

УДК 630*181.324

СЕМЕЙСТВО *PINACEAE*: СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВОДОРАСТВОРИМЫХ СОЕДИНЕНИЙ В МЕРИСТЕМАХ ПОЧЕК

© *Е.В. Алаудинова**, *П.В. Миронов*

*Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М.Ф. Решетнёва, пр. Мура, 82, Красноярск, 660049 (Россия),
e-mail: alaudinovaev@yandex.ru*

Отличия низкотемпературного поведения воды в почках хвойных разного строения, а также неодинаковая способность связывать воду высоко- и низкомолекулярными соединениями, синтезируемыми в меристемах почек в осенне-зимний период, позволяет предполагать существование определенных особенностей состава водорастворимых соединений и делает очевидной необходимость их исследования. В этой связи целью настоящей работы, продолжающей изучение метаболизма морозоустойчивых хвойных древесных растений, является исследование особенностей состава и содержания водорастворимых веществ, их сезонных изменений в меристемах почек наиболее распространенных в Сибири видов семейства *Pinaceae*.

Установлено, что водорастворимые соединения меристем почек лиственницы, ели, пихты, сосны и кедра на 80–90% представлены белками, углеводами и свободными аминокислотами. При этом характер сезонной динамики этих соединений с августа (сформированные почки) по май (набухшие почки перед распусканием хвои) существенно отличается. Для лиственницы, ели и пихты в осенне-зимний период характерно значительное (в 2–3 раза) повышение содержания в тканях высокомолекулярных соединений (ВМС) – водорастворимых белков: до 28–30% от абсолютно сухой массы (а.с.м.) ткани – у ели и пихты и до 17–18% – у лиственницы. У сосны и кедра в это же время содержание водорастворимых белков, напротив, снижается до минимума – 2.5–3%. Одновременно у всех пород осенью возрастает содержание низкомолекулярных соединений (НМС): у кедра и сосны – до 40–42%; у лиственницы, ели и пихты – до 29–36%. У всех пород НМС на 93–95% представлены водорастворимыми углеводами и свободными аминокислотами.

Таким образом, особенности состава, присущие группам видов, в первую очередь связаны с ВМС – водорастворимыми белками. Ряд убывания основных групп водорастворимых соединений для ели, пихты и лиственницы: белки > углеводы > свободные аминокислоты; для сосны и кедра: углеводы > свободные аминокислоты > белки, свидетельствует о том, что у морозоустойчивых хвойных виды в зимний период реализуются различные системы криозащиты, связанные с физико-химическими свойствами водорастворимых ВМС и НМС.

Ключевые слова: *Larix sibirica* L., *Picea obovata* L., *Abies sibirica* L., *Pinus sylvestris* L., *Pinus sibirica* Rupr Mayr., почки, меристемы, водорастворимые белки, свободные аминокислоты, водорастворимые углеводы.

Введение

В климатических условиях Сибири ритмику метаболических процессов у многолетних растений определяют сезонные колебания температуры. Главной причиной гибели растений ученые называют внутриклеточную кристаллизацию в живых тканях [1, 2]. Для предупреждения этого явления, а также излишнего обезвоживания тканей внеклеточным льдом растения в условиях гипотермии реализуют направленный синтез водорастворимых соединений [3, 4]. Ранее нами было показано, что высоко- и низкомолекулярные соединения, синтезируемые в живых тканях хвойных при формировании состояния низкотемпературной устойчивости, обладают неодинаковой способностью связывать воду в условиях равновесия со льдом [5]. Настоящее

Алаудинова Елена Владимировна – доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры химической технологии древесины и биотехнологии, e-mail: alaudinovaev@yandex.ru
Миронов Пётр Викторович – доктор химических наук, профессор, заведующий кафедрой химической технологии древесины и биотехнологии, e-mail: mpv@sibstu.kts.ru

подтверждают и отличия низкотемпературного поведения воды в почках хвойных разного строения [6]. Этот факт позволяет предполагать существование определенных особенностей состава водорастворимых соединений и делает очевидной необходимость их исследования. В этой связи целью

* Автор, с которым следует вести переписку.

настоящей работы, продолжающей изучение метаболизма морозоустойчивых хвойных древесных растений, является исследование особенностей состава и содержания водорастворимых веществ, их сезонных изменений в меристематических тканях почек наиболее распространенных в Сибири видов семейства *Pinaceae*.

