УДК: 581.524.1:631.461

Влияние засухи на аллелопатические, биохимические, микробиологические свойства системы растения-почва-микроорганизмы

Н.В.Заименко, Н.А.Павлюченко, Н.Э.Элланская, И.П.Харитонова

Национальный ботанический сад им. Н.Н.Гришко НАН Украины (Киев, Украина)
zaimenkoNV@ukr.net

Изучено влияние почвенной засухи на систему растения-почва-микроорганизмы. Исследовалось влияние растений с различными путями фиксации углерода (C_3 – Brassicaceae и C_4 – Amaranthaceae) на аллелопатические и биохимические свойства корнеобитаемого слоя почвы и динамику численности микроорганизмов четырех эколого-таксономических групп. Наблюдалось в условиях засухи увеличение содержания фенольных веществ в почве; снижение рост-стимулирующей активности почвы под воздействием C_3-растений; усиление фитотоксичности почвы под воздействием C_4-растений. Обнаружены колебания уровня макро- и микроэлементов в почве во время дефицита почвенной влаги. Установлено повышение численности микроорганизмов в ризосфере C_3-растений и одновременное снижение в ризосфере C_4-растений.

Ключевые слова: *почвенная засуха, Brassicaceae, Amaranthaceae, аллелопатическая активность, фенольные вещества, макро- и микроэлементы, микроорганизмы.*

Вплив посухи на алелопатичні, біохімічні, мікробіологічні властивості системи рослини-ґрунт-мікроорганізми

Н.В.Заіменко, Н.А.Павлюченко, Н.Е.Елланська, І.П.Харитонова

Вивчено вплив ґрунтової посухи на систему рослини-ґрунт-мікроорганізми. Досліджувався вплив рослин із різними шляхами фіксації вуглецю (C_3 – Brassicaceae та C_4 – Amaranthaceae) на алелопатичні та біохімічні властивості прикореневого шару ґрунту та динаміку чисельності мікроорганізмів чотирьох еколого-таксономічних груп. Спостерігалося за умов посухи збільшення вмісту фенольних речовин в ґрунті; зниження ріст-стимулюючої активності ґрунту під впливом C_3-рослин; посилення фітотоксичності ґрунту під впливом C_4-рослин. Виявлено коливання рівня макро- та мікроелементів в ґрунті під час дефіциту ґрунтової вологи. Встановлено підвищення чисельності мікроорганізмів у ризосфері C_3-рослин та одночасне зниження у ризосфері C_4 -рослин.

Ключові слова: *ґрунтова посуха, Brassicaceae, Amaranthaceae, алелопатична активність, фенольні речовини, макро- та мікроелементи, мікроорганізми.*

Influence of drought on allelopathic, biochemical and microbiological properties of plants-soil-microorganisms system

N.V.Zaimenko, N.A.Pavliuchenko, N.E.Ellanska, I.P.Kharytonova

The influence of soil drought on plants-soil-microorganisms system has been studied. The influence of plants with different pathways of carbon metabolism (C_3 – Brassicaceae and C_4 – Amaranthaceae) on allelopathic and biochemical properties of root zone of soil and dynamics of the number of microorganisms of four ecological-taxonomic groups has been studied. Increase of phenolic substances content in the soil, reduction of growth-stimulating activity of soil at C_3 plants influence; increase of soil phytotoxicity at C_4 plants influence under drought has been observed. Differences in the levels of macro- and microelements in the soil during soil moisture deficit have been found. Increase of the number of microorganisms in rhizosphere of C_3 plants and simultaneous reduction of their number in rhizosphere of C_4 plants have been established.

