

УДК 632.122.1: 577.122:633.2:546.815

СОДЕРЖАНИЕ АМИНОКИСЛОТ В КОРМОВЫХ ТРАВАХ ПРИ ВОЗРАСТАЮЩЕМ СОДЕРЖАНИИ СВИНЦА В ПОЧВЕ¹

© 2023 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 30.01.2023 г.

После доработки 19.02.2023 г.

Принята к публикации 16.03.2023 г.

Изучили влияние свинца на аминокислотный состав однолетних кормовых трав. Установлено, что в ответ на загрязнение почв в растениях увеличилось содержание азота и аминокислот в составе белков. Значимые изменения в содержании азота и большинства аминокислот в бобовом растении происходили при содержании подвижного свинца от 2.2 до 10.0 мг/кг. Загрязнение вызвало рост относительного содержания пролина и аспарагиновой кислоты и снижение доли глутаминовой кислоты в белках гороха. В биомассе овса увеличилась относительное содержание аспарагиновой и глутаминовой кислот, доля пролина снизилась. Начиная с концентрации свинца в почве 5.5 мг/кг, в белках бобового растения произошло уменьшение доли незаменимых аминокислот.

Ключевые слова: аминокислоты, горох, овес, свинец, почва.

DOI: 10.31857/S000218812306008X, **EDN:** QOXLOQ

ВВЕДЕНИЕ

Свинец является одним из наиболее токсичных тяжелых металлов (ТМ) по степени воздействия на человека и окружающую среду [1–3]. Ингибирование роста и развития растений происходит при содержании элемента от 50 до 2000 мг/кг [4–8]. Вместе с тем известно стимулирующее действие элемента при относительно невысоких концентрациях свинца в почвах [9–13].

Действие ионов свинца значительно зависит от применяемой соли. Меньшая токсичность, так же как и положительный эффект, установлены при использовании азотнокислого свинца [14, 15]. При этом необходимо отметить, что в исследованиях в основном изучали высокие дозы свинца, минимальные из них были близкими или превышали предельно допустимые и ориентировочно допустимые концентрации (ПДК/ОДК).

Активация защитных ферментов, синтез металлсвязывающих соединений и стрессовых белков, повышающих устойчивость растений, приводят к изменениям в азотном обмене в зависимости от концентрации ионов металла и фазы

ответной реакции. В первой фазе идет усиление приспособительных функций, во второй – угнетение метаболических процессов [1, 8, 16, 17].

В качестве ответной реакции на действие ТМ в растениях активно синтезируется пролин, являющийся полифункциональным стресс-протекторным соединением, направленным на поддержание метаболизма растительного организма на разных стадиях адаптационного процесса [16–19]. Специфической реакцией на воздействие ТМ является синтез металлсвязывающих соединений, обогащенных тиоловыми (–SH) группами – металлотионеинов и фитохелатинов, образованных с участием цистина [20]. Более интенсивный синтез отдельных свободных аминокислот под воздействием ТМ отражает ответную реакцию растительного организма на конкретном (тестируемом) этапе его развития.

Определение аминокислотного состава белков кормовых трав в период их заготовки позволяет 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.

Исследований по влиянию свинца, как и других металлов, на аминокислотный состав, кормовую ценность растительной продукции крайне

¹ Работа выполнена по теме “Криогенез как фактор формирования и эволюции почв арктических и бореальных экосистем европейского Северо-Востока в условиях современных антропогенных воздействий, глобальных и региональных климатических трендов” (122040600023-8).

незначительно. Приводится увеличение суммы аминокислот, главным образом за счет пролина, аспарагиновой и глутаминовой кислот, снижение количества незаменимых аминокислот в зерне ячменя при избытке кадмия [8]. Одной из причин повышения содержания отдельных свободных аминокислот может быть их меньшая востребованность для синтеза белков в неблагоприятных условиях вследствие загрязнения [3].

Медь и цинк в оптимальном количестве стимулировали синтез аминокислот растениями, при их избытке происходило ингибирование процессов. В большей мере изменялось содержание аспарагиновой, глутаминовой кислот и пролина. Микроэлементы повысили выход сырого протеина и долю незаменимых кислот в биомассе растений [21, 22]. Загрязнение кадмием вызвало рост относительного количества глутаминовой кислоты в белках гороха, аспарагиновой кислоты в белках овса, снижение доли пролина в обоих растениях [23]. При избытке кобальта в бобовом растении была высока доля пролина, наблюдался рост относительного содержания аспарагиновой кислоты в обеих культурах и глутаминовой кислоты в биомассе овса [24].

Влияние ТМ на растения, их биохимические показатели приводится в основном по результатам экспериментов в водной культуре в условиях лабораторий, исследования в почвенной культуре и в полевых условиях незначительны. Изучали в основном высокие концентрации элемента, действие концентраций, незначительно отличающихся от фонового содержания элемента в почве и наиболее часто встречающихся в реальных условиях, остается слабо изученным, так же как и влияние ТМ на качество сельскохозяйственной продукции, в том числе и на аминокислотный состав.

Цель работы — изучение действия возрастающего содержания свинца в почве на содержание азота и аминокислотный состав наземной массы однолетних трав.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проведено в микрополевым эксперименте на искусственно загрязненной легкосуглинистой пахотной подзолистой почве со следующей агрохимической характеристикой: pH 5.3–5.7, содержание гумуса — 1.8–1.9%, сумма обменных оснований — 5.8–6.1 мг-экв/100 г, гидролитическая кислотность — 2.6–3.7 мг-экв/100 г, азот гидролизуемый — 3.0–4.9 мг/100 г, содержание подвижных фосфора — 25.8–28.5 и калия — 11.7–12.2 мг/100 г (по Кирсанову).