Экспериментальная часть

Объекты исследования – представители семейства сосновых (*Pinaceae*): лиственница сибирская (*Larix sibirica* L.), ель сибирская (*Picea obovata* L.), пихта сибирская (*Abies sibirica* L.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Rupr. Mayr.). Однолетние побеги с августа по май отбирали со средних деревьев II–III класса возраста на постоянных пробных площадях местоположение и лесоводственно-таксационные характеристики которых приведены ранее в работе [7]. Меристематические ткани вегетативных почек, освобожденные от осмоленных чешуй, срезали по границе с ксилемой побега бритвой. Содержание воды в тканях определяли весовым методом (гравиметрически) после сушки образцов под вакуумом при 80 °С в присутствии пятиоксида фосфора. Для получения суммарной фракции водорастворимых соединений ткани гомогенизировали в ледяной дистиллированной воде. Время гомогенизации – 2 мин., соотношение массы меристем и воды – 1 : 20; pH – 7.2–7.5. Растертую массу количественно переносили в центрифужную пробирку. Гомогенат центрифугировали при 22 000g в течение 30 мин в рефрижераторной центрифуге ЦЛР-1. В надосадочной жидкости определяли содержание суммарных водорастворимых соединений. Для этого надосадочную жидкость упаривали на ротационном вакуумном испарителе (ИР-1МЗ), остаток высушивали и доводили до постоянной массы под вакуумом при 80 °С в присутствии пятиоксида фосфора. Сухую массу водорастворимых веществ определяли весовым методом. Содержание водорастворимых белков определяли по методу Г.А. Бузуна [8]; водорастворимых углеводов – по методу Бертрана [9]; свободных аминокислот – по цветной реакции с 3%-ым раствором нингидрина [10]. В работе приводятся средние арифметические значения 3-х биологических и 3–5 аналитических повторностей экспериментов. Оценка значимости различий проведена методом сравнения средних значений по критерию Стьюдента при доверительной вероятности $P = 0.95$.

Обсуждение результатов

В меристемах всех исследованных пород содержание водорастворимых соединений возрастало осенью и оставалось высоким зимой (рис. 1).

В течение периода исследования у всех пород водорастворимые вещества на 80–90%, состояли из водорастворимых белков, свободных аминокислот и водорастворимых углеводов (рис. 2). Кроме указанных соединений среди водорастворимых веществ в значительно меньшем количестве обнаружены органические кислоты, фенольные соединения и др.