Key words: *soil drought, Brassicaceae, Amaranthaceae, allelopathic activity, phenolic substances, macro- and microelements, microorganisms.*

Введение

В связи с глобальными изменениями климата в последние годы увеличилась продолжительность засушливого периода в весеннее-летнее время. С одной стороны, повышенные температуры во время интенсивного роста и развития растений могут оказывать негативное воздействие непосредственно на сами растения. С другой стороны, резкое и длительное повышение

© Н.В.Заіменко, Н.А.Павлюченко, Н.Е.Елланська, І.П.Харитонова, 2014
© N.V.Zaimenko, N.A.Pavliuchenko, N.E.Ellanska, I.P.Kharytonova, 2014

температуры приводит к засухе, а ведь доступность воды является основным ограничивающим фактором в сельском хозяйстве.

Почва – это не только субстрат, на котором растут растения и из которой они черпают минеральные элементы питания, она также представляет собой сложную систему с различными протекающими в ней биологическими и биохимическими процессами. Корни растений в определенной степени регулируют состав микробных сообществ ризосферы посредством своих выделений. Синтез определенных аллелопатически активных веществ, их аккумуляция и превращения в окружающей среде, как известно, зависит от воздействия целого ряда экологических факторов, среди которых водный дефицит является одним из самых важных (Einhellig, 1989; Thomas, Schafellner, 1999). Засуха может оказать значительное влияние на биологическую активность живых организмов и, следовательно, на поступление питательных веществ в ризосферу (Баранников, Кириллов, 2005; Sanaullah et al., 2011). В связи с тем, что процессы минерализации и круговорота биогенных элементов осуществляются почвенными микроорганизмами, различные факторы внешней среды, стимулирующие или ограничивающие развитие микроорганизмов, оказывают непосредственное влияние на содержание гумуса в почве (Звягинцев, 1985). Микробный компонент является ключевым фактором, определяющим и отражающим состояние почвы. В качестве чувствительных индикаторов состояния почвы для проведения мониторинговых исследований предложен целый ряд микробиологических показателей и метаболистических коэффициентов (Патыка, 2002; Van der Heiden et al., 2008; Чабанюк, 2013).

Целью нашей работы было изучить влияние такого стрессового фактора, как почвенная засуха на систему растения-почва-микроорганизмы.

Объекты и методы исследования

Опыты проводились на стационарных коллекционных участках Национального ботанического сада им. Н.Н.Гришко НАН Украины. Объектами исследований были почвы, на которых произрастали представители двух семейств: Brassicaceae (редька масличная – *Raphanus sativus* L. var. oleiformis Pers., ФЕОРДОФ-8 и горчица сарептская – *Brassica juncea* L. Czern., ФЕОГС-1) и Amaranthaceae (амарант – *Amaranthus paniculatus*×*A. caudatus*, сорта Стерх и Кремовый ранний). Почва – оподзоленные черноземы. Контролем служил чистый пар. Отбор почвенных образцов производился по ГСТУ 17.4.02-84 на глубине 0–20 см в течение вегетационного периода в зависимости от фаз развития растений (вегетация до цветения, цветение, плодоношение, конец вегетации).

Аллелопатический анализ почвы проводили методом прямого биотестирования, как биотест использовали прирост корней кресс-салата (*Lepidium sativum* L.) (Гродзинский и др., 1990). Фенольные вещества из почвы выделяли методом ионного обмена, используя ионообменник КУ-2-8 (H^+) в качестве модели корневой системы с растворяющей и поглотительной способностью по отношению к подвижным органическим веществам с последующим спектрофотометрическим количественным определением (Гродзинский и др., 1988). В почве определяли окислительно-восстановительный потенциал (ОВП) (Гродзинский и др., 1988), влажность и полную влагоёмкость (ПВ) (Казаков, 2000). Содержание микро- и макроэлементов, гумуса в почве анализировали по методике Г.Я.Ринькиса и В.Ф.Ноллендорфа (1982). Для экстракции макро- и микроэлементов использовали 1Н HCl.

