

УДК 581.51

DOI: 10.36305/0513-1634-2022-144-132-138

РОЛЬ АНТИОКСИДАНТОВ В МЕХАНИЗМАХ АДАПТАЦИИ *POA PRATENSIS* L. К ВЛИЯНИЮ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Оксана Леонидовна Цандекова, Елена Юрьевна Колмогорова

Федеральный исследовательский центр угля и углехимии Сибирского отделения РАН
«Институт экологии человека»
650065, Россия, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10
E mail: kolmogorova_elena@bk.ru

В статье анализируются результаты по активности пероксидазы, фенольных соединений и аскорбиновой кислоты в листьях мятлика лугового в течение вегетации под насаждениями древесных растений (сосны обыкновенной и клена ясенелистного). Активность пероксидазы в листьях растительных образцов определяли методом А.Н. Бояркина, содержание аскорбиновой кислоты – титриметрическим методом с применением 2,6-дихлорфенолиндифенола натрия, водорастворимых фенольных соединений – методом Левентала-Нейбауера. Установлена взаимная регуляция системы антиоксидантной защиты растений, выраженная в повышении уровня аскорбиновой кислоты, но снижении активности пероксидазы и фенольных соединений. Накопление метаболитов в исследуемых растениях изменялось в зависимости от фаз вегетации и условий произрастания. Наибольшее ингибирующее воздействие на исследуемый вид оказывала сосна обыкновенная, чем клен ясенелистный. Полученные результаты можно использовать в оценке состояния напочвенного покрова и структуры фитоценоза.

Ключевые слова: аллелопатия; древесные растения; листья; вегетация; мятлик луговой; пероксидаза; аскорбиновая кислота; фенольные соединения

Введение

При изучении структуры растительных сообществ, представляет интерес изучение механизмов устойчивости травянистой растительности под влиянием растений, особенно под сосной обыкновенной и кленом ясенелистным. За счет быстрого роста и высокой продуктивности эти древесные виды образуют густые заросли, под которыми травянистым растениям не хватает ресурсов для роста и развития. В подкроновом пространстве хорошо растут и развиваются только сорно-лесные и сорные виды, что приводит к уменьшению видового состава травостоя, а в большинстве случаев к образованию мертвопокровных, низкодекоративных участков с практически полным отсутствием травостоя [12, 14].

Травянистые растения, произрастающие в подкроновом пространстве древесных растений, вырабатывают различные механизмы адаптации. Они связаны со многими перестройками в растительном организме и, в значительной степени, зависят как от функционирования некоторых ферментов (пероксидазы), так и от накопления низкомолекулярных антиоксидантов (фенольных соединений, аскорбиновой кислоты), контролирующих рост растений, их дифференциацию и развитие [13, 18, 19]. Пероксидаза, являясь основным ферментом окислительно-восстановительного обмена, входит в состав основных клеточных структур и, контролируя уровень перекиси водорода, сокращает количество повреждений в растительной клетке, фенольные соединения также участвуют во многих метаболических процессах, выполняя важную защитную роль [1, 15, 16]. Аскорбиновая кислота, накапливаясь в тканях, участвует в реакциях подавления образования свободных радикалов и способствует поддержанию нормального уровня функционирования растений [17]. В ряде работ показано, что в период активной вегетации и при окислительном стрессе происходит увеличение активности пероксидазы и фенольных соединений, но снижение аскорбиновой кислоты

в листьях растений [6, 9, 11]. Существенное влияние на содержание метаболитов в растительных тканях оказывают сезонные стадии развития растений и их возраст. Молодые растения накапливают наибольшее их количество, чем растения репродуктивного возраста. Некоторые авторы отмечают, что по мере роста и развития растений постепенно увеличивается содержание аскорбиновой кислоты, из-за усиления синтетических процессов в листьях, связанных с образованием репродуктивных органов растений, но снижение ее концентрации – в период цветения и плодоношения. Однако недостаточно изучена роль компонентов антиоксидантной системы в адаптационных механизмах травянистой растительности под влиянием древесных растений.

Цель работы – выявить взаимосвязь компонентов антиоксидантной системы *Poa pratensis* L. к влиянию древесных растений.

Объекты и методы исследования

Исследования проведены на экспериментальном участке Кузбасского ботанического сада (г. Кемерово) в летний период 2018-2019 гг.