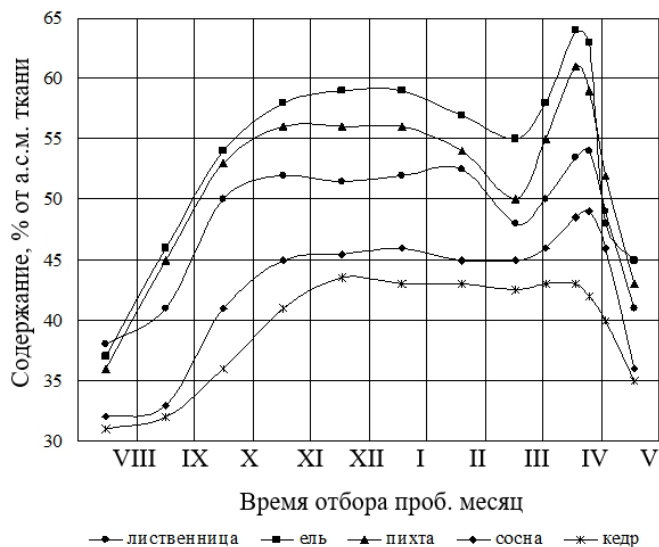


Рис. 1. Сезонная динамика содержания суммарных водорастворимых соединений

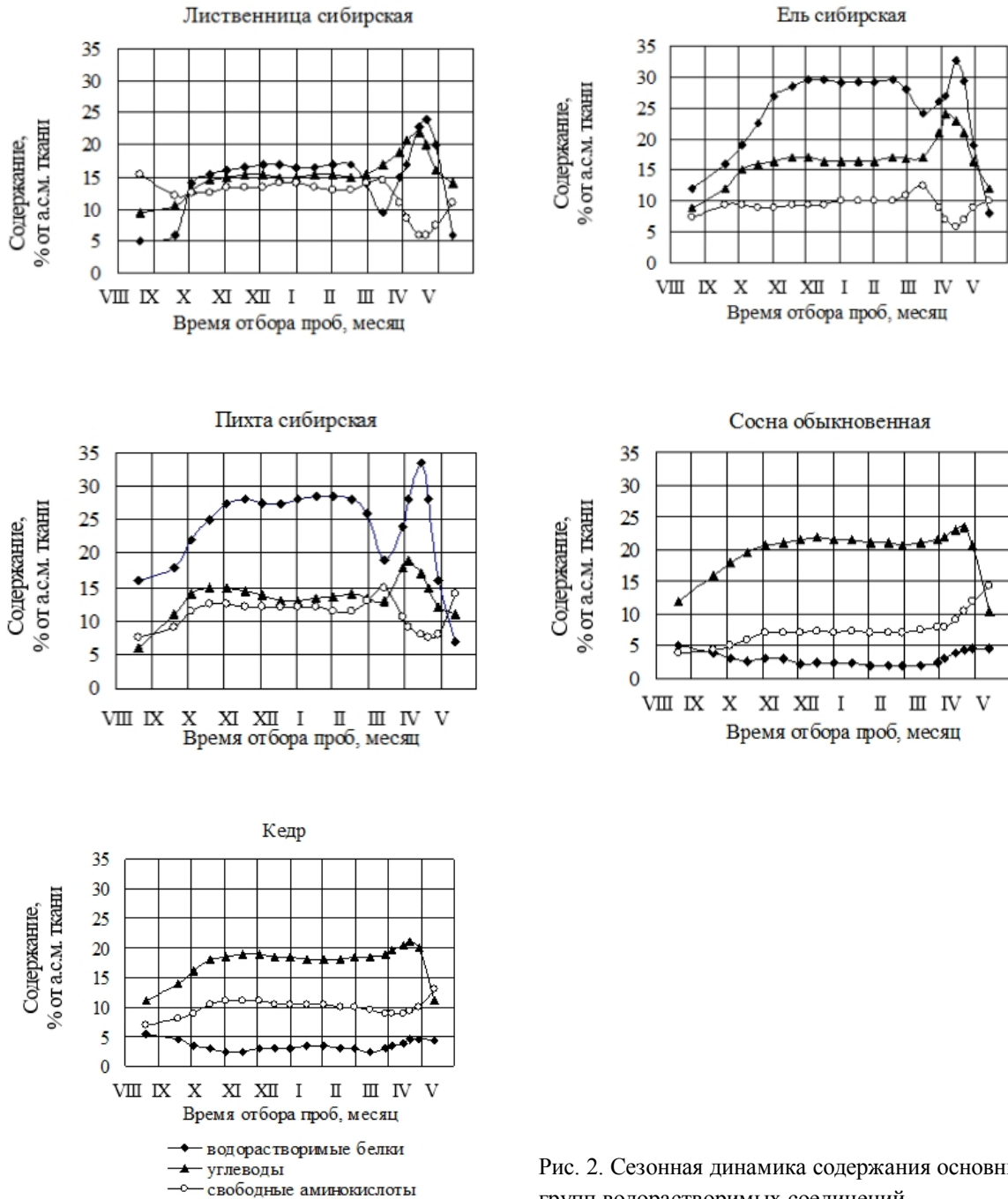


Рис. 2. Сезонная динамика содержания основных групп водорастворимых соединений

Особенностью состава водорастворимых соединений лиственницы, ели и пихты (первая группа пород) являлось высокое содержание в зимний период водорастворимых белков: почках лиственницы около 33%, а ели и пихты – около 50% от их суммы. Подробно динамика водорастворимых белков у первой группы пород обсуждалась нами ранее в работе [11]. Необходимо лишь отметить, что полученные результаты не согласуются с представлениями о том, что процессы низкотемпературной адаптации живых растительных тканей сопровождаются деградацией белоксинтезирующего аппарата клеток [12]. Напротив, у лиственницы, ели и пихты формирование низкотемпературной устойчивости тканей сопровождалось интенсивным ростом содержания этого важнейшего класса биополимеров, а значит усилением синтетических процессов.