Микробиологические анализы почвенных образцов осуществляли по общепринятым методикам (Методы…, 1991; Теппер и др., 2005). Учитывали аммонифицирующие бактерии на мясо-пептонном агаре (МПА), актиномицеты и иммобилизаторы азота – на крахмало-аммиачном агаре (КАА), микромицеты – на среде Чапека, споровую микробиоту – на среде Мишустина, *Azotobacter* – на среде Эшби по методу обростания комочков почвы (Методы…, 1991). Направленность микробиологических процессов в почве (коэффициент минерализации-иммобилизации и показатель трансформации органического вещества) определяли по К.И.Андреюк (Андреюк та ін., 2001) и В.Д.Муха (Муха, 1980). Для интерпретации результатов применяли факторный анализ (Ким и др., 1989).

Статистическая обработка данных проведена при помощи пакета программ Microsoft Exel 2007, Statistica 10.0.

Результаты и обсуждение

Влажность почвы на участках с культурами амаранта и контроле в течение вегетации колебалась в пределах 12,4–64,9 % ПВ и была наименьшей во время цветения-плодоношения (12,4–

14,1 % ПВ). Значительное снижение этого показателя для почвы контроля и участков с культурами Brassicaceae наблюдалось во время плодоношения (13,8–19,5 % ПВ) и при окончании вегетации (11,3–12,1 % ПВ) (рис. 1).

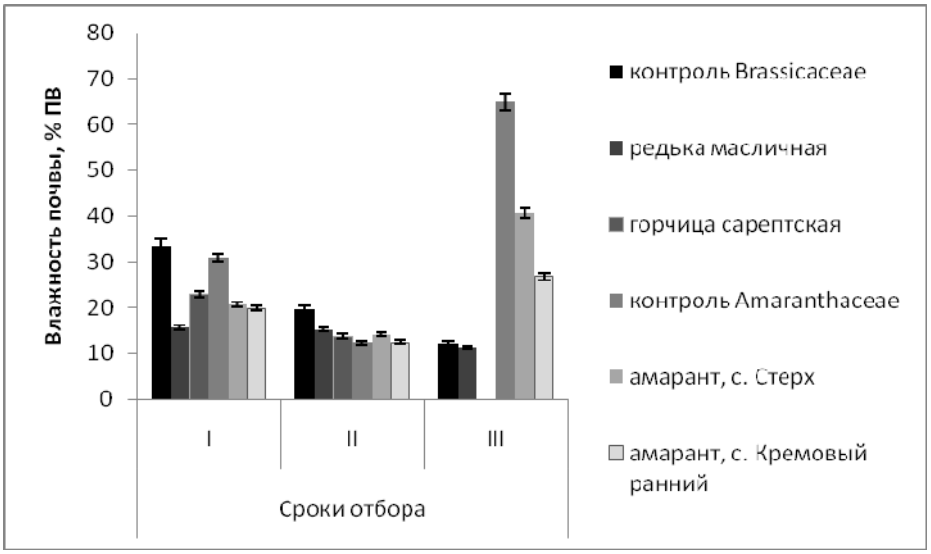

Рис. 1. Влажность почвы на контрольных участках и под различными культурами
Примечания: сроки отбора, фазы: I – Brassicaceae – цветение, Amaranthaceae – вегетация; II – Brassicaceae – плодоношение, Amaranthaceae – цветение-плодоношение; III – конец вегетации.

Аллелопатическая активность почвы под культурами C_3-растений (редьки и горчицы) в течение вегетационного периода характеризовалась стимулирующим действием относительно ростовых процессов биотестов (на 9,0–62,1% относительно контроля) (рис. 2). В период засухи наблюдалось снижение рост-стимулирующей активности почвы, находящейся под воздействием C_3-растений. Почва под культурами C_4-растений (сорта амаранта) проявляла фитотоксические свойства, особенно в самый засушливый период цветения-плодоношения.