Объект исследований – мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), относящийся к роду Мятлик (*Poa*) семейства Злаки (*Poaceae*), являющегося одним из распространенных местных луговых видов и наиболее часто встречающийся под насаждениями деревьев.

Вегетационный период 2018 г. характеризовался низкой температурой воздуха (ниже нормы на 4,2°C) и повышенной влажностью (198% от нормы). В начале и середине вегетации среднемесячная температура – в среднем на 1,0°C ниже нормы, к концу вегетации – превысила норму на 1,1°C, влажность составила 124-153% от нормы. В 2019 г. наблюдалась такая же тенденция. Так, в мае среднемесячная температура воздуха составила 10,1°C (ниже нормы на 1,1°C), осадков выпало 39 мм (99% от нормы). В июле отмечалось понижение температуры (на 0,4°C ниже нормы), в августе – ее повышение (на 1,7°C выше нормы). Осадков выпало в этот период 64-70 мм, что составило 97-103% от нормы.

Опыт поставлен по методу фитомеров – выращивание опытных растений в лизиметрах с устранением эффекта других факторов среды (освещенности, увлажнения, прямой конкуренции и др.). Пробы почв были взяты под насаждениями сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и клена ясенелистного (*Acer negundo* L.), произрастающих в различных условиях. Выбирали отдельно стоящие деревья – на территории породного отвала Кедровского угольного разреза сосну обыкновенную, в пойме р. Томь – клен ясенелистный. Почву отбирали под каждым деревом в подкроновой, прикroновой, внешней фитогенных зонах. Так как во внешней зоне влияние деревьев на растительность минимально, то почву, собранную в этой зоне, использовали в качестве контроля. Таким образом, исследовали 6 почвенных образцов. Все образцы почв помещались в одинаковые лизиметры. Во все почвы высевали по 100 семян мятлика лугового. Отбор проб для анализа отбирали по фазам вегетации: начало вегетации, кущение, колошение, цветение и плодоношение.

Активность пероксидазы в листьях растительных образцов определяли методом А.Н. Бояркина [3], содержание аскорбиновой кислоты – титриметрическим методом с применением 2,6-дихлорфенолиндифенола натрия [8], водорастворимых фенольных соединений (танинов) – методом Левенталья-Нейбауера [7]. Повторность опытов трехкратная из смешанной пробы. Данные представлены в виде средних арифметических значений и их стандартных ошибок. Полученные данные обработаны статистически с помощью компьютерных программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 10.

Результаты и обсуждение

Важную роль в регуляции обмена веществ играют окислительно-восстановительные реакции, связанные с деятельностью пероксидазы, аскорбиновой кислоты и фенольных соединений. Результаты проведенных исследований показали, что уровень накопления метаболитов в листьях мятлика изменялся в зависимости от фаз вегетации и условий произрастания. На начальных фазах вегетации содержание аскорбиновой кислоты повышалось, к концу вегетации – понижалось во всех вариантах опыта. По активности пероксидазы и накоплению фенольных соединений выявлена обратная закономерность. Таким образом, осуществлялась взаимная регуляция системы антиоксидантной защиты растений.

Уровень активности фермента в течение вегетации у опытных и контрольных растений варьировал в пределах от 18,03 до 66,36 усл. ед / г.с. У опытных образцов, произрастающих в почве, взятой под насаждениями *P. sylvestris*, активность пероксидазы выше в 1,8-2,1 раза, чем под насаждениями *A. negundo* и контролем. Сравнительная характеристика пробных площадок показала, что минимальная активность пероксидазы в листьях у мятлика лугового под насаждениями сосны обыкновенной характерно для подкроновой зоны, а под насаждениями клена ясенелистного – прикромовой зоны (рис. 1).