Разные по содержанию свинца образцы почвы были получены при смешивании ранее загряз-

ненной почвы с почвой контроля. В загрязненную почву был внесен $Pb(CH_3COO)_2$ в количестве 100 мг Pb/м² (0.34 мг Pb/кг почвы), время стабилизации после внесения уксуснокислой соли свинца составило 4 года. Почву весом в 10 кг помещали в полиэтиленовые сосуды без дна (диаметр — 20, высота — 30 см), которые зарывали в траншеи. Эксперимент выполняли в четырехкратной повторности.

В сосуды высевали по 15 семян гороха (*Pisum sativu*) сорта Альбумен и овса (*Avena sativa*) сорта Львовский-82, оставляя впоследствии по 10 растений каждого вида. Отбор растительных проб осуществляли в фазе образования бобов гороха и в фазе колошения овса при учете продуктивности.

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% азота — 6.7%. Содержание аминокислот, входящих в состав белков растений, определяли методом жидкостной хроматографии на аминокислотном анализаторе AAA T 339 M. Относительная погрешность анализа конкретных аминокислот (при $P = 0.95$) приведена в табл. 2 и 3. Гидролиз белков осуществляли в концентрированном растворе серной кислоты в запаянной ампуле при $t = 110^\circ\text{C}$. Анализы выполняли в аккредитованной экоаналитической лаборатории (уникальный номер записи об аккредитации в реестре аккредитованных лиц РОСС RU.0001.511257). Методы анализа растительных и почвенных образцов на содержание свинца приведены в [25].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Валовое содержание свинца в эксперименте изменялось от 9.7 до 62.4 мг/кг, не превышая ПДК/ОДК, которые для кислых ($pH_{KCl} < 5.5$) суглинистых и глинистых почв составляют 65 мг/кг. Начиная с варианта 4, количество свинца, экстрагируемое ацетатно-аммонийным буфером pH 4.8 (ААБ) превзошло норматив по подвижным формам (6.0 мг/кг) [26]. Рост загрязнения свинцом вызвал изменения подвижности элемента и увеличение относительного содержания подвижных форм [25].

В пределах изученных концентраций свинец не оказал токсическое действие на растения (табл. 1). Элемент стимулировал развитие кормовых трав, особенно бобового растения. Сухая наземная биомасса гороха в вариантах со свинцом была значительно больше, чем в контроле.

Стимулирующее действие свинца в дозе 250 мг Pb/кг также было установлено и на кормовых бобах, высокие дозы азотнокислой соли металла

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

Вариант, №**	Содержание свинца в почве, мг/кг		Масса одного растения (воздушно-сухая, г)		Выход сырого протеина на одно растение, мг	
	валовое	ААБ-вытяжка	горох	овес	горох	овес
Контроль	9.7	0.3	0.36 ± 0.05*	0.40 ± 0.04	25.4	43.0
1	12.8	2.2	0.41 ± 0.09	0.47 ± 0.05	37.0	49.0
2	22.4	2.3	0.49 ± 0.07	0.50 ± 0.06	44.5	52.2
3	32.4	5.5	0.67 ± 0.12	0.53 ± 0.04	66.9	55.2
4	31.2	7.1	1.03 ± 0.14	0.52 ± 0.07	126	57.4
5	36.5	8.6	1.18 ± 0.13	0.55 ± 0.07	139	58.1
6	36.4	10.0	1.48 ± 0.14	0.57 ± 0.07	185	56.7
7	47.9	13.3	1.73 ± 0.11	0.59 ± 0.07	211	52.6
8	50.6	17.1	1.83 ± 0.11	0.54 ± 0.06	208	48.8
9	60.1	17.6	2.43 ± 0.09	0.52 ± 0.05	281	47.2
10	62.4	20.9	2.80 ± 0.13	0.50 ± 0.06	338	45.7

* ± – стандартное отклонение.

**Нумерация вариантов та же в табл. 2, 3.

(1000 и 1500 мг Pb/кг) вызвали снижение продуктивности [13, 27].

Влияние свинца на овес было менее выражено: более высокая биомасса сформировалась при содержании подвижного свинца 5.5–10.0 мг/кг. Начиная с варианта 7, продуктивность овса была не только меньше максимальной, что связано не только с влиянием высоких концентрации элемента, но и с конкуренцией (за освещенность, элементы питания) со стороны хорошо развитых растений гороха.

Токсичность элемента в форме ацетата свинца в отношении овса на серой лесной почве проявилась при внесении более высокой, чем в нашем эксперименте, дозы – 300 мг Pb/кг почвы [15]. Уменьшение продуктивности пшеницы отмечали при достижении концентрации 100 мг Pb/кг [14], в нашем исследовании элемент поступал в почву в меньшем количестве.

Стимулирующее действие свинца на бобовое растение в какой-то мере связано с улучшением азотного питания. Количество азота в биомассе гороха увеличилось с 1.21 (контроль) до 2.00% при содержании подвижной формы свинца 10.0 мг/кг (табл. 2). Превышающие относительную погрешность анализа изменения в бобовом растении начались при содержании подвижного свинца в почве 2.3 мг/кг.

Зависимость между содержанием подвижного свинца в почве и количеством азота в бобовых растениях аппроксимируется логарифмической зависимостью ($y = 0.192\ln(x) + 1.3869$, $R^2 = 0.80$), наиболее тесной при содержании свинца от 0.3 до 10.0 мг/кг ($r = 0.97$, $P < 0.001$). Во всем диапазоне

изученных концентраций (0.3–21 мг/кг) корреляция была менее тесной ($r = 0.74$, $P < 0.001$). Наиболее значительные изменения в поступлении азота, так же как и биомассы гороха, происходили при повышении содержания подвижного свинца до 10 мг/кг, при более высоких концентрациях металла продуктивность гороха и поглощение азота стабилизировались.

