was determined by the content of glutamine and glutamic acid. 4 non-proteinogenic amino acids were found: γ -aminobutyric, β -alanine, ornithine, citrulline. The total proportion of non-proteinogenic amino acids increased with the aging of the leaves from 0,6% of the sum of amino acids during regrowth to 5,8%, in the fruiting phase, which corresponded to a decrease in the content of soluble protein in them. Seasonal and daily dynamics of non-proteinogenic amino acids was determined mainly by γ -aminobutyric acid. Alanine and γ -aminobutyric acid were predominated among the amino acids as an indicator of stress. It is assumed that γ -aminobutyric acid contributes to the regulation of acidity of cell sap in the leaves of *H. triphyllum*. At low air and soil humidity (flowering phase), the acidity of the cell sap significantly correlates with the content of free amino acids in the leaves.

Keywords: *Hylotelephium triphyllum*; nitrogen-containing; soluble protein; free amino acids; non-proteinogenic acids; seasonal and daily dynamics; taiga zone; European North-East.

На территории европейского Северо-Востока сем. Crassulaceae (толстянковые) представлена тремя родами, включающими пять видов [1, с. 89]. Одним из представителей сем. Crassulaceae на Севере является очитник трехлистный (*Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub). В Республике Коми вид имеет широкую экологическую амплитуду и обширно распространен на данной территории [2, с. 27]. Характерным признаком растений сем. Crassulaceae является кислотный метаболизм или САМ-тип фотосинтеза, который, как

правило, проявляется лишь в условиях сильного и длительного водного стресса [3, с. 559, 560; 4, с. 190]. *H. triphyllum* является одним из немногих видов природной флоры таежной зоны, способным к фотосинтетической ассимиляции CO_2 по САМ-типу. Ранее нами было показано, что фотосинтетический аппарат толстянковых, обитающих в условиях холодного климата, хорошо адаптирован к низким положительным и умеренным температурам, что позволяет растениям обеспечить уровень метаболизма,

необходимый для реализации жизненной стратегии на Севере [2, с. 181]. Исследования анатомического строения показали, что в листьях *H. triphyllum* отсутствует специализированная водозапасающая ткань [5, с. 675] и они характеризуются высокой водоудерживающей способностью. Этому способствует накопление осмотически активных соединений – растворимых белков, аминокислот, амидов. Аминокислоты, образуясь в процессе фотосинтеза или в результате синтетической деятельности корней, в дальнейшем участвуют в разнообразных биохимических процессах. Аминокислоты – активнейшие участники практически всех сторон метаболизма растения. По сути, они являются материалом, благодаря которому происходит строительство растительных клеток. Кроме того, показано, что аминокислоты могут выступать в качестве сигнальных молекул при адаптивных реакциях на стрессовые факторы [6, р. 4, 13; 7, р. 1049, 1050; 8, с. 92], являются предшественниками структурных компонентов некоторых гормонов растений [7, р. 1050] и могут выступать в качестве предшественников ряда вторичных метаболитов [9, р. 1208]. Большой интерес в этом отношении представляет изучение аминокислотного состава растений, способных индуцировать переход с C_3 на САМ метаболизм при стрессовых воздействиях [10, с. 93].

Цель работы: исследование сезонной и суточной динамики азотсодержащих соединений в листьях *Hylotelephium triphyllum* (Нав.) Holub. в природных условиях.

Материалы и методы

Очитник трехлистный (*Hylotelephium triphyllum* (Нав.) Holub) – многолетнее травянистое растение с клубневидно-утолщенными корнями сем. Crassulaceae. Побеги монокарпические, неразветвленные. Листорасположение очередное, листья уплощенные, продолговато-яйцевидной формы с толстой кутикулой. Размножается семенами, частями стеблей и корневища [2, с. 91, 94]. На территории Республики Коми встречается в пойме, на склонах, вырубках, бечевниках. Произрастает на глинистой, песчаной и супесчаной почве, известняках, сланцевых обнажениях и скалах.