Сезонная динамика содержания водорастворимых углеводов у этой группы пород имела сходство с динамикой водорастворимых белков (рис. 2). Минимальный уровень водорастворимых углеводов отмечался в конце августа (в формирующихся почках) и составлял 8–10% от а.с.м. ткани. Осенью, в период активной подготовки дерева к зиме, их содержание, как и содержание водорастворимых белков, увеличивалось практически в два раза. Однако максимальное содержание водорастворимых углеводов достигалось на месяц раньше (конец

октября) и составляло 15–16%. В течение четырех последующих месяцев оно оставалось постоянным. Начало марта отмечено увеличением содержания углеводов, коррелирующим с ростом влажности [13]. Весенний максимум содержания наблюдался на 8–10 дней раньше, чем у белков и почти на 30% превышал среднезимнее значение. Затем содержание водорастворимых углеводов начинало снижаться; в мае оно уже составляло около 12–14% от а.с.м. ткани, что примерно вдвое ниже апрельского максимума.

Среди основных групп водорастворимых веществ у лиственницы, ели и пихты в несколько меньшем количестве, в сравнении с белками и углеводами, содержались свободные аминокислоты (рис. 2). В конце августа их содержание у ели и пихты составляло около 8% от а.с.м. ткани. Отличительной чертой лиственницы было наличие августовского максимума количества свободных аминокислот, вдвое превышающего их уровень у зимнезеленых хвойных, что, вероятно, связано с подготовкой к листопаду. Сентябрь характеризовался ростом содержания свободных аминокислот у ели и пихты примерно до 10% и небольшим снижением – до 13% у лиственницы. Более высокий уровень свободных аминокислот у лиственницы, по-видимому, объясняется тем, что пожелтение хвои сопровождалось распадом белков и свободные аминокислоты, выносящие азот из хвои перед опаданием, перемещались в почки. С конца сентября вплоть до второй половины февраля уровень свободных аминокислот в тканях практически не менялся. В конце февраля их содержание вновь начинало возрастать и во второй половине марта достигало максимума. Наблюдающееся в этот же период времени снижение содержания водорастворимых белков (рис. 2), согласованное с ростом содержания свободных аминокислот (коэффициент парной корреляции составил $R^2 = -0.80$), позволяет предположить, что увеличение пула свободных аминокислот происходило в основном за счет распада водорастворимых белков. Данный факт не исключает одновременного поступления свободных аминокислот в меристемы набухших почек и с ксилемным соком из прилегающих тканей луба.

Характерной чертой состава водорастворимых веществ цитоплазмы сосны и кедра (вторая группа пород) явилось относительно низкое по сравнению с лиственницей, елью и пихтой содержание водорастворимых белков и высокое содержание водорастворимых углеводов (рис. 2). С конца августа до второй половины октября, при формировании зимней выносливости, содержание водорастворимых белков у второй группы пород не только не увеличивалось, а напротив – снижалось с 5 до 2.5–3% от а.с.м. ткани. На протяжении периода низкотемпературной устойчивости (октябрь–март) содержание белков оставалось примерно в 10 раз ниже, чем у ели и пихты и в 6 раз ниже, чем у лиственницы. Рост содержания этих высокомолекулярных компонентов в меристемах сосны и кедра начинался одновременно в начале апреля при набухании почек и продолжался до их распускания. В результате содержание водорастворимых белков в меристемах увеличивалось примерно вдвое по сравнению с зимним уровнем.

В составе водорастворимых веществ у сосны и кедра преобладали водорастворимые углеводы. В течение исследуемого периода их содержание составляло около 50% от суммы водорастворимых веществ, что значительно выше, чем у пород первой группы (в том числе примерно на 4–5% от а.с.м. ткани выше, чем у лиственницы). Поэтому общий характер динамики водорастворимых веществ в первую очередь определяло изменение содержания водорастворимых углеводов. В конце августа содержание водорастворимых углеводов составляло около 10–12% от а.с.м. ткани. В сентябре–октябре происходило интенсивное накопление, к последней декаде октября их содержание составляло у обеих пород около 20% от а.с.м. ткани. Стабильный уровень сохранялся до середины марта, когда содержание водорастворимых углеводов вновь несколько увеличивалось. Весенний рост содержания углеводов, также, как и у пород первой группы, коррелировал с ростом влажности (коэффициент парной корреляции составил $R^2 = 0.82$). В мае перед распусканием почек содержание водорастворимых углеводов снижалось до августовского уровня, то есть становилось примерно на 40% ниже среднезимнего.

