

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНОГО СОДЕРЖАНИЯ ЦИНКА В ПОЧВЕ НА АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ БИОМАССЫ КОРМОВЫХ ТРАВ

© 2020 г. Г. Я. Елькина

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, Россия*

E-mail: elkina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 08.08.2019 г.

После доработки 30.10.2019 г.

Принята к публикации 13.01.2020 г.

Изучали влияние цинка на содержание аминокислот в однолетних кормовых культурах (горох и овес в смешанном посеве). Цинк в концентрациях 17.8–67.6 мг/кг (вытяжка 1М HCl) способствовал повышению содержания аминокислот в наземной массе гороха, при более высоком его содержании происходило ингибирование процессов. Более всего увеличилось содержание пролина и относительное количество (в % от суммы аминокислот) аспарагиновой кислоты. Изменения в составе белков овса были менее выражены. При оптимальном количестве цинка увеличился суммарный выход аминокислот, доля незаменимых кислот и количество сырого протеина в биомассе.

Ключевые слова: цинк, почва, аминокислотный состав, биомасса, кормовые травы.

DOI: 10.31857/S0002188120040043

ВВЕДЕНИЕ

Цинк, относясь к группе загрязнителей почв тяжелыми металлами (ТМ), является физиологически активным микроэлементом. Входя в состав ферментов, он оказывает влияние на белковый, липидный, углеводный обмен и другие процессы в растениях [1]. В оптимальных количествах цинк улучшает жизнедеятельность растений, при избытке ингибирует их рост и развитие [2, 3]. Подход к изучению его влияния на растения должен вестись с 2-х позиций: как необходимого элемента питания и как токсичного ТМ с регламентацией его количества.

Негативное действие элемента связано с его влиянием на метаболические процессы в растениях. Активация защитных ферментов, синтез металлсвязывающих соединений и стрессовых белков, повышающих устойчивость растений, приводят к изменениям в обмене азота в зависимости от концентрации элемента и фазы ответной реакции. В первой фазе идет усиление приспособительных функций, во второй – угнетение метаболических процессов [4–6].

В качестве ответной реакции в растениях активно синтезируется пролин, являющийся полифункциональным стресспротекторным соединением, направленным на поддержание метаболизма растительного организма на разных стадиях

адаптационного процесса [5–8]. Специфической реакцией на воздействие ТМ является синтез металлсвязывающих соединений, обогащенных тиоловыми (–SH) группами – металлотионеинов и фитохелатинов, образованных с участием цистина [9].

Представленные выше изменения в содержании свободных аминокислот характерны для конкретного (тестируемого) периода развития растения. Определение аминокислотного состава белков кормовых трав в период уборки дает возможность оценить результаты сложных процессов метаболизма азота, выявить суммарный эффект воздействия элемента на синтез аминокислот с учетом изменений в развитии растений, а также охарактеризовать качество растительной продукции. Исследования по влиянию цинка, как и других металлов, на качество растительной продукции, ее кормовую ценность крайне незначительны. Показано увеличение содержания суммы аминокислот, главным образом за счет пролина, аспарагиновой и глутаминовой кислот, снижение количества незаменимых аминокислот в зерне ячменя при избытке кадмия [4]. Загрязнение кадмием приводило к росту содержания азота и аминокислот в составе белков, увеличению доли глутаминовой кислоты в белках биомассы гороха, аспарагиновой кислоты – в белках биомассы овса,

снижение доли пролина в растениях обоих видов [10]. Медь в оптимальном для растений количестве увеличивала суммарный выход аминокислот, сбор незаменимых кислот и сырого протеина. В растениях гороха была более высока доля пролина, аспарагиновой кислоты. Избыток меди ингибировал процессы азотного обмена [11].

В ранее проведенных исследованиях по изучению поведения цинка в системе почва–растение на подзолистых почвах в оптимальном количестве элемент повышал биомассу трав и улучшал их микроэлементный состав, при избытке его содержания продуктивность снизилась, наблюдали избыточное накопление элемента в растениях [3].

Цель работы – изучение действия возрастающего содержания цинка в почве на содержание азота и аминокислотный состав наземной массы однолетних кормовых трав (овес и горох в смешанном посеве), оценка питательной ценности белков.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Растения были культивированы в микрополе в опыте в пригороде г. Сыктывкара на легкосуглинистой пахотной подзолистой почве в условиях искусственного загрязнения. Разные по содержанию цинка образцы почвы были получены в результате смешивания ранее загрязненной почвы с почвой контрольных делянок. Почву (10 кг) помещали в полиэтиленовые сосуды без дна (диаметр – 20, высота – 30 см), которые зарывали в траншеи. Эксперимент выполняли в четырехкратной повторности. В качестве тестовых культур использовали овес и горох в смешанном посеве. В каждый сосуд высевали по 15 семян гороха и овса, оставляя впоследствии по десять растений каждого вида. Отбор растительных проб осуществляли при учете продуктивности в фазе образования бобов гороха и фазе колошения овса. Поскольку цинк оказывал влияние на прохождения фенологических фаз и развитие репродуктивных органов, срок уборки и отбора проб устанавливали по развитию растений в контроле.