Полевые исследования проводились в вегетационные периоды 2016–2019 гг. в подзоне средней тайги Республики Коми. В работе использовали растения, произрастающие на слабо покрытом растительностью участке с дерново-слоистой песчано-супесчаной, хорошо дренируемой почвой в прирусловой части поймы левого берега р. Вымь вблизи Лесоэкологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Зрелые листья отбирали с верхней трети побега 20–30 типичных растений в разное время суток в период отрастания (май), бутонизации (июнь), цветения (июнь-июль) и плодоношения (август). Образцы листьев для биохимических анализов фиксировали в жидком азоте и хранили при температуре -80°C . Определение свободных аминокислот проводили в лиофильно высушенном материале на аминокислотном анализаторе ААА-400 (Чехия) в системе литиевых буферов. Для их определения навески 3-кратно экстрагировали 40% этанолом, выпаривали при температуре $+50^{\circ}\text{C}$. Упаренный экстракт разводили в цитрат-литиевом буфере (рН 2,2), центрифугировали

10 мин. при 15 тыс. оборотов, фильтрат наносили на ионообменную колонку. Идентификацию и количественное содержание аминокислот в исследуемых образцах проводили по результатам разделения стандартной смеси аминокислот. Содержание растворимого белка определяли по методу Bredford [11], используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин. Общий азот определяли с помощью элементного СНNS-О анализатора «ЕА-111» (Чехия). Рассчитывали средние значения из трех биологических и двух аналитических повторностей.

Результаты и их обсуждение

Исследования содержания общего азота, растворимого белка и свободных аминокислот в листьях *H. triphyllum* в разные годы и периоды вегетации позволили выявить сезонные и суточные изменения этих показателей. На рис. 1 видно, что содержание общего азота определялось фазой развития растений. При отрастании в молодых листьях отмечалось максимальное содержание общего азота ($24,4 \pm 2,2$ мг/г сухой массы). Линейный рост побега у *H. triphyllum* детерминирован, появление новых метамеров прекращается с переходом растений к генеративному развитию. Поэтому по мере старения листьев содержание азотистых соединений в них уменьшалось до $13,1 \pm 1,4$ мг/г сухой массы в фазу плодоношения (рис. 1).

Основную массу азотистых веществ листьев составляют белки. Анализ данных показывает, что изменения содержания растворимого белка соответствовало динамике содержания общего азота (рис. 1). Максимальный уровень растворимого белка отмечен в листьях молодых растений (отрастание) при значительном его снижении к фазе плодоношения. Наблюдается высокая корреляция ($r = 0,96$) между содержанием общего азота и растворимого белка.

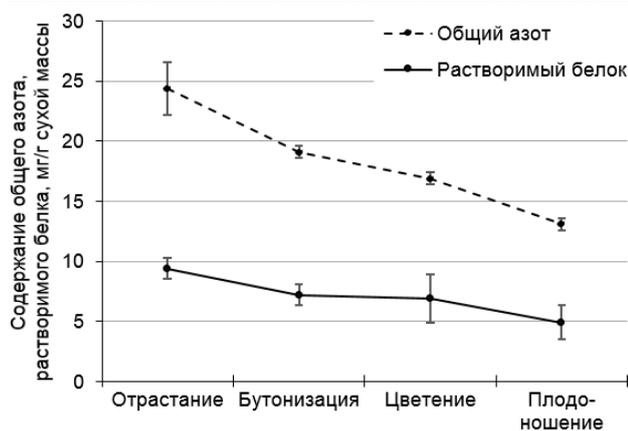


Рисунок 1 – Сезонная динамика содержания общего азота и растворимого белка в листьях *Hylotelephium triphyllum*

Анализ показал, что достоверных изменений содержание общего азота в листьях в течение суток не наблюдалось. Однако в фазы бутонизации и цветения отмечалось минимальное его количество в полуденные часы (табл. 1). Наиболее четко проявлялась суточная динамика содержания в листьях растворимого белка. В фазы бутонизации и цветения минимальное накопление растворимого белка зарегистрировано в ранние утренние часы, в полуденные часы его содержание несколько повышалось, с максимумом в вечернее время (табл. 1).

Таблица 1 – Суточная динамика содержания общего азота и растворимого белка в листьях *Hylotelephium triphyllum*, мг/г сухой массы

Фаза развития	Время суток, ч.	Растворимый белок	Общий азот
Бутонизация	06:00	6,56 ± 0,4*	19,5 ± 2,2
	12:00	6,91 ± 0,7	18,5 ± 2,0
	21:00	8,23 ± 0,6*	19,2 ± 2,1
Цветение	06:00	5,04 ± 0,3*	17,2 ± 1,9
	12:00	6,72 ± 0,7	16,4 ± 1,8
	21:00	8,98 ± 0,91*	17,1 ± 1,9

Примечание. * – различия между содержанием растворимого белка в утренние и вечерние часы значимы на уровне $p < 0,05$.