Содержание свободных аминокислот у кедрa на протяжении всего периода исследования было примерно на 30% выше, чем у сосны (рис. 2). При формировании низкотемпературной устойчивости осенью (с конца августа до начала ноября) уровень свободных аминокислот в обеих породах увеличивался почти вдвое и на протяжении зимнего периода практически не изменялся. В начале апреля содержание свободных аминокислот вновь начинало возрастать. В набухших почках у сосны и кедрa их уровень примерно 13–15% от а.с.м. ткани. Осенью при формировании низкотемпературной устойчивости у сосны и кедрa отмечалась обратная зависимость содержания свободных аминокислот и водорастворимых белков, говорящая о возможном взаимопревращении этих соединений (коэффициент парной корреляции составил $R^2 = -0.82$).

Весной, в отличие от пород первой группы, рост пула свободных аминокислот не мог происходить за счет распада водорастворимых белков, поскольку зимний уровень водорастворимых белков у сосны и кедра и без того крайне низок. Вероятно, количество свободных аминокислот в меристемах увеличивалось вследствие реутилизации азотистых соединений, аккумулированных в запасующих тканях, и перемещающихся из запасующих органов и тканей с током ксилемного сока, как показано в работах [14, 15].

Заключение

Показано, что состав водорастворимых веществ у всех исследуемых хвойных пород представлен преимущественно одинаковыми классами соединений (белками, свободными аминокислотами, углеводами). При этом их содержание и характер сезонной динамики существенно отличаются. Особенности состава, присущие группам пород, в первую очередь связаны с водорастворимыми белками и вполне согласованы с их различной морозостойкостью:

– для первой группы пород, куда входят лиственница сибирская (*Larix sibirica* L.), ель сибирская (*Picea obovata* L.), пихта сибирская (*Abies sibirica* L.), при формировании низкотемпературной устойчивости осенью характерно существенное (в 2–3 раза) повышение содержания высокомолекулярных соединений – водорастворимых белков. В меристемах зимующих почек их количество достигало необычайно высоких значений – 28–30% от а.с.м. ткани у ели и пихты и 17–18% у лиственницы;

– у пород второй группы, включающей сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.) и кедр (*Pinus sibirica* Rupr. Mayr.), в осенний период и без того невысокое содержание водорастворимых белков, типичное для меристем формирующихся почек, вдвое снижалось. В результате зимой уровень водорастворимых белков не превышал 2.5–3% от а.с.м. ткани;

– в процессе низкотемпературной адаптации у всех без исключения пород на фоне общего увеличения содержания водорастворимых веществ в меристемах почек увеличивалось содержание их низкомолекулярных компонентов: у кедр и сосны – до 40–42%, лиственницы – до 36%, ели и пихты – до 29–30% от а.с.м. ткани. Содержание основных групп низкомолекулярных соединений – водорастворимых углеводов + свободных аминокислот, в зимующих почках сосны, кедр, пихты и ели было примерно одинаково – 26–28% от а.с.м. ткани; у лиственницы содержание углеводов + свободных аминокислот составляло примерно 30–31%.

Таким образом, отличие состава водорастворимых соединений в зимний период не является препятствием для формирования криозащищенного состояния живых тканей, так как все исследуемые хвойные – морозостойчивые виды. Данный факт позволяет говорить о том, что в процессе адаптивной эволюции в метаболизме хвойных сформировались различные системы криозащиты, связанные с физико-химическими свойствами высоко- и низкомолекулярных водорастворимых соединений.

Характеристика состава водорастворимых веществ с помощью соотношения ВМС/НМС позволяет расположить породы в следующий ряд в порядке его убывания: ель, пихта, лиственница, кедр, сосна. Одновременно выявлен ряд снижения содержания основных групп водорастворимых веществ: для ели, пихты и лиственницы – белки > углеводы > свободные аминокислоты; для сосны и кедр – углеводы > свободные аминокислоты > белки.

Анализируя особенности содержания и состава водорастворимых соединений, можно заметить, что лиственница занимает промежуточное положение между породами. Вместе с тем известно, что лиственница – самый морозостойчивый вид хвойных [16]. Можно предположить, что для обеспечения надежной криозащиты в условиях суровой сибирской зимы существующее в цитозоле меристематических клеток лиственницы соотношение ВМС/НМС является оптимальным, поскольку только у этой породы реализован дополнительный механизм, обеспечивающий выживание в условиях экстремально низких температур. Лиственница – единственный листопадный вид среди хвойных. Весной у нее распускается во много раз больше вегетативных почек, чем у ели, пихты, сосны и кедр. Благодаря этому в суровую зиму повреждение морозом части почек не способно нанести ей столь существенного ущерба, как зимнезеленым видам хвойных.