Определение азота и аминокислот выполняли отдельно для гороха и овса. Для анализов использовали наземную массу растений (стебли, листья, цветы и плоды).

Азот определяли методом газовой хроматографии на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS-0). Относительная погрешность анализа при содержании азота 0.5–2.6% составляла 18.0%, при содержании 2.6–20% – 6.7%. Содержание аминокислот, входящих в состав белков растений, определяли методом жидкостной хроматографии

на аминокислотном анализаторе ААА Т 339 М. Относительная погрешность анализа конкретных аминокислот (при $P = 0.95$) приведена в табл. 2. Гидролиз белков осуществляли в концентрированном растворе серной кислоты в запаянной ампуле при 110°C. Анализы выполняли в экоаналитической лаборатории Института биологии. Методы анализа растительных и почвенных образцов на содержание цинка и условия проведения эксперимента приведены в [3].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Действие микроэлемента на растения определялось содержанием цинка в почве. Валовое его количество в эксперименте изменялось с 33.8 до 219 мг/кг, повышаясь от невысокого в почве контроля до превышающего ОДК (110 мг/кг) для кислых суглинистых почв, начиная с пятого варианта эксперимента. С ростом валового содержания увеличилась подвижность элемента. Количество цинка, экстрагируемого 1М HCl, изменялось от 5.7 до 108 мг/кг (табл. 1). Более подробно изменения в содержании разных форм элемента приведены в [3].

Влияние цинка на рост и развитие растений во многом определяла специфика культур. Наибольший положительный эффект установлен в отношении бобовых растений. С ростом содержания цинка до 49.3 мг/кг (1М HCl) наблюдали устойчивое увеличение продуктивности гороха. Максимальная биомасса бобовых растений была установлена при содержании цинка 37.8–49.3 мг/кг, она превышала массу в контроле до 6-ти раз. При более высоком содержании цинка в почве продуктивность гороха постепенно снизилась: предел максимально возможного положительного действия цинка в условиях эксперимента был преодолен, стимулирующий эффект сменился на ингибирующее действие. При этом в пределах изученных концентраций цинка биомасса растений была больше контроля.

Продуктивность овса изменялась менее существенно, наиболее высокие показатели были получены при содержании кислоторастворимого цинка в почве от 29.1 до 37.8 мг/кг. При концентрации более 67.6 мг/кг биомасса снизилась до уровня контроля. Благоприятный интервал в содержании цинка для роста и развития злаковой культуры был меньше, чем бобовой.

В изученном диапазоне концентраций растения испытывали как стимулирующее, так и ингибирующее действие микроэлемента. При этом растения, особенно горох, больше реагировали на недостаток элемента, чем на его избыток. В пре-

Таблица 1. Биомасса растений и выход сырого протеина при возрастающем содержании цинка в почве

Вариант	Цинк, мг/кг почвы (1М HCl)	Масса одного растения (воздушно-сухая, г)		Выход сырого протеина на одно растение, мг	
		горох	овес	горох	овес
Контроль	5.7	0.36± 0.05*	0.40 ± 0.04	29.3	34.0
1	17.8	0.62 ± 0.12	0.40 ± 0.03	62.0	31.1
2	21.8	1.25 ± 0.13	0.46 ± 0.04	133	36.8
3	29.1	1.46 ± 0.13	0.52 ± 0.05	177	39.6
4	34.0	1.80 ± 0.12	0.54 ± 0.04	237	42.2
5	37.8	2.34 ± 0.14	0.53 ± 0.04	293	48.6
6	44.3	2.44 ± 0.15	0.49 ± 0.04	336	45.0
7	49.3	2.41 ± 0.14	0.45 ± 0.03	317	43.2
8	67.6	2.14 ± 0.15	0.41 ± 0.04	260	39.3
9	77.7	1.85 ± 0.15	0.41 ± 0.04	232	40.3
10	108	1.71 ± 0.13	0.39 ± 0.04	208	37.1

*± – стандартное отклонение.

делах стимулирующих концентраций (5.7–67.6 мг/кг, вытяжка 1 М HCl), установлена тесная корреляция между содержанием элемента и продуктивностью гороха ($r = 0.85$, $P < 0.001$), во всем диапазоне концентраций связи были менее тесные ($r = 0.52$, $P < 0.001$). Для овса положительная корреляция ($r = 0.85$, $P < 0.001$) обнаружена лишь в пределах содержания цинка от 5.7 до 44.3 мг/кг.

Обогащение почвы цинком вызвало интенсивное поступление элемента в растения: в надземной массе гороха содержание цинка повысилось с 34 до 443, овса – с 22 до 245 мг/кг (табл. 2), коррелируя с количеством подвижных форм (1М HCl) ($r = 0.86–0.89$, $P < 0.001$).