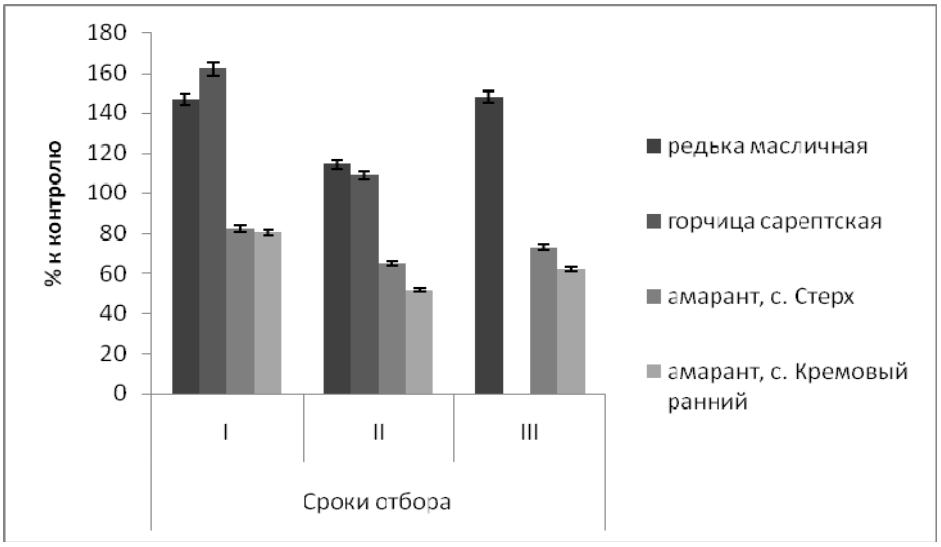

Рис. 2. Прирост корней кресс-салата, % к контролю
Примечание: сроки отбора – см. подписи к рис. 1.

Превращение органического вещества в почве тесно связано с окислительными процессами. Последние могут быть охарактеризованы показателями ОВП, отражающими суммарный эффект окислительно-восстановительных систем в почве и их направленность в данный момент (Кауричев, Орлов, 1982). В результате исследования было выявлено, что показатели окислительно-восстановительного потенциала почв изменялись в зависимости от влагообеспеченности. В целом, преобладали восстановительные процессы, интенсивность которых ослабевала с усилением почвенной засухи (рис. 3).

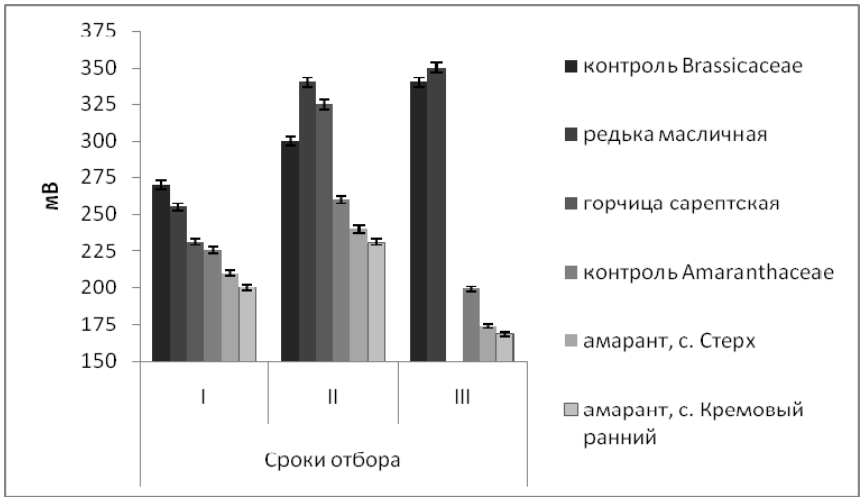

Рис. 3. Показатели окислительно-восстановительного потенциала почвы на контрольных участках и под различными культурами
Примечание: сроки отбора – см. подписи к рис. 1.