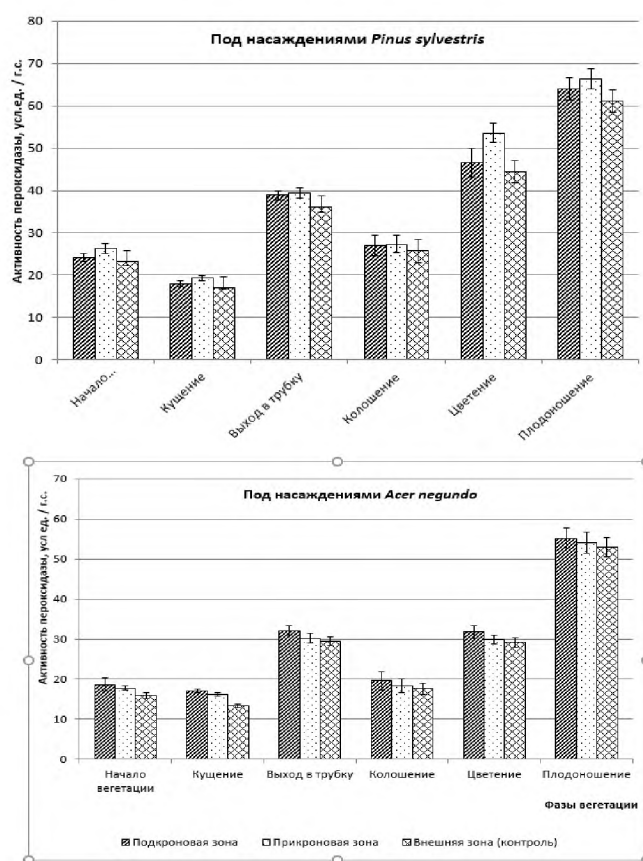


Рис. 1 Активность пероксидазы в листьях *Poa pratensis* L. в течение вегетации

Под влиянием изучаемых древесных растений в листьях, исследуемых образцов отмечена зависимость активности пероксидазы от фаз вегетации. Мятлик луговой проходит несколько фенологических фаз, последовательно сменяющих друг друга: начала вегетации (отрастание), кушение, выход в трубку, колошение (выметывание), цветение и плодоношение. Наиболее интенсивный рост растений приходится на фазы

кушение и колошение. Наши исследования показали, что на начальных этапах вегетации, в период активного роста листьев растений, до фазы кушения ферментативная активность у опытных образцов понижалась до 18,0 усл. ед / г.с, особенно в подкроновой зоне сосны обыкновенной. В фазу выхода в трубку значения варьировали в пределах 38,84-39,33 усл. ед / г.с и превысили контроль на 8-9%. В период колошения отмечено снижение данного показателя у образцов до 26,97 усл. ед / г.с. К концу вегетации, при закладке генеративных органов и образовании плодов, отмечено повышение пероксидазы до 66,36 усл. ед / г.с, что выше на 9% относительно контроля. Полученные данные согласуются с результатами работ ряда авторов [2, 4, 10], которые отмечают повышение активности фермента в период наиболее интенсивных метаболических процессов, происходящих во время цветения и плодоношения травянистых растений (рис. 2).