Аминокислоты и амиды являются наиболее распространенной группой подвижных азотистых соединений. В листьях *H. triphyllum* обнаружены значительные сезонные и суточные изменения содержания свободных аминокислот. Всего в листьях *H. triphyllum* было обнаружено 23 свободных аминокислоты и 2 амида. В составе аминокислот доминируют 10 соединений, содержание которых в среднем за вегетацию составляют не менее 1% суммы аминокислот (табл. 2). В число доминирующих аминокислот входят глутаминовая, аспарагиновая и их амиды глутамин и аспарагин, а также серин, треонин, аланин, фенилаланин, аргинин, γ -аминоасляная. Доля большинства свободных аминокислот (пролин, глицин, цитрулин, α -аминобутировая, валин, цистеин, метионин, лейцин, изолейцин, тирозин, β -аланин, орнитин, гистидин, 3-метилгистидин, лизин) ниже 1% от суммы аминокислот. Максимальное содержание свободных аминокислот отмечено при отрастании (табл. 2). Основная часть синтезируемых аминокислот в листьях молодых интенсивно растущих побегов *H. triphyllum* представлена амидами, их доля составляла почти 90% всей суммы аминокислот и амидов (табл. 2). Причем доминировал глутамин, его концентрация значительно выше, чем аспарагина. К началу генеративного развития содержание свободных аминокислот снижалось в 4 раз. Эти изменения сводятся в основном к уменьшению количества свободных аминокислот, и особенно глутамина, без заметных качественных изменений аминокислотного состава. Следует только отметить появление в фазу цветения небольшого количества цитрулина (3–5 мкг) и α -аминобутировой кислоты (9–15 мкг). С возрастом происходит накопление в листьях γ -аминоасляной кислоты и аланина, причем как в абсолютных, так и относительных величинах, что, возможно, связано с замедлением и прекращением ростовых процессов через торможение новообразования белка. Содержание свободных аминокислот статистически значимо коррелирует с концентрацией растворимого белка в листьях.

Анализ показал, что коэффициент вариации суммы свободных аминокислот в течение суток был небольшим и составлял 25–28%. Максимальное количество свободных аминокислот в листьях *H. triphyllum* отмечалось в утренние часы. В вечернее время

наблюдалась тенденция к снижению свободных аминокислот, особенно в фазу цветения (табл. 3).

Уменьшение свободных аминокислот происходило в основном за счет снижения как абсолютного содержания глутаминовой кислоты, так и её доли в сумме свободных аминокислот. В течение суток достоверно изменялось содержание глутаминовой, γ -аминоасляной кислот и аланина. Доля глутамин в фазу бутонизации повышалась в течение дня, а в фазу цветения оставалась на одном уровне (табл. 3).

В составе свободных аминокислот листьев *H. triphyllum* присутствовали непротеиногенные аминокислоты: γ -аминоасляная, β -аланин, орнитин и в следовых количествах цитрулин. Суммарная доля непротеиногенных аминокислот увеличивалась по мере старения листьев с 0,6% от суммы аминокислот при отрастании до 5,8%, в фазу плодоношения (табл. 2), что соответствовало уменьшению в них содержания растворимого белка. Сезонную и суточную динамику непротеиногенных аминокислот определяла в основном γ -аминоасляная кислота.