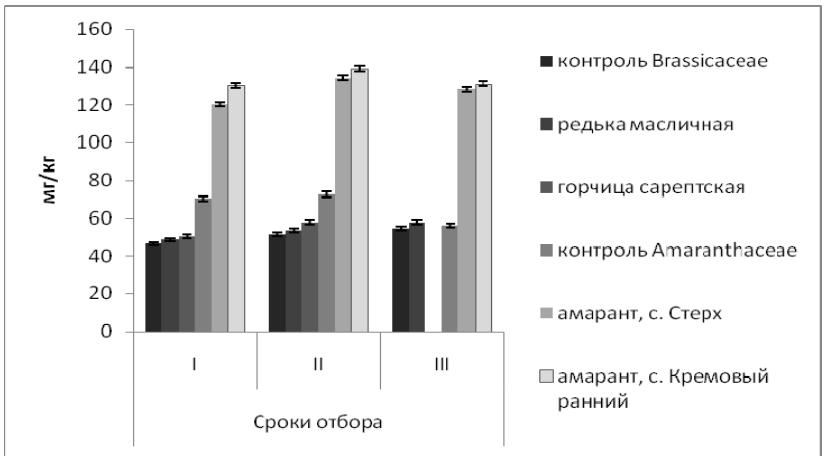

Рис. 4. Содержание фенольных веществ в почве под различными культурами
Примечание: сроки отбора – см. подписи к рис. 1.

Среди неспецифических органических веществ почвы важное место занимают фенольные соединения, которые являются предшественниками гумусовых веществ. С другой стороны, фенольные вещества, находясь в почве в свободном состоянии, могут выполнять аллелопатическую функцию (Гродзинский, 1991; Blum, 2004). Анализ содержания фенольных веществ (за вегетационный период) позволил выявить увеличение их количества в 1,7–2,3 раза в почве на участках с сортами амаранта по сравнению с контролем. Это вполне согласовывается с высокой аллелопатической активностью почвы на данных участках (рис. 4). Содержание фенольных соединений больше всего возрастало в фазе цветения-плодоношения, что, очевидно, связано как с индивидуальными

особенностями метаболизма C_4-растений, так и с повышением концентрации почвенного раствора во время засухи.

Существенной аккумуляции фенольных веществ в почве под культурами горчицы и редьки по сравнению с контролем не обнаружено. Однако их количество незначительно увеличивалось – как в контроле, так и в почве под культурами – в условиях почвенной засухи (фаза плодоношения и конец вегетации).

Исследования почвенных образцов во время засухи показали увеличение содержания аммиачного азота в 1,3–2,0 раза по сравнению с контролем (табл. 1, 2). В засушливый период в почве под всеми культурами наблюдалось накопление марганца и уменьшение количества таких элементов минерального питания, как нитратный азот, фосфор, калий и сера в 1,1–2,0 раза относительно контроля. При максимальном дефиците почвенной влаги (в фазе цветения-плодоношения) возрастала концентрация железа и кальция в почве под культурами амаранта (C_4-растения), тогда как уровень магния в данный период был самым низким за период вегетации. Это можно рассматривать как следствие высокого адаптационного потенциала данных культур.

Таблица 1.

Кислотность почвы, содержание в ней углерода (%), микро- и макроэлементов (мг/л) под культурами Brassicaceae

Показатель	Контроль	Редька	Горчица	Контроль	Редька	Горчица	Контроль	Редька
	Цветение			Плодоношение			Конец вегетации	
pH	7,24	7,23	7,27	7,58	7,33	7,27	7,69	7,28
C	3,1	5,2	4,2	3,1	3,1	4,2	3,2	4,2
NH_4^+	30	50	40	20	30	40	30	50
NO_3^-	15	7,5	15,0	30	15	15	30	22,5
P	109	109	163,5	163,5	218,5	82,0	327,5	163,5
K	624,9	279,9	794,4	401,4	307,8	307,8	354,6	214,5
Ca	5997,6	5997,6	7163,8	7497,0	6664,0	6664,0	7497,0	6664,0
Mg	914,4	508,0	711,2	508,0	508,0	508,0	508,0	508,0
Fe	1000	1000	1125	1125	1000	1125	1125	1125
S	125	100	62,5	50	100	75	62,5	37,5
Mn	120	120	150	180	210	180	240	160

Таблица 2.