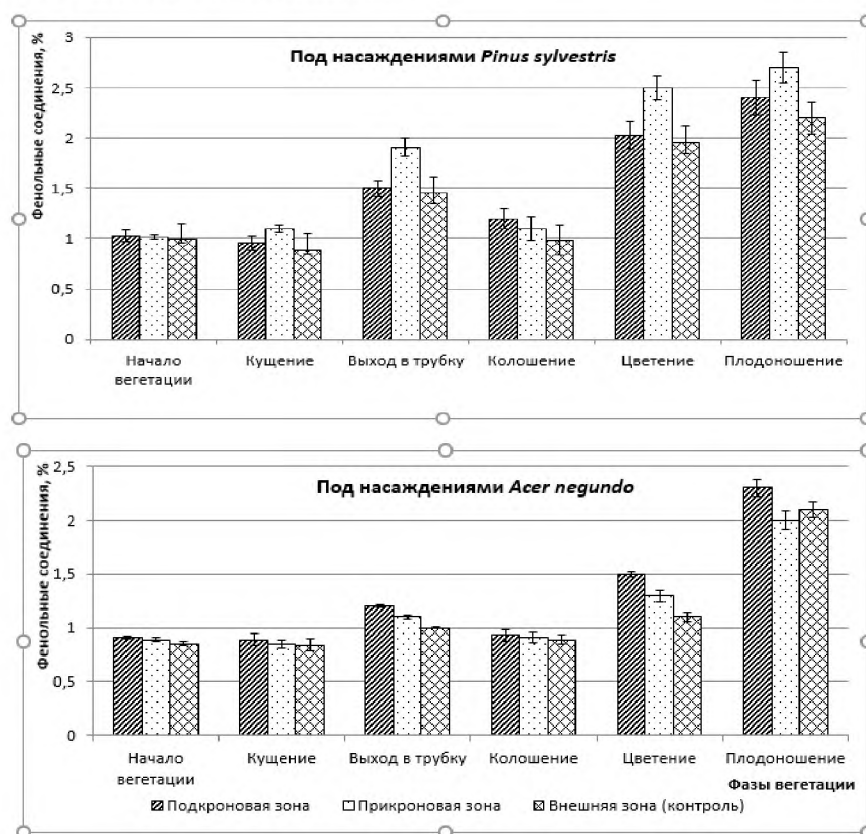


Рис. 2 Содержание водорастворимых фенольных соединений в листьях *Poa pratensis* L. в течение вегетации

Компоненты антиоксидантной системы тесно взаимосвязаны между собой, в том числе пероксидаза и фенольные соединения. При повышении активности фермента в листьях растений происходит повышение соединений фенольной природы [5]. Наши исследования подтверждают данную закономерность. Динамика накопления фенольных соединений у исследуемых образцов в течение вегетации варьировала в пределах от 0,84 до 2,7% на сырой вес, с максимумом в фазы цветения и плодоношения. В этот период происходит образование генеративных органов у растений, которые связаны с резким усилением синтетических процессов в листьях. В периоды активного роста растений, в фазы кушения и колошения, отмечено снижение уровня фенолов, очевидно, в этот период происходят усиленные процессы перестройки белков, углеводов, жиров, связанные с новообразованием клеток и тканей.

У мятлика, произрастающего в почве, взятой под насаждениями сосны обыкновенной, содержание фенольных соединений выше в 1-1,9 раза, чем под насаждениями клена ясенелистного. Сравнительная характеристика пробных площадок показала, что фенольные соединения накапливаются в листьях мятлика так же, как и пероксидаза – под насаждениями сосны минимум в подкроновой зоне, а под насаждениями клена – в прикроновой (см. рис. 2).

Анализ результатов по содержанию аскорбиновой кислоты показал, что наибольшее ее количество содержится в листьях мятлика лугового, произрастающего в почве, взятой под насаждениями клена ясенелистного (1,15-12,8 мг/100г сырого веса) во все сроки наблюдений, чем под насаждениями сосны обыкновенной и контролем (рис. 3).

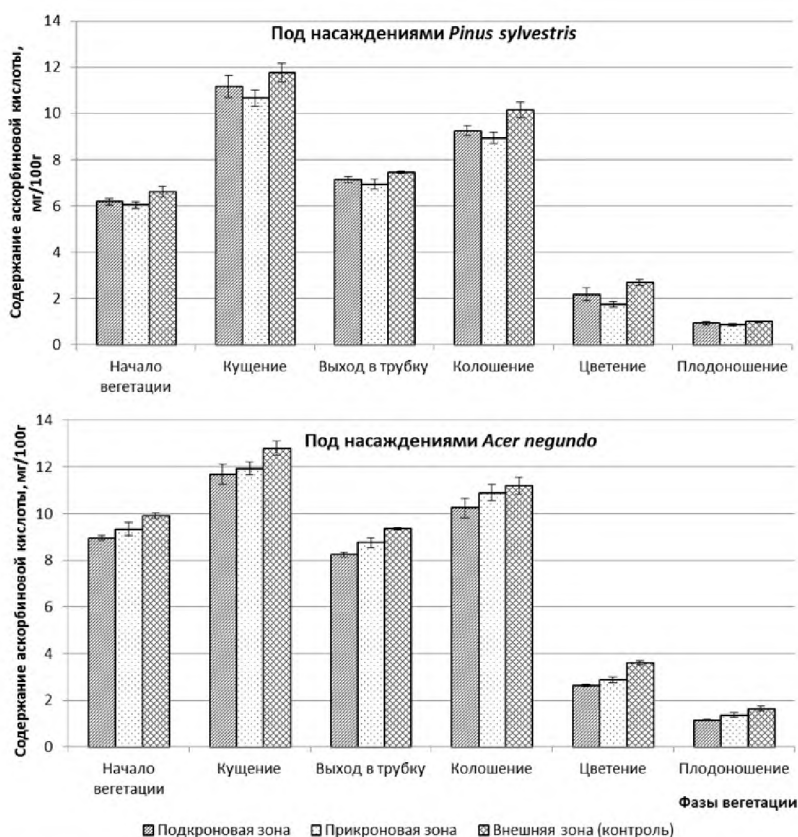


Рис. 3 Содержание аскорбиновой кислоты в листьях *Poa pratensis* L. в течение вегетации