Пролин, аланин, фенилаланин и γ -аминоасляную кислоту часто используют в качестве индикатора стресса, так как их содержание изменяется под воздействием неблагоприятных факторов среды [8, с. 92; 12, с. 321; 13, с. 59; 14, с. 740; 15, с. 99]. Как показано в табл. 2, значительное увеличение доли этих аминокислот наблюдалось в генеративные фазы развития (цветение, плодоношение), которые приходились на наиболее теплые и сухие периоды вегетации. Анализ состава стрессовых аминокислот показал, что их основную долю составлял аланин – 46–56% от суммы стрессовых аминокислот, что соответствует роли этой аминокислоты в уменьшении воздействия неблагоприятных условий окружающей среды [16, р. 1; 17, р. 2331] и γ -аминоасляная кислота (32–36%), которая в зависимости от напряженности стрессовых факторов быстро накапливается до высоких концентраций [18, р. 446; 19, р. 3755]. Фаза цветения растений *H. triphyllum* приурочена к самому теплему и сравнительно сухому периоду вегетации. Во все годы исследований в местах произрастания относительная влажность воздуха составляла 45–50%, влажность почвы колебалась в пределах 15–20%. Ранее было показано, что в этот период растения *H. triphyllum* способны функционировать по САМ-типу фотосинтеза, о чем свидетельствуют ряд показателей, в том числе повышение кислотности клеточного сока [10, с. 99]. Переход на САМ-тип позволяет растениям снизить потери влаги, что необходимо при произрастании на легко теряющих влагу песчано-супесчаных почвах. Как известно, свободные аминокислоты, входящие в состав клеточного сока, влияют на его осмотический потенциал, а значит, и на поступление воды в клетку. Отсюда следует, что определенную роль в закислении клеточного сока играют и свободные аминокислоты, в том числе γ -аминоасляная, которая, по данным [20, р. 865], участвует в регулировании внутриклеточного pH. Суточные изменения уровня кислотности клеточного сока соответствуют динамике содержания свободных аминокислот. В фазу цветения кислотность клеточного сока значимо коррелирует с содержанием в листьях свободных аминокислот.

Таблица 2 – Сезонная динамика содержание свободных аминокислот в листьях *Hylotelephium triphyllum*, мкг/сухой массы (% от суммы)

Аминокислоты	Фаза развития			
	Отрастание	Бутонизация	Цветение	Плодоношение
Аспарагиновая	729 ± 140 (2,8)	427 ± 81 (6,9)	459 ± 87 (11,9)	459 ± 87 (11,6)
Треонин	74 ± 15 (0,3)	80 ± 16 (1,3)	56 ± 11 (1,5)	56 ± 11 (1,4)
Серин	227 ± 46 (0,9)	140 ± 28 (2,3)	143 ± 29 (3,7)	177 ± 35 (4,5)
Аспарагин	189 ± 35 (0,7)	64 ± 12 (1,0)	77 ± 15 (2,0)	98 ± 19 (2,5)
Глутаминовая	963 ± 100 (3,7)	902 ± 94 (14,6)	403 ± 45 (10,5)	533 ± 54 (13,5)
Глутамин	22869 ± 3120 (88,2)	3759 ± 527 (60,8)	1725 ± 242 (45,0)	1742 ± 244 (44,0)
Аланин	254 ± 41 (1,0)	294 ± 47 (4,7)	289 ± 31 (7,5)	310 ± 50 (7,8)
Фенилаланин	43 ± 8 (0,2)	51 ± 9 (0,8)	52 ± 9 (1,4)	51 ± 9 (1,3)
γ-аминомасляная	144 ± 21 (0,6)	174 ± 26 (2,8)	186 ± 28 (4,8)	213 ± 32 (5,4)
Аргинин	53 ± 9 (0,2)	50 ± 8 (0,8)	70 ± 11 (1,8)	46 ± 7 (1,2)
Сумма аминокислот	25938 ± 5188	6184 ± 1237	3780 ± 746	3958 ± 792
Сумма НПАК	168 (0,6)	180 (2,9)	216 (5,7)	231 (5,8)
Сумма САК	450 (1,7)	527 (8,5)	543 (14,4)	584 (14,7)

Примечание. В таблице представлены аминокислоты, содержание которых среднем за вегетацию составляло не менее 1% суммы аминокислот. НПАК – непротеиногенные аминокислоты, САК – стрессовые аминокислоты.

Таблица 3 – Суточная динамика содержания свободных аминокислот в листьях *Hylotelephium triphyllum*