Влияние цинка положительно сказалось на азотном обмене бобовой культуры. Содержание азота в надземной биомассе (стебли, листья, цветы и бобы) увеличилось с 1.3 в контроле до 1.6–2.2%. Максимум в содержании азота пришелся на растения, выросшие при концентрации микроэлемента в почве, равной 44.3 мг/кг почвы, содержание цинка в горохе при этом составило 315 мг/кг. При более высоком содержании цинка в почве произошло незначительное снижение количества азота в горохе, при этом оно оставалось намного больше, чем в контроле. Синтез соединений, обогащенных азотом, активировал продукционный процесс. Биомасса бобового растения тесно коррелировала с содержанием в ней азота ($r = 0.92$, $P < 0.001$).

При низких концентрациях цинка количество азота в злаковой культуре мало отличалось от контроля (1.36%), но, начиная с варианта 5, оно увеличилось от 1.48 до 1.53% (табл. 2).

Интенсификация азотного обмена и высокая продуктивность гороха при обогащении почв цинком способствовали увеличению выхода сырого протеина, различия с контролем в зависимости от количества цинка в почве составили от 2.1 до 11.5 раза (табл. 1). Максимальные показатели (317–336 против 29.3 мг/растение в контроле) были получены в вариантах с наиболее высокой биомассой и высоким содержанием азота в растениях при наличии в почве кислоторастворимого цинка в количестве 44.3–49.3 мг/кг. Выход сырого протеина в биомассе овса изменился не столь существенно. Наиболее высокие показатели соответствовали содержанию цинка 34.0–49.3 мг/кг, при его превышении качество растительной продукции снизилось.

С ростом количества азота и протеина в наземной биомассе трав изменилось содержание практически всех аминокислот. Суммарное количество аминокислот в горохе увеличилось с 4.49 до 8.46–8.87 г/100 г биомассы (табл. 2). Наиболее продуктивные варианты отличались более высоким их содержанием. Сумма аминокислот положительно коррелировала с продуктивностью ($r = 0.82$, $P < 0.001$), с содержанием азота ($r = 0.84$, $P < 0.001$) и цинка ($r = 0.76$, $P < 0.001$) в растениях.

Для злаковой культуры наиболее высокая сумма аминокислот (5.83–6.29 г/100 г) отмечена в вариантах 4 и 5 (табл. 2). При более высоком содержании цинка синтез аминокислот снизился. Сумма аминокислот соответствовала продуктивности растений ($r = 0.70$, $P < 0.001$). Отсутствие корреляции между содержанием азота и суммарным количеством аминокислот возможно было

Таблица 2. Влияние цинка на аминокислотный состав биомассы кормовых культур

Аминокислота	Варианты										Погрешность, %	
	Контроль	1	2	3	4	5	6	7	8	9		10
Горох												
Аспарагиновая	0.51/11.3	1.00/13.3	1.03/13.1	0.93/11.9	1.00/12.7	1.05/12.4	1.07/12.6	1.13/12.7	1.15/13.0	0.93/11.3	0.82/10.6	16
Треонин	0.23/5.1	0.34/4.6	0.36/4.5	0.32/4.0	0.33/4.2	0.35/4.1	0.35/4.1	0.40/4.5	0.37/4.2	0.36/4.3	0.32/4.2	16
Серин	0.26/5.8	0.38/5.1	0.38/4.9	0.40/5.1	0.38/4.8	0.39/4.7	0.43/5.0	0.46/5.2	0.46/5.2	0.43/5.3	0.42/5.5	14
Глутаминовая	0.55/12.3	0.84/11.3	0.91/11.6	0.89/11.4	0.88/11.1	0.92/10.8	0.92/10.8	0.94/10.6	0.93/10.5	0.91/11.0	0.85/11.1	13
Пролин	0.33/7.5	0.92/12.3	1.02/13.0	1.05/13.4	0.92/11.7	1.24/14.7	1.27/15.1	1.21/13.6	1.25/14.1	1.17/14.3	1.08/14.1	31
Глицин	0.27/6.1	0.43/5.8	0.43/5.5	0.44/5.6	0.44/5.6	0.43/5.0	0.42/4.9	0.45/5.1	0.45/5.1	0.45/5.4	0.41/5.3	16
Аланин	0.30/6.7	0.41/5.5	0.46/5.8	0.45/5.7	0.44/5.6	0.50/5.9	0.50/5.9	0.51/5.7	0.49/5.6	0.50/6.0	0.49/6.4	19
Цистин	0.00/0.0	0.01/0.1	0.01/0.1	0.01/0.2	0.01/0.2	0.01/0.2	0.02/0.2	0.01/0.1	0.01/0.1	0.01/0.1	0.01/0.1	14
Валин	0.31/6.9	0.43/5.7	0.44/5.6	0.43/5.5	0.47/5.9	0.47/5.6	0.47/5.5	0.49/5.5	0.47/5.3	0.47/5.7	0.46/5.9	14
Метионин	0.01/0.1	0.01/0.1	0.02/0.2	0.01/0.2	0.01/0.2	0.02/0.2	0.02/0.2	0.01/0.1	0.01/0.1	0.01/0.1	0.01/0.1	12
Изолейцин	0.22/5.0	0.31/4.1	0.33/4.2	0.32/4.1	0.33/4.1	0.35/4.1	0.34/4.0	0.34/3.9	0.35/4.0	0.29/3.6	0.30/3.9	13
Лейцин	0.39/8.6	0.59/7.9	0.63/8.0	0.65/8.3	0.64/8.1	0.66/7.8	0.66/7.8	0.67/7.6	0.67/7.6	0.61/7.4	0.56/7.3	13
Тирозин	0.23/5.2	0.43/5.7	0.45/5.7	0.44/5.6	0.45/5.7	0.48/5.7	0.47/5.5	0.50/5.7	0.49/5.6	0.47/5.7	0.43/5.6	20
Фенилаланин	0.21/4.6	0.34/4.6	0.36/4.6	0.35/4.4	0.38/4.8	0.38/4.4	0.38/4.5	0.41/4.6	0.40/4.5	0.38/4.6	0.34/4.4	16
Гистидин	0.09/1.9	0.13/1.7	0.13/1.7	0.15/1.9	0.15/1.9	0.14/1.7	0.15/1.7	0.15/1.7	0.15/1.7	0.15/1.8	0.14/1.8	19
Лизин	0.36/7.9	0.53/7.0	0.56/7.2	0.60/7.7	0.67/8.5	0.66/7.8	0.62/7.4	0.71/8.0	0.70/7.9	0.64/7.8	0.61/8.0	16
Аргинин	0.22/5.0	0.38/5.0	0.34/4.3	0.39/5.0	0.38/4.9	0.41/4.9	0.40/4.7	0.49/5.5	0.47/5.4	0.45/5.5	0.43/5.6	19
Сумма	4.49	7.47	7.85	7.81	7.88	8.46	8.45	8.87	8.83	8.22	7.66	
Содержание азота, %	1.30	1.59	1.70	1.94	2.10	2.00	2.20	2.10	1.95	2.00	1.95	6.7
Содержание цинка, мг/кг	34	199	206	208	227	288	315	389	456	441	443	20