Количество азота в биомассе овса в отличие от бобового растения было достаточно постоянным – 1.55–1.64% (табл. 3) с тенденцией к повышению при содержании свинца (ААБ) 8.6–17.1 мг/кг.

Увеличение содержания азота с 1.24 до 1.42% в биомассе другого бобового растения (вики) в ответ на действие свинца (500 мг Pb/кг) было отмечено на слабоокультуренной дерново-подзолистой почве. Количество азота в биомассе ячменя при поступлении в почву 2000 мг Pb/кг увеличилось с 0.47 до 0.90% [8].

Влияние свинца на азотный обмен и продуктивность трав может быть обусловлена изменением состава и активности микробного сообщества почв. Приведены данные о повышении азотфиксирующей [28, 29] и нитрифицирующей [8] способностей почв под воздействием свинца в низких дозах. При высоком содержании элемента происходило ингибирование процессов.

Углубленных исследований по азотфиксации клубеньковыми бактериями нами не было предусмотрено. Однако визуально у высокопродуктивных растений гороха (при содержании подвижного свинца 7.1–13.0 мг/кг) количество клубеньков было более высоким, чем в контроле, они были более крупными и ярко окрашенными.

Таблица 2. Влияние свинца на аминокислотный состав биомассы гороха

	Варианты											Погрешность, %
	0**	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Аминокислота												
Аспарагиновая	0.51/11.3	0.67/11.5	0.65/10.8	0.90/12.7	0.98/12.6	0.99/13.6	1.21/15.1	1.15/14.8	1.23/14.8	1.24/16.3	1.25/16.0	16
Треонин	0.23/0.51	0.28/4.9	0.27/4.5	0.31/4.3	0.33/4.2	0.30/4.1	0.32/4.0	0.30/3.9	0.31/3.7	0.27/3.6	0.31/4.0	16
Серин	0.26/5.8	0.33/5.7	0.35/5.7	0.37/5.2	0.40/5.2	0.37/5.1	0.42/5.2	0.37/4.7	0.44/5.3	0.38/5.0	0.43/5.5	14
Глутаминовая	0.55/12.3	0.66/11.5	0.68/11.2	0.77/10.8	0.82/10.7	0.76/10.5	0.87/10.9	0.87/11.2	0.91/11.0	0.79/10.4	0.78/10.0	13
Пролин	0.33/7.5	0.56/9.7	0.66/10.9	1.04/14.7	1.26/16.4	1.23/16.9	1.30/16.2	1.34/17.3	1.54/18.5	1.45/19.1	1.48/18.9	31
Глицин	0.27/6.1	0.33/5.7	0.34/5.6	0.35/5.0	0.38/5.0	0.35/4.8	0.38/4.8	0.36/4.6	0.33/3.9	0.34/4.4	0.34/4.3	16
Аланин	0.30/6.7	0.36/6.3	0.35/5.9	0.38/5.4	0.43/5.6	0.41/5.6	0.43/5.3	0.40/5.2	0.41/4.9	0.37/4.9	0.38/4.9	19
Цистин	0.000/0.00	0.000/0.00	0.000/0.00	0.000/0.00	0.003/0.04	0.004/0.05	0.003/0.04	0.004/0.05	0.003/0.04	0.003/0.04	0.002/0.03	
Валин	0.31/6.9	0.38/6.5	0.45/7.5	0.46/6.5	0.44/5.8	0.42/5.7	0.44/5.5	0.48/6.1	0.50/6.0	0.45/5.9	0.44/5.6	14
Метионин	0.005/0.11	0.011/0.19	0.011/0.18	0.019/0.27	0.015/0.19	0.012/0.16	0.015/0.19	0.018/0.23	0.007/0.08	0.013/0.17	0.007/0.09	
Изолейцин	0.22/5.0	0.27/4.7	0.29/4.9	0.29/4.1	0.33/4.3	0.31/4.2	0.31/3.9	0.33/4.2	0.33/4.0	0.29/3.8	0.31/4.0	12
Лейцин	0.39/8.6	0.49/8.6	0.53/8.8	0.55/7.8	0.59/7.6	0.54/7.4	0.58/7.2	0.54/6.9	0.55/6.6	0.47/6.2	0.52/6.6	13
Тирозин	0.23/5.2	0.31/5.4	0.30/5.0	0.35/5.0	0.35/4.5	0.35/4.8	0.35/4.3	0.36/4.6	0.37/4.5	0.33/4.3	0.34/4.3	20
Фенилаланин	0.21/4.6	0.29/5.0	0.29/4.9	0.32/4.5	0.34/4.3	0.29/4.0	0.31/3.9	0.31/4.0	0.34/4.1	0.29/3.8	0.31/4.0	16
Гистидин	0.09/1.9	0.11/2.0	0.11/1.8	0.12/1.7	0.14/1.8	0.13/1.7	0.14/1.7	0.13/1.6	0.14/1.7	0.12/1.6	0.13/1.7	19
Лизин	0.36/7.9	0.42/7.3	0.46/7.6	0.51/7.2	0.53/6.8	0.49/6.8	0.53/3.6	0.49/6.3	0.51/6.1	0.47/6.2	0.45/5.8	16
Аргинин	0.22/5.0	0.29/5.0	0.28/4.7	0.35/4.9	0.39/6.8	0.34/4.7	0.41/5.1	0.34/4.3	0.40/4.8	0.31/4.1	0.34/4.3	19
Сумма	4.49	5.76	6.02	7.08	7.71	7.29	7.99	7.77	8.31	7.59	7.83	
Содержание азота, %	1.21	1.43	1.44	1.60	1.96	1.88	2.00	1.95	1.81	1.85	1.93	10
Содержание свинца, мг/кг	0.8	0.8	0.9	1.5	1.9	2.4	2.7	2.9	3.2	2.9	2.6	20

Примечание. Над чертой — содержание в г/100 г воздушно-сухой массы, под чертой — относительное содержание, %. То же в табл. 3.