Список литературы

1. Самыгин Г.А. Причины вымерзания растений. М., 1974. 180 с.
2. Левитт Дж. Холодостойкость растений. М., 1983. 278 с.
3. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М., 2007. 54 с.
4. Колесниченко А.В., Войников В.К. Белки низкотемпературного стресса растений. Иркутск, 2003. 196 с.

5. Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Водоудерживающие свойства меристематических клеток зимующих хвойных: роль низкомолекулярных водорастворимых соединений // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья. Барнаул, 2009. С. 284–288.
6. Миронов П.В., Алаудинова Е.В., Репях С.М. Низкотемпературная устойчивость живых тканей хвойных. Красноярск, 2001. 221 с.
7. Алаудинова Е.В. Миронов П.В. Свободные аминокислоты вегетативных органов *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2017. №3. С. 85–91.
8. Бузун Г.Н., Джемухадзе К.М., Милешко Ф.Л. Определение белков в растениях с помощью амидочерного // Физиология растений. 1982. №29. С. 198–204.
9. Вознесенский В.А., Горбачева Г.И., Штанько Т.П., Филиппова Л.А. Определение сахаров по обесцвечиванию жидкости Фелинга // Физиология растений. 1962. №9. С. 255–256.
10. Плешков Б.П. Практикум по биохимии растений. М., 1985. 225 с.
11. Alaudinova E.V., Mironov P.V. Comparative characteristics of water-soluble proteins from *Larix sibirica*, *Picea obovata* and *Abies sibirica* Bud Meristems // Chemistry of Natural Compounds. 2010. Vol. 46. N3. Pp. 430–435.
12. Бочарова М.А., Клячко Н.Л. Влияние низких температур на содержание полисом в тканях растений, различающихся по холодоустойчивости // Физиология растений. 1988. Т. 35. №6. С. 1182–1188.
13. Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. Сезонные изменения содержания воды в меристематических тканях почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. и её распределение в клетках // Хвойные бореальной зоны. 2007. №4–5. С. 487–491.
14. Судачкова Н.Е., Милютин И.Л., Семенова Г.П. Состав и содержание свободных аминокислот в различных частях и тканях *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb. и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39. С. 19–31.
15. Чернобровкина Н.П. Экофизическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб., 2001. 175 с.
16. Хлебникова Н.А., Гирс Г.И., Коловский Р.А. Физиологическая характеристика хвойных растений Сибири в зимний период // Сборник научных трудов ИЛИД СО АН СССР. Красноярск, 1963. С. 5–16.

Поступила в редакцию 5 мая 2018 г.

После переработки 18 сентября 2018 г.

Принята к публикации 21 сентября 2018 г.

Для цитирования: Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Семейство *Pinaceae*: сезонные изменения водорастворимых соединений в меристемах почек // Химия растительного сырья. 2019. №1. С. 209–215. DOI: 10.14258/jcrpm.2019014060.

Alaudinova E.V.*, Mironov P.V. FREE AMINO ACIDS IN VEGETATIVE ORGANS OF *PICEA OBOVATA* L. AND *PINUS SYLVESTRIS* L.

Siberian State Technological University, pr. Mira 82, Krasnoyarsk 660049 (Russia), e-mail: alaudinovaev@yandex.ru

It is shown, that change of a phenological phase of development of the tree, connected with loss of frost resistance and coming of the period of vegetation, it is accompanied by considerable changes of structure of free amino acids in meristematic tissues of buds *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L.

In the winter at both species in comparison with spring level nonproteingeneous amino acids is doubled. During too time, *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. show authentic specific distinctions under the total content nonproteingeneous amino acids. Thus at *Pinus sylvestris* L. their share as a part of free amino acids reaches 40%, that twice above, than at *Picea obovata* L. As a part of free amino acids at *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. the nitrogen deposit is mainly in a glycine – 13 and 9%, arginine – 12 and 8% and ornithine – 12 and 15% accordingly. Besides it, at *Pinus sylvestris* L. significant role in nitrogen deposition play γ -aminobutyric acid – about 19% and valine – about 6%; at *Picea obovata* L. – lysine and glutamic acid – on 10%. During too time, the content proline – amino acids with which presence, as a rule, co-ordinated low temperature stability of plants, at the investigated cold-resistant coniferous species is low – 0.04–0.34%.