Таблица 2. Окончание

Аминокислота	Варианты										Погрешность, %	
	Контроль	1	2	3	4	5	6	7	8	9		10
Овес												
Аспарагиновая	0.83/15.0	0.86/15.4	0.83/15.1	0.89/15.9	0.87/14.9	0.93/14.8	0.86/14.1	0.81/14.6	0.80/14.0	0.63/12.0	0.67/13.1	16
Треонин	0.23/4.1	0.22/3.9	0.22/3.9	0.25/4.4	0.24/4.1	0.25/4.0	0.23/3.7	0.22/3.9	0.24/4.2	0.21/4.0	0.21/4.1	16
Серин	0.23/4.2	0.23/4.2	0.23/4.1	0.26/4.6	0.25/4.3	0.28/4.4	0.28/4.6	0.23/4.2	0.25/4.5	0.22/4.1	0.22/4.3	14
Глутаминовая	0.66/11.9	0.70/12.6	0.75/13.4	0.74/13.2	0.78/13.4	0.82/13.0	0.75/12.3	0.72/13.0	0.76/13.3	0.68/12.9	0.67/13.1	13
Пролин	0.89/16.0	0.78/13.9	0.77/13.8	0.79/14.1	0.77/13.3	0.88/14.0	0.93/15.3	0.86/15.5	0.87/15.3	0.82/15.6	0.79/15.4	31
Глицин	0.24/4.4	0.26/4.6	0.25/4.5	0.23/4.0	0.29/5.0	0.30/4.7	0.28/4.6	0.25/4.4	0.26/4.6	0.25/4.7	0.24/4.7	16
Аланин	0.36/6.5	0.38/6.8	0.36/6.5	0.34/6.0	0.38/6.6	0.43/6.9	0.42/6.9	0.37/6.7	0.38/6.8	0.36/6.8	0.34/6.6	19
Цистин	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	0.00/0.0	14
Валин	0.36/6.5	0.32/5.8	0.33/6.0	0.29/5.1	0.34/5.8	0.37/5.9	0.37/6.0	0.33/5.9	0.34/6.0	0.32/6.1	0.31/6.0	14
Метионин	0.01/0.2	0.01/0.2	0.01/0.1	0.01/0.2	0.01/0.2	0.01/0.1	0.01/0.2	0.02/0.3	0.02/0.3	0.02/0.3	0.02/0.4	12
Изолейцин	0.19/3.4	0.21/3.8	0.23/4.1	0.19/3.3	0.22/3.7	0.26/4.1	0.25/4.0	0.21/3.8	0.22/3.9	0.21/4.0	0.20/3.9	13
Лейцин	0.39/6.9	0.41/7.4	0.40/7.2	0.38/6.8	0.39/6.7	0.38/6.0	0.41/6.6	0.39/7.0	0.37/6.5	0.38/7.3	0.35/6.8	20
Тирозин	0.27/4.9	0.27/4.9	0.25/4.5	0.29/5.1	0.29/4.9	0.29/4.5	0.30/4.9	0.25/4.5	0.27/4.7	0.27/5.2	0.24/4.7	16
Фенилаланин	0.25/4.4	0.24/4.3	0.22/3.9	0.25/4.4	0.28/4.7	0.30/4.8	0.28/4.6	0.26/4.7	0.27/4.7	0.24/4.6	0.24/4.7	19
Гистидин	0.08/1.5	0.10/1.9	0.10/1.7	0.08/1.5	0.09/1.6	0.11/1.7	0.10/1.6	0.09/1.5	0.09/1.6	0.09/1.7	0.07/1.4	16
Лизин	0.31/5.6	0.33/5.9	0.33/5.9	0.35/6.2	0.35/5.9	0.37/5.9	0.37/6.0	0.32/5.8	0.32/5.6	0.30/5.6	0.31/6.0	19
Аргинин	0.26/4.6	0.25/4.5	0.30/5.3	0.29/5.2	0.29/4.9	0.31/4.9	0.26/4.3	0.23/4.1	0.24/4.2	0.26/5.0	0.26/5.0	18
Сумма	5.55	5.56	5.54	5.62	5.83	6.29	6.09	5.54	5.69	5.24	5.13	20
Содержание азота, %	1.36	1.24	1.29	1.21	1.24	1.48	1.48	1.54	1.52	1.58	1.53	20
Содержание цинка, мг/кг	22	87	89	126	173	158	182	164	266	293	245	20