Таблица 3. Влияние свинца на аминокислотный состав биомассы овса

Аминокислота	Варианты										Погрешность, %	
	0**	1	2	3	4	5	6	7	8	9		10
Аспарагиновая	0.83/15.0	0.83/15.2	0.88/15.7	0.85/15.3	0.89/16.2	0.91/16.3	0.94/16.6	0.96/16.9	0.99/17.0	0.95/16.2	0.97/16.6	16
Треонин	0.23/4.1	0.22/4.0	0.21/3.8	0.24/4.3	0.22/3.9	0.22/3.9	0.23/4.0	0.22/3.8	0.26/4.5	0.25/4.3	0.25/4.2	16
Серин	0.23/4.2	0.24/4.3	0.23/4.1	0.22/3.9	0.23/4.2	0.23/4.2	0.24/4.2	0.25/4.4	0.24/4.1	0.25/4.3	0.27/4.6	14
Глутаминовая	0.66/11.9	0.65/12.0	0.67/12.0	0.66/11.8	0.69/12.6	0.68/12.1	0.74/13.0	0.76/13.4	0.78/13.4	0.80/13.6	0.76/13.0	13
Пролин	0.89/16.0	0.89/16.2	0.90/16.0	0.86/15.4	0.82/14.9	0.81/14.5	0.82/14.5	0.79/13.9	0.77/13.2	0.75/12.8	0.76/13.0	31
Глицин	0.24/4.4	0.24/4.3	0.25/4.5	0.26/4.7	0.23/4.2	0.24/4.3	0.25/4.4	0.25/4.4	0.24/4.2	0.26/4.4	0.25/4.3	16
Аланин	0.36/6.5	0.35/6.4	0.37/6.6	0.35/6.3	0.35/6.4	0.36/6.5	0.35/6.1	0.36/6.3	0.37/6.3	0.36/6.1	0.35/6.0	19
Цистин	0.000/0.00	0.000/0.00	0.002/0.04	0.001/0.02	0.002/0.04	0.001/0.02	0.001/0.02	0.002/0.04	0.001/0.02	0.001/0.02	0.001/0.02	
Валин	0.36/6.5	0.35/6.4	0.35/6.3	0.36/6.5	0.34/6.2	0.36/6.5	0.34/6.1	0.34/6.0	0.35/6.1	0.36/6.1	0.36/6.1	14
Метионин	0.009/0.16	0.009/0.16	0.024/0.43	0.015/0.27	0.012/0.22	0.013/0.23	0.010/0.18	0.026/0.46	0.012/0.21	0.021/0.36	0.012/0.20	
Изолейцин	0.19/3.4	0.20/3.7	0.21/3.8	0.22/3.9	0.22/4.0	0.22/3.9	0.22/3.8	0.22/3.8	0.22/3.7	0.21/3.6	0.22/3.8	12
Лейцин	0.39/6.9	0.38/6.9	0.40/7.1	0.38/6.9	0.37/6.7	0.39/6.9	0.39/6.8	0.37/6.5	0.39/6.8	0.41/7.0	0.39/6.7	13
Тирозин	0.27/4.9	0.26/4.7	0.26/4.7	0.27/4.8	0.25/4.6	0.27/4.8	0.25/4.4	0.27/4.7	0.26/4.5	0.26/4.5	0.27/4.5	20
Фенилаланин	0.25/4.4	0.21/3.9	0.24/4.3	0.24/4.4	0.23/4.1	0.23/4.1	0.24/4.2	0.22/3.9	0.26/4.5	0.27/4.6	0.27/4.7	16
Гистидин	0.08/1.5	0.08/1.4	0.09/1.6	0.09/1.6	0.08/1.5	0.09/1.5	0.09/1.6	0.08/1.4	0.09/1.5	0.10/1.7	0.09/1.6	19
Лизин	0.31/5.6	0.33/6.0	0.28/5.1	0.29/5.3	0.31/5.6	0.29/5.2	0.30/5.4	0.30/5.2	0.31/5.3	0.33/5.6	0.34/5.8	16
Аргинин	0.26/4.6	0.25/4.5	0.23/4.1	0.25/4.5	0.25/4.6	0.27/4.9	0.27/4.7	0.28/4.9	0.28/4.8	0.30/5.1	0.29/5.0	19
Сумма	5.55	5.47	5.59	5.55	5.49	5.57	5.66	5.69	5.82	5.88	5.86	
Содержание азота, %	1.3	1.3	1.2	1.3	1.0	1.6	2.0	2.1	2.6	2.3	2.2	10
Содержание свинца, мг/кг	1.55	1.62	1.57	1.49	1.49	1.64	1.32	1.40	1.42	1.35	1.64	20

Реакция растений на свинец, проявившаяся изменениями в продуцировании биомассы, определялась влиянием элемента на физиолого-биохимические процессы, проходящие в тканях растений. Наиболее изучено влияние высоких токсичных концентраций, выявлены механизмы, обеспечивающие устойчивость растений к избытку элемента [19]. Но в то же время под воздействием умеренных концентраций свинца происходила активация ряда процессов в листовых пластинках проростков яровой пшеницы [30]. В невысоких концентрациях (25 мг Pb/кг почвы) свинец увеличил биомассу проростков ячменя [31], в дозе 50–100 мг/кг стимулировал прорастание проростков пшеницы [12]. Под действием низких концентраций свинца в овсе увеличились белок-синтезирующая способность, активность пероксидаз и полифенолоксидаз, концентрации хлорофиллов и каротиноидов [32].