В период от начала вегетации до фазы кушения, во время активного роста мятлика лугового, характерно энергичное образование аскорбиновой кислоты. Наиболее высокие показатели по содержанию аскорбиновой кислоты у опытных и контрольных растений отмечены в фазу кушения, особенно под насаждениями *A. negundo* (11,67-12,8 мг/100г). В этот период максимально развивалась ассимиляционная поверхность листьев, которая активно фотосинтезировала, продуцировала и накапливала большое количество аскорбиновой кислоты с тем, чтобы в дальнейшем ее транспортировать в репродуктивные органы, для последующего использования в энергетических процессах цветения и плодоношения. Переход к фазе колошения связан с уменьшением уровня аскорбиновой кислоты (до 10,24 мг/100г) в листьях опытных образцов. К концу вегетации (фаза плодоношения) в листьях мятлика уровень метаболита снижался до 1,15 мг/100г, что ниже на 30 % относительно контроля. Очевидно, это связано с активным формированием плодов и семян, в результате большая часть аскорбиновой кислоты оттекала в репродуктивные органы.

Заключение

Таким образом, у *P. pratensis*, произрастающего под влиянием подкroнового пространства древесных растений, установлена взаимосвязь компонентов антиоксидантной системы, при повышении уровня аскорбиновой кислоты снижается активность пероксидазы и концентрация водорастворимых фенольных соединений. Ингибирующее влияние сосны обыкновенной на исследуемый вид было значительно выше, чем у клена ясенелистного. Накопление антиоксидантов в исследуемых растениях изменялось в зависимости от фаз вегетации и условий произрастания. На начальных фазах вегетации отмечено повышение аскорбиновой кислоты, но снижение активности пероксидазы и фенольных соединений, к концу вегетации выявлена обратная зависимость. Экспериментальные данные можно использовать в оценке состояния напочвенного покрова и структуры фитоценоза.

*Работа выполнена в рамках реализации государственного задания ФИЦ УУХ СО РАН
(Проект № 0286-2021-0010)*

Список литературы

1. Алиева Д.Р., Бабаев Г.Г., Азизов И.В. Активность и изоферментный состав пероксидазы клеток *Dunaliella salina* при солевом стрессе. // Вестник Днепропетровского университета. Биология. Медицина. – 2010. – №1. – С. 16-21.
2. Воскресенская О.Л., Половникова М.Г. Изменение активности окислительно-восстановительных ферментов в процессе онтогенеза травянистых растений // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – Краснодар: Изд-во КубГАУ. – 2008. – №1 (10). – С. 96-102.
3. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Агропромиздат. – 1987. – С. 41-43.
4. Живетьев М.А., Раченко Е.И., Путилина Т.Е., Краснобаев В.А., Граскова И.А., Войников В.К. Активность и изоферментный спектр пероксидаз некоторых видов растений, произрастающих на берегах озера Байкал, при абиотическом стрессе // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». – 2010. – Т. 3. – № 3. – С. 3-12.
5. Запаметов М.Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения // XVI Тимирязевское чтение. М.: Наука. – 1996. – 45 с.
6. Колмогорова Е.Ю., Цандекова О.Л. Влияние насаждений *Pinus sylvestris* L. на активность компонентов антиоксидантной системы у бобовых растений // Самарский научный вестник. – 2020. – Т. 9. – № 2 (31). – С. 73-77. DOI: 10.17816/snv202112
7. Коренская И.М., Ивановская Н.П., Измалкова И.Е. Лекарственные растения и лекарственное растительное сырье, содержащие антраценпроизводные простые фенолы, лигнаны, дубильные вещества. Учебное пособие для вузов. Воронеж: Воронежский государственный университет. – 2007. – С. 50-51.
8. Неверова О.А. Практикум по биохимии для студентов вузов. Кемерово: КемТИПП. – 2005. – 69 с.
9. Половникова М.Г., Воскресенская О.Л. Содержание фенольных соединений в вегетативных органах газонных растений в условиях урбанизированной среды // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 76-85.
10. Рогожин В.В. Пероксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов. – СПб.: ГИОРД. – 2004. – 240 с.