Примечание. Воздушно-сухая масса, аминокислоты: над чертой – г/100 г, под чертой – относительное содержание в %.

связано в злаке с наличием азота в составе небелковых соединений.

С увеличением содержания цинка в почве биомасса гороха обогатилась пролином. Значимые по сравнению с контролем изменения в содержании пролина начались при наличии цинка в почве в количестве 17.8 мг/кг. Количество пролина в растениях при содержании цинка в почве от 37.8 до 67.6 мг/кг было в 3.5 раза больше, чем в контроле.

Значительнее, чем в среднем, в биомассе гороха увеличилось содержание аспарагиновой кислоты, тирозина, лизина и аргинина. С продуктивностью бобовой культуры наиболее тесно было связано содержание пролина, лизина, аланина, валина ($r = 0.84-0.88$, $P < 0.001$), гистидина, аргенина и серина ($r = 0.78-0.79$, $P < 0.001$). Существенно повысилось также содержание метионина, но в виду неустойчивости этой аминокислоты к кислотному гидролизу при высокой температуре можно говорить лишь о тенденции к изменению. При превышении зоны оптимального количества цинка в почве для бобовой культуры появились начальные признаки ингибирования процессов белкового обмена. Суммарное содержание аминокислот несколько снизилось, при этом изменения совпали с небольшим уменьшением биомассы по сравнению с максимальной.

В надземной биомассе овса при концентрации цинка в почве 34.0–49.3 мг/кг (1М HCl) хоть и не так существенно, как в биомассе гороха, увеличилось содержание большинства аминокислот, суммарное их количество превышало контроль на 10–15%. Значимые различия установлены в отношении глутаминовой кислоты в диапазоне концентрации цинка в почве 21.8–67.6, изолейцина и фенилаланина в диапазоне 34.0–44.3, гистидина, лизина и аргенина при содержании цинка 34.0–49.3 мг/кг (1М HCl).

Избыток цинка негативно отразился на синтезе овсом большинства аминокислот, их сумма при содержании элемента в почве >77.7 мг/кг была меньше контроля. Количество аспарагиновой кислоты при превышении этого порога значительно снизилось на 18.0–24.5%. Содержание глутаминовой кислоты при этом осталось большим, чем в контроле. С продуктивностью овса наиболее тесно было связано содержание глутаминовой кислоты ($r = 0.78$, $P < 0.001$), менее тесными были связи с количеством фенилаланина, изолейцина, серина, аланина и лизина ($r = 0.63-0.68$, $P < 0.001$). Как и в бобовой культуре на фоне увеличения содержания цинка в почве было больше содержание цистина.

Показанная динамика содержания аминокислот не в полной мере отражала изменения в составе белков. Относительное их количество (в % от суммы) позволило в большей мере судить об участии аминокислот в синтезе белков, оценить аминокислотный состав растений, а также определить роль отдельных аминокислот в составе белков и других соединений, связанных с адаптацией к экологическим условиям.

В бобовой культуре более всего с ростом концентрации цинка в почве изменилось относительное содержание пролина: в вариантах 4 и 5 его доля увеличилась с 6.45 (контроль) до 14.7–15.1%. Показатель положительно коррелировал с продуктивностью ($r = 0.78$, $P < 0.001$) и с содержанием цинка в растениях ($r = 0.78$, $P < 0.001$). При наличии цинка в почве в растениях было несколько больше также доля аспарагиновой кислоты. При этом относительное содержание глутаминовой кислоты на 1.0–1.5% было меньше, чем в контроле, доля ее в составе белков была отрицательно связана с продуктивностью ($r = -0.87$, $P < 0.001$) и количеством цинка в растении ($r = -0.84$, $P < 0.001$).