В наших исследованиях улучшение азотного обмена, белоксинтезирующей способности и увеличение продуктивной массы гороха положительно сказались на выходе сырого протеина. Он увеличился с 25 до 338 мг/растение пропорционально росту содержания подвижного свинца ($r = 0.98$, $P < 0.001$) в почве и содержанию элемента в органах растений ($r = 0.86$, $P < 0.001$). В злаковом растении более высокий (на 28–35%) сбор сырого протеина пришелся на концентрации подвижного свинца 7.1–10.0 мг/кг (табл. 1).

Изменение стабильности белкового обмена, вызванное ростом содержания свинца в почве, является ответной реакцией растений на стресс и результатом адаптации к сложившейся экологической ситуации. Изменения обусловлены процессами поглощения и транспорта азота, включением его в соединения, обеспечивающие защитные силы растительного организма в присутствии ТМ [17]. Под действием ТМ происходит снижение активности нитратредуктазы, в результате которой происходит ингибирование восстановления нитратов и накопление нитратного азота в органах растений [8, 16]. Наряду с ростом количества азота происходит и снижение содержания азота в растениях, ухудшение азотного обмена под влиянием высоких концентраций ТМ [17].

С увеличением количества азота в наземной биомассе растений изменилось содержание практически всех аминокислот. Суммарное их количество в горохе повысилось с 4.49 до 8.31 (табл. 2), в овсе – с 5.55 до 5.92 г/100 г (табл. 3). Сумма аминокислот положительно коррелировала с содержанием азота в горохе ($r = 0.93$, $P < 0.001$) и овсе ($r = 0.86$, $P < 0.001$), а также с количеством свинца как в бобовой ($r = 0.79$, $P < 0.001$), так и злаковой ($r = 0.90$, $P < 0.001$) культуре. Увеличение суммар-

ного содержания аминокислот в зерне ячменя под действием ТМ наблюдали и при возделывании культуры на дерново-подзолистой почве [8].

При этом необходимо отметить, что связи между величиной биомассы растений и суммой аминокислот носили разнонаправленный характер: положительный ($r = 0.74$, $P < 0.001$) для бобовой и отрицательный – для злаковой ($r = -0.53$, $P < 0.05$) культуры, что объясняется стабилизацией и некоторым снижением величины биомассы овса с ростом содержания свинца в почве.

Значимое увеличение содержания большинства аминокислот в горохе произошло при содержании подвижного свинца в почве ≥ 2.2 мг/кг, свинца в растениях – ≥ 0.8 мг/кг (табл. 2). Доказанный рост количества аланина в составе белков начался при более высоком количестве подвижного элемента в почве – 5.5 мг/кг и в растениях – 1.5 мг/кг.

В большей мере в белках наземной биомассы бобового растения увеличилось содержание пролина – с 0.33 до 1.53 г/100 г, различие с контролем достигло 4.4 раза. Количество аспарагиновой кислоты (0.51–1.25 г/100 г) изменилось в 2.5 раза. Для остальных аминокислот разница составила 1.2–1.5 раза. При содержании подвижного свинца ≥ 7.1 мг/кг в составе аминокислот был обнаружен цистин.

С наличием подвижного свинца в почве наиболее тесно коррелировало содержание аспарагиновой кислоты ($r = 0.92$, $P < 0.001$) и пролина ($r = 0.90$, $P < 0.001$), менее тесная взаимозависимость установлена в отношении глутаминовой кислоты, серина и гистидина. Количество этих аминокислот увеличивалось пропорционально росту биомассы бобового растения. При этом необходимо отметить, что содержание пролина наиболее интенсивно увеличивалось вплоть до содержания подвижного свинца 8.6, аспарагиновой кислоты – 10, глутаминовой кислоты – 17.1 мг/кг.

Изменения в аминокислотном составе биомассы овса были менее существенны, чем в бобовом растении. Статистически доказано увеличение количества аспарагиновой кислоты при содержании подвижного свинца ≥ 13.3 мг/кг и глутаминовой кислоты при его концентрации ≥ 10 мг/кг. Содержание этих аминокислот связано с наличием свинца (ААБ) в почве ($r = 0.91$ – 0.92 , $P < 0.001$). Кроме того, установлено статистически значимое повышение уровня изолейцина, начиная с содержания свинца 5.5 мг/кг и изолейцина при содержании подвижной формы элемента 17.6–20.9 мг/кг.

Изменения в содержании остальных аминокислот в наземной массе овса находились в пределах погрешности, имея в основном тенденцию к росту по мере повышения количества свинца в

почве. Исключением был пролин, уровень его содержания составил 84–96% от контроля. В отношении этой важной с точки зрения адаптационных процессов аминокислоты [16, 18, 19] выявлена тенденция к снижению (показатели в пределах погрешности). В целом изменения в содержании аминокислот в биомассе овса были менее существенными, чем в бобовом растении.

Анализ относительного количества аминокислот (в % от их суммы) в большей мере, чем их абсолютное содержание, дает возможность оценить участие отдельных из них в синтезе белков и других соединений, связанных с адаптацией растений к создавшимся экологическим условиям. Этот показатель, кроме того, позволяет определить питательную ценность белков кормовых культур.

В белках бобовой культуры, исходя из относительного содержания аминокислот, преобладали глутаминовая и аспарагиновая кислоты (табл. 2). Содержание аспарагиновой кислоты в белках гороха с ростом уровня загрязнения существенно повысилось с 11.3 до 16.3%, в большей мере при содержании подвижного свинца ≥ 8.6 мг/кг. Доля этой аминокислоты в составе белков бобового растения положительно коррелировала с количеством свинца в почве ($r = 0.94$, $P < 0.001$) и в растениях ($r = 0.92$, $P < 0.001$), а также с величиной биомассы ($r = 0.95$, $P < 0.001$).