11. Фазлиева Э.Р., Киселева И.С., Жуйкова Т.В. Антиоксидантная активность листьев *Melilotus albus* и *Trifolium medium* из техногенно нарушенных местообитаний среднего урала при действии меди // Физиология растений. – 2012. – Т.59. – № 3. – С.369-375.
12. Цандекова О.Л. Роль аллелопатического влияния *Acer negundo* L. на рост травянистых растений // Вестник Нижневартковского государственного университета. – 2020. – № 1. – С. 15-18.
13. Щемелинина Т.В., Сорокина А.А. Содержание аскорбиновой и органических кислот в траве донника лекарственного // Фармация. – 2015. – № 2. – С. 22-24
14. Anaya A.L., Saucedo-García A., Contreras-Ramos S.M., Cruz-Ortega R. Plant-mycorrhizae and endophytic fungi interactions: Broad spectrum of allelopathy studies // Allelopathy. – 2013. – P. 55-80.
15. Babenko L.M., Smirnov O.E., Romanenko K.O., Trunova O.K., Kosakivska I.V. Phenolic compounds in Plants: biogenesis and functions // Ukrainskii Biokhimicheskii Zhurnal. – 2019. – Vol. 91. – No 3. – P. 5-18.
16. Berezina E. V., Brilkina A. A., Veselov A. P. Content of phenolic compounds, ascorbic acid, and photosynthetic pigments in *Vaccinium macrocarpon* Ait. dependent on seasonal plant development stages and age (the example of introduction in Russia) // Scientia Horticulturae. – 2017. – Vol. 21814. – P. 139-146. DOI: 10.1016/j.scienta.2017.01.020
17. Liso R., Tullio M.C.D., Ciraci S. Localization of Ascorbic Acid, Ascorbic Acid Oxidase, and Glutathione in Roots of *Cucurbita maxima* L. // J. Exp. Botany. – 2004. – Vol. 55. – No 408. – P. 2589-259.
18. Mizobutsi G.P., Finger F.L., Ribeiro R.A., Puschmann R., de Melo Neves L.L., da Mota W.F. Effect of pH and temperature on peroxidase and polyphenoloxidase activities of litchi pericarp. // Sci. Agric. Piracicaba, Braz. – 2010. – № 67(2). – P. 213-217.
19. Zolfaghari R., Hosseini S.M., Korori S.A. Relationship between peroxidase and catalase with metabolism and environmental factors in Beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in three different elevations. // International J. of Environmental Sciences. – 2010. – № 1(2). – P. 243-252.

Статья поступила в редакцию 05.04.2022 г.

Tsandekova O.L., Kolmogorova E.Yr. The role of antioxidants in the mechanisms of adaptation of *Poa pratensis* L. under the influence of wooden plants // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2022. – № 144. – P. 132-138

The article analyzes the results on the content of peroxidase, phenolic compounds and ascorbic acid in the leaves of meadow bluegrass during the growing season under plantations of woody plants (scots pine and ash-leaved maple). The peroxidase activity in the leaves of plant samples was determined by the method of A.N. Boyarkin, the content of ascorbic acid - by the titrimetric method using sodium 2,6-dichlorophenolindophenol, water-soluble phenolic compounds - by the Leventhal-Neubauer method. Mutual regulation of the plant antioxidant defense system was established, expressed in an increase in the level of ascorbic acid, but a decrease in the activity of peroxidase and phenolic compounds. The accumulation of metabolites in the studied plants varied depending on the phases of the growing season and growing conditions. Scots pine had the greatest inhibitory effect on the studied species than ash-leaved maple. The results obtained can be used to assess the state of the ground cover and the structure of the phytocenosis.

Key words: allelopathy; woody plants; leaves; vegetation; meadow bluegrass; peroxidase; vitamin C, phenolic compounds