Белки биомассы овса в контроле по сравнению с горохом более богаты аспарагиновой кислотой и особенно пролином. Об этом свидетельствовало как абсолютное, так и относительное их количество. Доля пролина в белках овса была в 2 раза больше, чем в составе белков гороха. По содержанию остальных аминокислот злаковая культура уступала бобовой.

Под влиянием цинка в диапазоне его содержания 17.8–37.8 мг/кг участие пролина в белках овса снизилось с 16 до 13.8–14.0%. Более низкий уровень аминокислоты был характерен для более высокопродуктивных растений, со снижением биомассы доля пролина возвращалась к контролю. При содержании цинка >67.6 мг/кг (1М HCl) также уменьшилась доля аспарагиновой кислоты.

В составе белков злакового растения при превышении уровня цинка в почве >21.8 мг/кг обнаружен цистин. В бобовой культуре он был установлен при концентрации 17.8 мг Zn/кг, при этом доля его была больше, чем в злаковой. В контрольных растениях аминокислота не была выявлена. Несмотря на однонаправленный характер изменений, неустойчивость цистина к кислотному гидролизу позволила судить лишь о тенденциях к более интенсивному синтезу важной с точки зрения адаптации растений к повышенным концентрациям металлов аминокислоты.

Важным показателем качества растительной продукции является наличие в белках незамени-

мых аминокислот, к которым относятся валин, изолейцин, лейцин, лизин, метеонин, треонин, триптофан, фенилаланин. Сумма незаменимых аминокислот в бобовой культуре под действием цинка увеличилась в 1.5–1.7 раза. При этом их доля в общей сумме аминокислот уменьшилась с 38 (в контроле) до 34–36%. Однако с учетом продуктивности растений сумма незаменимых аминокислот в биомассе гороха возросла от 2 до 11 раз (с 0.01 до 0.02–0.07 г/растение) с максимумом в вариантах 5–7. Наиболее высокая сумма всех аминокислот (0.20–0.21 г/растение) также была в этих вариантах: анализируемый показатель превышал контроль в 12–13 раз. Из незаменимых аминокислот в горохе наиболее значительно (в 1.9 раза) увеличилось содержание лизина и фенилаланина. Доля их в белках при этом не снизилась, а осталась на уровне контроля.

В злаковой культуре значительных изменений в абсолютном содержании незаменимых аминокислот не происходило, но в вариантах 4 и 5 оно было больше на 10–15% в сравнении с контролем, относительное содержание оставалось равным во всех вариантах. По обеспеченности незаменимыми аминокислотами овес уступал гороху. В последнем в большем количестве содержались изолейцин и лизин: абсолютное их количество было больше, чем в злаке в 1.2 раза, относительное – в 1.5 раза. При обеспечении цинком содержание практически всех незаменимых аминокислот в бобовом растении было более высоким, чем в злаковом. В смешанном посеве культуры дополняли друг друга. Внесение микроэлемента в оптимальном количестве увеличило продуктивность, повысило сбор сырого протеина и не ухудшило пищевую ценность кормовых трав.

В действии цинка на физиологические процессы в растениях следует выделить 3 этапа ответной реакции: недостаток элемента, его оптимальное количество и избыток. В пределах смоделированных концентраций бобовая культура в большей мере реагировала на недостаток цинка, на что указывал значительный рост вегетативной массы, аминокислотной ее составляющей.

Реакция овса на цинк была менее выражена, это связано с меньшей потребностью в нем злаковых культур. Кроме того, дополнительным фактором сдерживания роста и развития растений овса могла быть конкуренция за освещенность и элементы питания с горохом, который превышал злаковое растение как по массе, так и по высоте побегов. Влияние затенения при этом явилось не прямым, а косвенным фактором подавления роста овса, возникшим под влиянием микроэлемента.

Стимулирующее действие цинка было обусловлено низким содержанием элемента в подзолистой почве. По количеству цинка, извлекаемого ацетатно-аммонийным буфером (0.55 мг/кг) почва опыта относится к первой – очень низкой – группе обеспеченности [3].

Благоприятное действие цинка на бобовую культуру определено его важной физиологической ролью. С цинком тесно связан азотный обмен, при его дефиците нарушается синтез белка, содержание его в растениях уменьшается [1, 2, 4]. За счет активации физиологических процессов при обеспечении потребности растений в цинке наблюдали рост содержания азота в растениях и в настоящем эксперименте. Однако при превышении оптимума в бобовой культуре отмечены незначительные признаки ингибирования метаболических процессов, исследованные показатели были меньше максимальных величин.