Относительное содержание глутаминовой кислоты с ростом содержания свинца в почве и растениях, наоборот, снизилось с 12.3 до 10.0%. Между наличием подвижного свинца в почве и долей глутаминовой кислоты в белках гороха установлена отрицательная корреляция ($r = -0.72$, $P < 0.001$). Участие ее в формировании белков также отрицательно было связано с транслокацией свинца в растения ($r = -0.61$, $P < 0.05$).

Рост количества аспарагиновой кислоты в белках гороха в ответ на действие свинца связан с тем, что эта аминокислота является источником азота для синтеза новых аминокислот [33], входящих в состав белков и соединений, способствующих интоксикации ТМ. Аналогичное увеличение доли аспарагиновой кислоты в биомассе гороха вследствие адаптационных процессов происходило и под действием меди и цинка [21, 22].

С ростом концентрации свинца в почве в наземной биомассе гороха более чем в 2 раза (с 7.45 до 19.1%) увеличилась доля пролина. Относительное содержание этой аминокислоты положительно коррелировало с содержанием элемента в почве ($r = 0.90$, $P < 0.001$) и растениях ($r = 0.92$, $P < 0.001$). Белки высокопродуктивных бобовых растений отличались более высокой долей пролина ($r = 0.86$, $P < 0.001$).

Достоверное увеличение содержания свободного пролина в листьях кормовых бобов наблюдали при загрязнении свинцом, в вариантах Pb_{1500} и Pb_{2000} количество его увеличилось на 66 и 236% соответственно [27].

Увеличение количества пролина обусловлено особой ролью этой аминокислоты в метаболизме растений при адаптации к стрессу [16–19]. Изменения в формировании аминокислоты происходят в зависимости от фазы ответной реакции (фазы адаптации и фазы повреждения) растительного организма на стресс, связанный с действием ТМ [34]. Дисбаланс между синтезом пролина, включением его в состав белков и деструкцией в ответ на высокие концентрации свинца в почве обусловил изменения в содержании аминокислоты в биомассе бобового растения.

При содержании подвижного свинца ≥ 1.9 мг/кг в горохе активизировался синтез цистина. В контроле и при более низких концентрациях свинца он не был установлен. Доля метионина в горохе была более высокой при содержании подвижного свинца 1.5–2.9 мг/кг. Однако вследствие значительных потерь этих кислот при гидролизе ($t = 110^\circ C$) можно говорить лишь о тенденции к росту их долевого участия в белках.

Увеличение синтеза цистина и метеонина обусловлено тем, что ТМ в растениях могут связываться с соединениями, содержащими тиоловые группы, в т.ч. и с замещенным цистеином [35]. Цистеин образуется в результате восстановления цистина. Синтез металлсвязывающих соединений с тиоловыми ($-SH$) группами в ответ на избыток ТМ является одним из наиболее специфических механизмов поддержания гомеостаза в растительной клетке [20].

За счет увеличения относительного количества аспарагиновой кислоты и пролина участие остальных аминокислот в синтезе белковых соединений с ростом поступления свинца в растения гороха несколько снизилось. По сравнению с бобовым растением овес характеризовался более низким относительным содержанием большинства аминокислот, кроме аспарагиновой кислоты и пролина. Доля аспарагиновой кислоты в наземной биомассе злака (в контроле) в 1.3 раза, пролина — в 2.0 раза превышала их количество в бобовом растении.

С ростом загрязнения относительное содержание аспарагиновой кислоты в составе белков овса увеличилось с 15.0 до 17.0% (табл. 3), положительно коррелируя с содержанием свинца в почве ($r = 0.75$, $P < 0.001$) и в растениях ($r = 0.72$, $P < 0.001$). Участие аспарагиновой кислоты в синтезе белковых соединений увеличивалось также при избытке меди [21], цинка [22] кадмия [23] и кобальта [24].

Наряду с аспарагиновой в злаковом растении возросло относительное содержание глутаминовой кислоты (с 11.9 до 13.5%), изменения происходили пропорционально росту содержания свинца в почве ($r = 0.84$, $P < 0.001$) и в биомассе растений ($r = 0.86$, $P < 0.001$). Высокие концентрации меди и кобальта в почве также привели к увеличению ее доли в составе белков наземной биомассы овса [21, 24]. Усиленный синтез аминокислот мог осуществляться за счет увеличившейся под действием ТМ активности глутаминсинтетазы [36].

Интенсификация синтеза глутаминовой кислоты в растениях овса, так же как и аспарагиновой кислоты, в обоих растениях обусловлена их ролью в реакциях переаминирования [33]. Выступая в качестве источника азота, эти аминокислоты поддерживают синтез аминокислот, в том числе и тех, которые входят в состав белков и соединений, способствующих снижению токсичности ТМ. В частности, биосинтез одной из наиболее важных аминокислот для адаптации растений в условиях стресса — пролина — осуществляется из глутамина, им же завершается и его деструкция [18, 36].

В овсе под действием свинца преобладали процессы деструкции пролина, относительное его содержание снизилось с 16.0 до 12.8%, негативно коррелируя с наличием элемента в почве ($r = -0.98$, $P < 0.001$), в растениях ($r = -0.88$, $P < 0.001$).

Как и в бобовом растении, в злаке увеличилась доля цистеина и метионина. Тенденцию к росту содержания серосодержащих аминокислот в биомассе гороха наблюдали и при загрязнении другими ТМ [21–24]. Незначительно повысилась доля изолейцина и лейцина в 2-х последних вариантах. Доля остальных аминокислот с повышением содержания свинца в почве в основном осталась прежней.

Отсутствие существенных изменений в относительном содержании преобладающей части аминокислот (табл. 2, 3) обусловлено генетической стабильностью аминокислотного состава белков растений. Непропорциональные изменения в содержании отдельных из них свидетельствуют о нарушении белкового обмена, вызванного высоким содержанием свинца в почве и органах растений. Дестабилизация аминокислотного состава связана с экспрессией генов в ответ на стресс, в результате которого в растениях активизируется синтез стрессовых белков и металлсвязывающих соединений [1, 17], обеспечивающих адаптацию растений к изменившимся условиям. Неустойчивый синтез аминокислот в условиях загрязнения ТМ обусловлен также невосребованностью отдельных аминокислот для синтеза белков [3].