In the spring at swelling of buds at both species as a part of free amino acids the share arginine and proline increases and sharply decreases – ornithine and γ -aminobutyric acids. Besides the pointed out amino acids at *Picea obovata* L. the content lysine twice decreases. For *Pinus sylvestris* L. the high content of the sum aspartic acids and asparagine – 19% in the spring is characteristic; at *Picea obovata* L. the content of the sum of amino acids with a short carbon chain – serine and glycine – 22% is raised.

As reliable stressful metabolite at both species it is possible to consider ornithine, which content during the winter period in buds meristems of 3–5 times above, than in the spring in the swelling buds meristems.

Keywords: *Picea obovata* L., *Pinus sylvestris* L., buds, meristems, nonproteingeneous amino acids.

References

1. Samygin G.A. *Prichiny vymerzaniya rasteniy*. [Causes of plant freezing]. Moscow, 1974, 180 p. (in Russ.).
2. Levitt Dzh. *Kholodostoykost' rasteniy*. [Cold-resistance of plants]. Moscow, 1983, 278 p. (in Russ.).
3. Trunova T.I. *Rasteniyе i nizkotemperaturnyy stress*. [Plant and low temperature stress]. Moscow, 2007, 54 p. (in Russ.).
4. Kolesnichenko A.V., Voynikov V.K. *Belki nizkotemperaturnogo stressa rasteniy*. [Proteins of low temperature stress of plants]. Irkutsk, 2003, 196 p. (in Russ.).
5. Alaudinova Ye.V., Mironov P.V. *Novyye dostizheniya v khimii i khimicheskoy tekhnologii rastitel'nogo syr'ya*. [New achievements in chemistry and chemical technology of plant raw materials]. Barnaul, 2009, pp. 284–288. (in Russ.).
6. Mironov P.V., Alaudinova Ye.V., Repyakh S.M. *Nizkotemperaturnaya ustoychivost' zhivykh tkaney khvoynykh*. [Low-temperature resistance of living tissues of conifers]. Krasnoyarsk, 2001, 221 p. (in Russ.).
7. Alaudinova Ye.V. Mironov P.V. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2017, no. 3, pp. 85–91. (in Russ.).
8. Buzun G.N., Dzhemukhadze K.M., Milesheko F.L. *Fiziologiya rasteniy*, 1982, no. 29, pp. 198–204. (in Russ.).
9. Voznesenskiy V.A., Gorbacheva G.I., Shtan'ko T.P., Filippova L.A. *Fiziologiya rasteniy*, 1962, no. 9, pp. 255–256. (in Russ.).
10. Pleshkov B.P. *Praktikum po biokhimmii rasteniy*. [Workshop on plant biochemistry]. Moscow, 1985, 225 p. (in Russ.).
11. Alaudinova E.V., Mironov P.V. *Chemistry of Natural Compounds*, 2010, vol. 46, no. 3, pp. 430–435.
12. Bocharova M.A., Klyachko N.L. *Fiziologiya rasteniy*, 1988, vol. 35, no. 6, pp. 1182–1188. (in Russ.).
13. Alaudinova Ye.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V. *Khvoynnye boreal'noy zony*, 2007, no. 4–5, pp. 487–491. (in Russ.).
14. Sudachkova N.Ye., Milyutina I.L., Semenova G.P. *Rastitel'nyye resursy*, 2003, vol. 39, pp. 19–31. (in Russ.).
15. Chernobrovkina N.P. *Ekofizicheskaya kharakteristika ispol'zovaniya azota sosnoy obyknovennoy*. [Ecophysical characteristics of the use of pine pine]. St. Petersburg, 2001, 175 p. (in Russ.).
16. Khlebnikova N.A., Girs G.I., Kolovskiy R.A. *Sbornik nauchnykh trudov ILiD SO AN SSSR*. [Collection of scientific works ILiD SO USSR Academy of Sciences]. Krasnoyarsk, 1963, pp. 5–16. (in Russ.).

Received May 5, 2018

Revised September 18, 2018

Accepted September 21, 2018

For citing: Alaudinova E.V., Mironov P.V. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2019, no. 1, pp. 209–215. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.2019014060.

* Corresponding author.