Аминокислоты	Бутонизация			Цветение		
	Время суток, ч.					
	06:00	12:00	21:00	06:00	12:00	21:00
	Аминокислоты, мкг/г сухой массы					
Аспарагиновая	381 ± 76	427 ± 81	340 ± 68	419 ± 79	459 ± 87	368 ± 70
Треонин	58 ± 11	80 ± 16	41 ± 8	80 ± 16	56 ± 11	64 ± 13
Серин	100 ± 20	140 ± 28	61 ± 12	111 ± 22	143 ± 29	108 ± 22
Аспарагин	73 ± 13	64 ± 12	32 ± 6	95 ± 17	77 ± 15	115 ± 21
Глутаминовая	1840 ± 202	902 ± 94	540 ± 56	640 ± 67	403 ± 45	370 ± 39
Глутамин	3112 ± 437	3759 ± 527	3690 ± 517	2831 ± 396	1725 ± 242	1823 ± 255
Аланин	163 ± 26	294 ± 47	168 ± 27	310 ± 50	289 ± 31	146 ± 23
Фенилаланин	43 ± 8	51 ± 9	36 ± 6	74 ± 12	52 ± 9	64 ± 10
γ-аминомасляная	149 ± 22	174 ± 26	121 ± 18	362 ± 54	186 ± 28	126 ± 19
Аргинин	25 ± 4	50 ± 8	72 ± 12	68 ± 11	70 ± 11	45 ± 7
Сумма аминокислот	6267 ± 1253	6184 ± 1237	5286 ± 1057	5426 ± 1085	3780 ± 746	3557 ± 711
Сумма НПАК	157	180	123	387	216	140
Сумма САК	367	527	337	781	543	347
	Аминокислоты, % от суммы					
Аспарагиновая	6,1	6,9	6,4	7,7	12,1	10,3
Треонин	0,9	1,3	0,8	1,5	1,5	1,8
Серин	1,6	2,3	1,2	2,0	3,8	3,0
Аспарагин	1,2	1,0	0,6	1,8	2,0	3,2
Глутаминовая	29,4	14,6	10,2	11,8	10,7	10,4
Глутамин	49,7	60,8	69,8	52,2	45,6	51,3
Аланин	2,6	4,8	3,2	5,7	7,6	4,1
Фенилаланин	0,7	0,8	0,7	1,4	1,4	1,8
γ-аминомасляная	2,4	2,8	2,3	6,7	4,9	3,5
Аргинин	0,4	0,8	1,4	1,3	1,8	1,3
Амиды	50,8	61,8	70,4	53,9	49,6	54,5
НПАК	2,5	2,9	2,3	7,1	5,7	3,9
САК	5,8	8,5	6,4	14,4	14,4	9,8

Примечание. НПАК – непротеиногенные аминокислоты, САК – стрессовые аминокислоты.

Заключение

Итак, нами выявлена сезонная и суточная динамика азотсодержащих соединений в листьях *Hylotelephium triphyllum*, одного из немногих видов природной флоры таежной зоны, способного к фотосинтетической ассимиляции CO₂ по САМ-типу. Показано, что максимальное содержание в листьях общего азота, растворимого белка и свободных аминокислот приходится на фазу отрастания (май) с последую-

щим их снижением к концу вегетации. Суточная динамика характеризуется высоким содержанием в утренние часы в листьях свободных аминокислот и низким – растворимого белка. Сезонная и суточная динамика свободных аминокислот определялась в основном содержанием глутамин и глутаминовой кислоты. Установлено, что среди стрессовых аминокислот преобладают аланин и γ-аминомасляная кислота. Предполагается, что в регуляцию кислотности

клеточного сока в листьях *Hylotelephium triphyllum* определенный вклад вносит γ -аминомасляная кислота. При низкой влажности воздуха и почвы (фаза цветения) кислотность клеточного сока значимо коррелирует с содержанием в листьях свободных аминокислот.

Список литературы:

1. Флора Северо-Востока европейской части СССР. Т. 3. Л., 1976. 294 с.
2. Головки Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С., Бабак Т.В., Захожий И.Г. Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). СПб.: Наука, 2007. 205 с.
3. Keerle J.E., Rundel P.W. Evolution of CAM and C₄ carbon-concentrating mechanisms // *International Journal of Plant Sciences*. 2003. Vol. 164. P. 555–577.
4. Кузнецов Вл.В., Нетто Д.С., Борисова Н.Н. и др. Стресс-индуцируемое формирование САМ и предельный адаптационный потенциал растений *Mesembryanthemum crystallinum* в экстремальных условиях // *Физиология растений*. 2000. Т. 47, № 2. С. 190–198.
5. Головки Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. Crassulaceae в холодном климате // *Физиология растений*. 2008. Т. 55, № 5. С. 671–680.
6. Forde B.G., Lea P.J. Glutamate in plants: metabolism, regulation, and signalling // *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58, № 9. P. 1–20.
7. Walch-Liu P., Lin L.-H., Remans T., Tester M., Forde B.G. Evidence that l-glutamate can act as an exogenous signal to modulate root growth and branching in *Arabidopsis thaliana* // *Plant and Cell Physiology*. 2006. Vol. 47, № 8. P. 1045–1057.
8. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода, антиоксиданты и устойчивость растений к действию стрессоров. Киев: Логос, 2019. 277 с.
9. Pinheiro C., Passarinho J.A., Ricardo C.P. Effect of drought and rewatering on the metabolism of *Lupinus albus* organs // *Journal of Plant Physiology*. 2004. Vol. 161, № 11. P. 1203–1210.
10. Головки Т.К., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н. Индукция САМ-фотосинтеза у *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub (Crassulaceae) в условиях европейского Северо-Востока // *Физиология растений*. 2021. Т. 68, № 1. С. 93–102.
11. Bradford M.M.A. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // *Analytical Biochemistry*. 1976. Vol. 72. P. 248–254.
12. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм регуляция // *Физиология растений*. 1999. Т. 46, № 2. С. 321–336.
13. Сошинкова Т.Н., Радокина Н.Л., Королькова Д.В., Носов А.В. Пролин и функционирование антиоксидантной системы растений и культивируемых клеток *Theilungiella salsuginea* при окислительном стрессе // *Физиология растений*. 2013. Т. 60, № 1. С. 47–60.
14. Шевякова Н.И., Бакулина Е.А., Кузнецов В.В. Антиоксидантная роль пролина у галофита хрустальной травки при действии засоления и параквата, инициирующих окислительный стресс // *Физиология растений*. 2009. Т. 56, № 5. С. 736–742.
15. Ибрагимова С.С., Горелова В.В., Кочетов А.В., Шумный В.К. Роль различных метаболитов в формировании стрессоустойчивости растений // *Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Биология, клиническая медицина*. 2010. Т. 8, вып. 3. С. 98–103.
16. Sousa C.A.F., Sodek L. Alanine metabolism and alanine aminotransferase activity in soybean (*Glycine max*) during hypoxia of the root system and subsequent return to normoxia // *Environmental and Experimental Botany*. 2003. Vol. 50, № 1. P. 1–8.
17. Limami A.M., Glevares G., Ricoult C., Cliquet J.B., Planchet E. Concerted modulation of alanine and glutamate metabolism in young *Medicago truncatula* seedlings under hypoxic stress // *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59, № 9. P. 2325–2335.
18. Shelp B.J., Bown A.W., McLean M.D. Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid // *Trends in Plant Science*. 1999. Vol. 4, № 11. P. 446–452.
19. Mazzucotelli E., Tartari A., Cattivelli L., Forlani G. Metabolism of γ -aminobutyric acid during cold acclimation and freezing and its relationship to frost tolerance in barley and wheat // *Journal of Experimental Botany*. 2006. Vol. 57, № 14. P. 3755–3766.
20. Crawford L.A., Bown A.W., Breitkreuz K.E., Guinel F.C. The synthesis of [gamma]-aminobutyric acid in response to treatments reducing cytosolic pH // *Plant Physiology*. 1994. Vol. 104, № 3. P. 865–871.

Исследование проведено по теме государственного задания «Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)» (1021062311434-4.1.6.11;1.6.19).

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p>Табаленкова Галина Николаевна, доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений; Институт биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар, Российская Федерация). E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru.</p> <p>Силина Екатерина Валерьевна, кандидат биологических наук, старший лаборант-исследователь лаборатории экологической физиологии растений; Институт биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар, Российская Федерация). E-mail: silina@ib.komisc.ru.</p>	<p>Tabalenkova Galina Nikolaevna, doctor of biological sciences, associate professor, leading researcher of Ecological Plants Physiology Laboratory; Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Syktyvkar, Russian Federation). E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru.</p> <p>Silina Ekaterina Valeryevna, candidate of biological sciences, senior laboratory researcher of Ecological Plants Physiology Laboratory; Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Syktyvkar, Russian Federation). E-mail: silina@ib.komisc.ru.</p>

Для цитирования:

Табаленкова Г.Н., Силина Е.В. Сезонная и суточная динамика азотсодержащих соединений в листьях очитника трехлистного в условиях таёжной зоны европейского Северо-Востока // Самарский научный вестник. 2022. Т. 11, № 1. С. 119–123. DOI: 10.55355/snv2022111115.