Кроме нарушений в синтезе аминокислот вследствие адаптивных реакций на состав белков повлияли изменения в фенологическом развитии и морфологии растений. Под действием свинца растения на 2–3 сут раньше вступали в фазу цветения, в более ранние сроки и более интенсивно шло образование плодов. Среднее количество бобов на одно растение при содержании подвижного свинца 8.6 мг/кг составляло 1.0 ± 0.2 , при содержании 20.9 мг/кг — 1.9 ± 0.5 шт., в контроле к моменту уборки растения продолжали цвести. Изменившееся соотношение между вегетативными и репродуктивными органами сказалось на содержании азота, фракционном и аминокислотном составе продуктивной массы. Направленность метаболизма азота в значительной мере зависит от фазы развития растений, в период формирования семян увеличивается приток азота из вегетативных органов [37].

Одним из важных показателей качества растительной продукции является наличие в белках незаменимых аминокислот, определяющих пищевую ценность кормовых культур. Абсолютное содержание незаменимых аминокислот в биомассе гороха под влиянием свинца увеличилось с 1.71 до 2.56 г/100 г. Наиболее интенсивные изменения происходили при росте содержания подвижного свинца в почве от 0.3 (контроль) до 8.6 мг/кг ($r = 0.91$, $P < 0.001$). При более высоких концентрациях элемента количество незаменимых аминокислот стабилизировалось с небольшим снижением при содержании свинца >17.6 мг/кг. Относительное количество незаменимых аминокислот при этом было наибольшим (37.2–38.3%) при низком содержании свинца, начиная с концентрации 5.5 мг/кг, их доля постепенно сократилась до 30.1%.

Биомасса овса по относительному количеству незаменимых кислот (30.3–31.5%) отставала от обеспеченности ими белков надземной массы гороха. Синтез незаменимых аминокислот в злаке был достаточно постоянным.

В аминокислотном составе культур, в изменениях, вызванных загрязнением, отразились специфические особенности растений. Надземная масса гороха отличалась более высоким относительным содержанием большинства аминокислот. Обе кормовые культуры в контроле характеризовались достаточно близким относительным содержанием глутаминовой кислоты. На загрязненной свинцом почве доля глутаминовой кислоты в белках злакового растения была больше, чем в контроле. В бобовой культуре ее количество снизилось. Биомасса овса характеризовалась более высоким относительным содержанием пролина и аспарагиновой кислоты: различия по участию

этих аминокислот в составе белков кормовых растений в контроле составили соответственно 2.1 и 1.3 раза. В результате приспособительных реакций, обусловленных избытком свинца, доля аспарагиновой кислоты в биомассе гороха увеличилась в большей мере, чем в белках злака. В бобовой культуре существенно возросла доля пролина, в злаковом растении относительное количество этой аминокислоты, наоборот, снизилось.

Анализ аминокислотного состава белков кормовых трав позволил оценить результаты сложных процессов метаболизма азота, азотсодержащих соединений, выявить суммарный эффект воздействия свинца на участие аминокислот в синтезе белков с учетом изменений в развитии растений, а также оценить качество растительной продукции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, свинец оказал значительное влияние на метаболизм азота в кормовых растениях, в результате приспособительных реакций в растениях увеличилось содержание азота и суммы аминокислот. Интенсивность процессов определялась концентрацией элемента и спецификой культур. Значимые изменения в содержании азота и большинства аминокислот в бобовом растении происходили при содержании подвижного свинца от 2.2 до 10.0 мг/кг.

Суммарное количество аминокислот в биомассе гороха увеличилось до 1.8 раза. Изменения в содержании преобладающей части аминокислот были пропорциональны увеличившейся их сумме. Более существенно, чем сумма, возросло содержание пролина (до 4.4 раза) и аспарагиновой кислоты (до 2.5 раза). Изменения в содержании азота и аминокислот в биомассе овса были менее значительными.

В ответ на стресс в бобовой культуре произошел рост относительного содержания пролина и аспарагиновой кислоты при одновременном сокращении доли глутаминовой кислоты. В белках овса увеличилось относительное содержание аспарагиновой и глутаминовой кислот, доля пролина при этом снизилась. Изменения свидетельствовали об участии этих аминокислот в синтезе стрессовых белков и других металлсвязывающих соединений в процессе адаптации растений к экологическим условиям.