Высокой продуктивности гороха способствовала лучшая обеспеченность азотом за счет деятельности клубеньковых бактерий. Визуальный осмотр корней выявил большее количества клубеньков, более значительный их размер и более интенсивную окраску при оптимальных для культуры концентрациях цинка.

Изменения в аминокислотном составе под действием ТМ связаны с экспрессией генов в ответ на стресс, в результате которого в растениях активизируется синтез стрессовых белков и металлсвязывающих соединений, повышающих устойчивость и адаптацию растений [2, 5, 6]. Наряду с этим при высоких концентрациях металлов отмечено ингибирование азотного обмена [4, 5]. Начало ингибирования синтеза аминокислот в бобовом растении установлено при концентрации цинка 77.7–108 мг/кг, тогда же отмечено уменьшение биомассы. Некоторый рост количества аминокислот в злаковом растении в период адаптации сменился на его снижение при избытке цинка в почве. Аналогичные изменения в белковом обмене кормовых трав наблюдали при избыточном поступлении кадмия и меди в растения [10, 11]. Увеличение суммы аминокислот и пролина под действием ТМ происходило и в зерне ячменя на дерново-подзолистой почве [4].

Менее значительные изменения относительного содержания преобладающей части аминокислот по сравнению с абсолютными величинами обусловлены генетической стабильностью аминокислотного состава белков. Вместе с тем под действием микроэлементов, оказывающих влияние на синтез адаптационных белков и соединений, изменялось содержание свободных аминокислот, которые так же, как и аминокислоты, входящие в состав белков, переходят в гидролизат

под действием кислоты и высокой температуры и впоследствии анализируются как их сумма.

Кроме того, ускоренное фенологическое развитие гороха под действием цинка изменило структуру урожая: количество репродуктивных органов по сравнению с контролем утроилось, а соотношение между числом сформировавшихся бобов и количеством цветков к моменту уборки возросло с 0.5 до 1.8–2.3. При избытке микроэлемента в почве, наряду с уменьшением биомассы растений, снизилось и количество бобов [3]. Различия между фракциями белков в составе бобов, стеблей и листьев и изменившиеся соотношения между органами также сказались на структуре белков и аминокислотном составе растений [12].

Нестабильность в содержании пролина обусловлена тем, что свободный пролин, являясь одним из компонентов общих клеточных защитных систем, активно синтезируется в клетках растений в ответ на разные стрессовые воздействия, в т.ч. и ТМ [5, 7, 8]. С этим скорее всего было связано отмеченное увеличение содержания этой аминокислоты в бобовой культуре. Уменьшение доли пролина в составе белков овса могло быть результатом ингибирования синтеза аминокислоты при избыточной транслокации цинка в органы растений. Факт снижения синтеза свободного пролина в листьях ячменя с ростом концентрации ТМ в почве приведен в работе [13]. При низких концентрациях металла наблюдали рост содержания пролина. Разнонаправленные изменения связывали с фазами ответа растительного организма на стресс (фазой адаптации и фазой повреждения).

Нарушение баланса между количеством свободного пролина и пролином в составе белков, между синтезом и деструкцией аминокислоты в результате ответных реакций на возрастающее содержание цинка в растениях и привело к непропорциональному снижению его количества в злаковой культуре при высоких концентрациях элемента в почве. В горохе подобные изменения лишь наместились при максимальной транслокации цинка в органы растений. Возможно, что с более высоким содержанием пролина в составе белков бобового растения в какой-то мере связана большая его толерантность по отношению к цинку. Высокопродуктивные растения отличались более высоким содержанием пролина в составе белков. Подобная зависимость установлена и при воздействии кадмия и меди [10, 11].

Увеличение доли аспарагиновой кислоты в бобовом растении на этапе адаптации обусловлено тем, что она, как и глутаминовая кислота, участвует в реакциях переаминирования, являясь источником азота для синтеза новых аминокислот, входящих в состав белков и соединений, способствующих интоксикации ТМ [14]. В частности,

биосинтез пролина осуществляется из глутамината, им же завершается и его деструкция [7, 15]. Усиленный синтез глутаминовой кислоты в злаковом растении мог осуществляться за счет возросшей под действием ТМ активности глутаминсинтетазы [16]. Более высокий уровень содержания аминокислоты сохранялся при разных концентрациях цинка в почве.

Отмеченная тенденция к возрастанию синтеза цистина при наличии цинка в почве обусловлена тем, что ТМ в растениях могут связываться с цистеином, содержащим тиоловые ($-SH$) группы [17]. Цистеин в свою очередь образуется при восстановлении цистина. Синтез металлсвязывающих соединений с тиоловыми группами – металлохелатинов и фитохелатинов в ответ на воздействие ТМ металлов является одним из наиболее специфических механизмов поддержания гомеостаза в растительной клетке [9].