Относительное количество незаменимых аминокислот было наиболее высоким при низком содержании свинца, начиная с концентрации 5.5 мг/кг, доля их снизилась. В белках овса доля незаменимых аминокислот была более постоянной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Кабата-Пендиас А., Пендиас Х.* Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. С. 439.
2. *Авцын А.П., Жаворонков А.А., Риш М.А., Строчкова Л.С.* Микроэлементозы человека: экология, классификация, органопатология. М.: Медицина, 1991. С. 496.
3. *Ильин В.Б.* Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва—растение. Новосибирск: СО РАН, 2012. С. 220.
4. *Обухов А.И.* Доступность свинца растениям // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1978. С. 109—116.
5. *Обухов А.И., Ефремова Л.Л.* Охрана и рекультивация почв, загрязненных тяжелыми металлами // Мат-лы 2-й Всесоюзн. конф. “Тяжелые металлы в окружающей среде и охрана природы”. М., 1980. С. 23—35.
6. *Зырин Н.Г., Каплунова Е.В., Сердюкова А.В.* Нормирование содержания тяжелых металлов в системе почва—растение // Хим. в сел. хоз-ве. 1985. № 6. С. 45—48.
7. *Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М.* Влияние ионов свинца на рост и морфофизиологические показатели растений ячменя и овса // Физиол. и биохим. культ. раст. 2001. Т. 33. № 5. С. 387—393.
8. *Черных Н.А., Милащенко Н.З., Ладонин В.Ф.* Экологическая безопасность и устойчивое развитие. Кн. 5. Экотоксикологические аспекты загрязнения почв тяжелыми металлами. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. С. 148.
9. *Вальков В.Ф., Колесников С.И., Казеев К.Ш.* Влияние загрязнения тяжелыми металлами на фитотоксичность чернозема // Агрохимия. 1997. № 6. С. 50—55.
10. *Степанок В.В.* Влияние высоких доз свинца на элементный состав растений // Агрохимия. 1998. № 7. С. 69—76.
11. *Дмитраков Л.М., Дмитрикова Л.К.* Транслокация свинца в растениях овса // Агрохимия. 2006. № 2. С. 71—77.
12. *Убугунов В.Л., Доржонова В.О.* Оценка фитотоксичности свинца в дерново-подбуре // Вестн. Томск. гос. ун-та. 2010. № 338. С. 207—211.
13. *Арышева С.П., Анисимов В.С., Санжарова Н.И.* Изучение миграционной способности Pb в системе почва—растение и его фитотоксичность в почвах разного типа // Агрохимия. 2013. № 1. С. 85—94.
14. *Ильин В.Б.* Оценка защитных возможностей системы почва—растение при модельном загрязнении почвы свинцом (по результатам вегетационных опытов) // Агрохимия. 2004. № 4. С. 52—57.
15. *Дмитраков Л.М., Дмитрикова Л.К., Абашина Н.А., Пинский Д.Л.* Влияние свинца на морфометрические показатели овса // Агрохимия. 2004. № 8. С. 48—53.
16. *Бабкин В.В., Завалин А.А.* Физиолого-биологические аспекты действия тяжелых металлов на растения // Хим. в сел. хоз-ве. 1995. № 5. С. 17—21.

17. Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2014. С. 194.
18. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 2. С. 321–336.
19. Серегин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 4. С. 606–630.
20. Серегин И.В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Усп. биол. химии, 2001. Т. 41. С. 283–300.
21. Елькина Г.Я. Содержание аминокислот в растениях при разных уровнях содержания меди в почве // Агрохимия. 2018. № 12. С. 88–96.
22. Елькина Г.Я. Влияние различного содержания цинка в почве на аминокислотный состав биомассы кормовых трав // Агрохимия. 2020. № 4. С. 57–65.
23. Елькина Г.Я. Влияние разных уровней загрязнения почвы кадмием на содержание аминокислот в растениях // Агрохимия. 2014. № 5. С. 72–78.
24. Елькина Г.Я. Содержание аминокислот в растениях при разных уровнях содержания кобальта в почве // Агрохимия. 2022. № 8. С. 78–86.
25. Елькина Г.Я. Поведение свинца в системе почва–растение в условиях европейского Северо-Востока // Агрохимия. 2015. № 8. С. 73–80.
26. Предельно допустимые концентрации (ПДК) и ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве // Об утверждении санитарных правил и норм СанПиН 1.2.3685-21 “Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания”. 2021. С. 389–391.
27. Арышева С.П., Дикарев В.Г., Гераськин С.А. Продуктивность, морфологические и физиолого-биохимические показатели бобов кормовых, выращенных на загрязненной свинцом почве // Агрохимия. 2013. № 2. С. 77–85.
28. Умаров М.М., Азиева Е.Е. Некоторые биохимические показатели загрязнения почв тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 109–115.
29. Романов Г.Г., Спицина Т.Е. Влияние тяжелых металлов на биологическую активность почвы // Тр. Коми НЦ УрО РАН. 1996. № 146. С. 101–107.
30. Берников Л.Р. Индуцированный свинцом умеренный биологический стресс проростков яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Изв. Калининград. ГТУ. 2013. № 31. С. 126–133.
31. Панин М.С., Сапакова А.К. Влияние различных доз свинца на содержание форм его соединений в системе “почва–проростки ячменя” // Тез. докл. Международ. научн. конф. “Современные проблемы загрязнения почв”. М., 2004. С. 148–150.
32. Елькина Г.Я., Табаленкова Г.Н., Куренкова С.В. Влияние тяжелых металлов на урожайность и физиолого-биохимические показатели овса // Агрохимия. 2001. № 8. С. 73–78.
33. Власюк П.А., Шкварук Н.М., Сапаты С.Е., Шамотиенко Г.Д. Химические элементы и аминокислоты в жизни растений и человека. Киев: Наукова думка, 1974. С. 220.
34. Селезнева Е.М., Гончарова Л.И., Белова Н.В. Влияние кадмия на некоторые морфофизиологические и биохимические показатели ячменя // Агрохимия. 2008. № 4. С. 82–86.
35. 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.
36. 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.
37. Измайлов С.Ф. Азотный обмен в растениях. М.: Наука, 1986. С. 320.

Content of Amino Acids in Plants at Different Levels of Lead in the Soil

G. Ya. El'kina

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

The effect of lead on the amino acid composition of annual fodder grasses was studied. It was found that in response to soil pollution in plants, the content of nitrogen and amino acids in the composition of proteins increased. Significant changes in the content of nitrogen and most amino acids in the legume plant occurred at a content of mobile lead from 2.2 to 10.0 mg/kg. The contamination caused an increase in the relative content of proline and aspartic acid and a decrease in the proportion of glutamic acid in pea proteins. In the biomass of oats, the relative content of aspartic and glutamic acids has increased, the proportion of proline has decreased. Starting from the concentration of lead in the soil of 5.5 mg/kg, the proportion of essential amino acids in the proteins of the legume plant decreased.

Key words: amino acids, peas, oats, lead, soil.