Следует отметить, что в реакции растений на возрастающее содержание цинка в почве так же как и в качестве растительной продукции, в том числе и содержании незаменимых аминокислот, отразились специфические особенности растений. Незаменимые аминокислоты не синтезируются в организме человека и животных, поэтому важно обеспечить их поступление в организм животных с кормами [14]. Бобовые растения характеризовались более высокими показателями качества растительной продукции. Даже при некотором снижении доли незаменимых кислот, суммарное их количество в биомассе гороха, так же, как и суммарное содержание всех аминокислот, и сбор сырого протеина, под влиянием цинка существенно увеличились.

Анализ аминокислотного состава белков однолетних трав позволил оценить результаты сложных процессов метаболизма азота, выявить суммарный эффект воздействия цинка на синтез аминокислот с учетом изменений в развитии растений, а также охарактеризовать качество продукции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Действие цинка на азотный обмен однолетних кормовых трав определялось концентрацией элемента в почве и спецификой культуры, реакция овса была менее выражена. Изменения в метаболизме бобового растения в большей мере вызывались недостатком элемента. При оптимальном количестве цинка в почве в биомассе гороха значительно увеличилось содержание азота и большинства аминокислот, при превышении оптимума началось ингибирование процессов. В большей мере возросло как абсолютное, так и относительное содержание пролина. На этапе

адаптации наблюдали также рост относительного количества аспарагиновой кислоты.

Под действием цинка существенно увеличился суммарный выход аминокислот, в т.ч. и незаменимых, и сбор сырого протеина с биомассой бобовой культуры, что улучшило качество растительной продукции.

При определении потребности в цинкосодействующих удобрениях следует руководствоваться не только влиянием микроэлемента на рост и развитие растений, но учитывать также показатели качества продукции растениеводства. Определение границ между недостатком, оптимумом и избытком элемента, приводящим к снижению продуктивности, ухудшению качества продукции и загрязнению окружающей среды является чрезвычайно важным для решения вопросов стабильности агроэкосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Школьник М.Я. Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974. 323 с.
2. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
3. Елькина Г.Я. Поведение цинка в системе почва–растение в условиях европейского Северо-Востока // Агрохимия. 2009. № 11. С. 57–64.
4. Черных Н.А., Милащенко Н.З., Ладонин В.Ф. Экологическая безопасность и устойчивое развитие. Кн. 5. Экотоксикологические аспекты загрязнения почв тяжелыми металлами. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. 148 с.
5. Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2007. 172 с.
6. Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2014. 194 с.
7. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 2. С. 321–336.
8. Серёгин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 4. С. 606–630.
9. Серегин И.В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Усп. биол. химии. 2001. Т. 41. С. 283–300.
10. Елькина Г.Я. Влияние разных уровней загрязнения почвы кадмием на содержание аминокислот в растениях // Агрохимия. 2014. № 5. С. 72–78.
11. Елькина Г.Я. Содержание аминокислот в растениях при разных уровнях содержания меди в почве // Агрохимия. 2018. № 12. С. 88–96.
12. Измайлов С.Ф. Азотный обмен в растениях. М.: Наука, 1986. 320 с.
13. Селезнева Е.М., Гончарова Л.И., Белова Н.В. Влияние кадмия на некоторые морфофизиологические и биохимические показатели ячменя // Агрохимия. 2008. № 4. С. 82–86.
14. Власюк П.А., Шкварук Н.М., Санатый С.Е., Шамотиенко Г.Д. Химические элементы и аминокислоты в жизни растений и человека. Киев: Наукова думка, 1974. 220 с.
15. Wang Z., Yuan Y., Ou J., Lin Q., Zhang C. Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase contribute differentially to proline accumulation in leaves of wheat (*Triticum aestivum*) seedlings to different salinity // J. Plant Physiol. 2007. V. 164. P. 695–701.
16. Astolfi S., Zuchi S., Passera C. Effect of cadmium on the metabolic activity of *Avena sativa* plants grown in soil or hidroponic culture // Biol. Plant. 2004. V. 48. № 3. P. 413–418.
17. Дубинина Ю.Ю., Дульцева Г.Г., Палесский С.В., Скубневская Г.И. Изучение химической природы защитной реакции растений на избыточное содержание кадмия в почве // Экол. химия. 2003. № 12. С. 41–46.

Influence of Different Zinc Content in Soil on Amino Acid Composition of Fodder Grass Biomass

G. Ya. Elkina

*Institute of Biology Komi Scientific Center of Ural Branch RAS
ul. Kommunisticheskaya 28, Syktyvkar 167982, Russia
E-mail: elkina@ib.komisc.ru*

It was studied the effect of zinc on the content of amino acids in annual forage crops (peas and oats in mixed seedling). Zinc in concentrations of 17.8–67.6 mg/kg (extract 1M HCl) contributed to an increase in the content of amino acids in the ground mass of peas, with a higher content of its processes were ingested. Most of all, the content of proline and the relative amount (in % of the amount of amino acids) of aspartic acid increased. Changes in the composition of oat proteins were less pronounced. With an optimal amount of zinc, the total yield of amino acids, the proportion of essential acids and the amount of raw protein in the biomass increased.

Key words: zinc, soil, amino acid composition, biomass, forage grasses.