Кислотность почвы, содержание в ней углерода (%), микро- и макроэлементов (мг/л) под культурами Amaranthaceae

Показатель	Конт-роль	Сорт Стерх	Сорт Кремо-вый ранний	Конт-роль	Сорт Стерх	Сорт Кремо-вый ранний	Конт-роль	Сорт Стерх	Сорт Кремо-вый ранний
	Начало вегетации			Цветение-плодоношение			Конец вегетации		
pH	7,71	7,77	7,61	7,81	8,0	7,62	7,88	7,83	7,84
C	1,6	2,6	2,1	3,1	3,1	3,1	6,2	6,2	5,2
NH_4^+	40	20	20	30	40	30	80	100	100
NO_3^-	15,0	7,5	15	22,5	22,5	15	22,5	22,5	15
P	163,5	163,5	163,5	382,5	382,5	347,5	218,5	218,5	163,5
K	289,2	261,0	354,6	233,1	186,6	205,2	233,1	149,4	102,6
Ca	14161,0	12495,0	13661,2	14161,0	15827,0	13827,0	10829,0	13328,6	12661,6
Mg	508,0	914,4	812,8	508,0	508,0	711,2	2743,2	3556,0	1625,6
Fe	875	750	1000	1000	1125	1125	750	875	1125
S	100	100	100	75	62,5	62,5	50	37,5	37,5
Mn	280	150	210	240	240	300	180	150	120

Многофакторный анализ показал, что все показатели биохимического и аллелопатического состояния почвы под исследуемыми культурами Brassicaceae образовали в факторном пространстве три группы. Наибольшая скоррелированность с влажностью почвы была выявлена для таких показателей, как содержание в почве калия, магния, серы. Другие показатели менее зависели от влажности почвы. Для большинства показателей, которые наиболее чувствительны к изменениям окружающей среды и могут считаться самыми информативными при оценке ее состояния, характерны значительные факторные нагрузки (рис. 5).

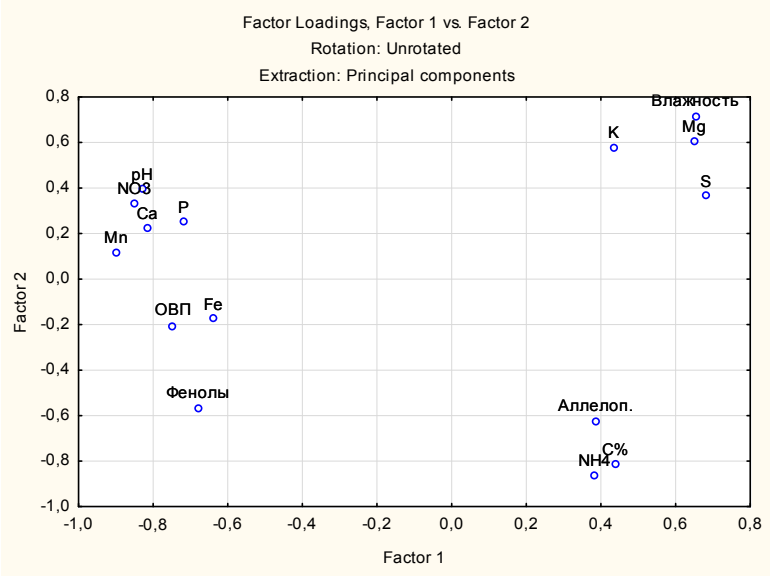

Рис. 5. Распределение в факторном пространстве показателей биохимического и аллелопатического состояния почвы под культурами Brassicaceae

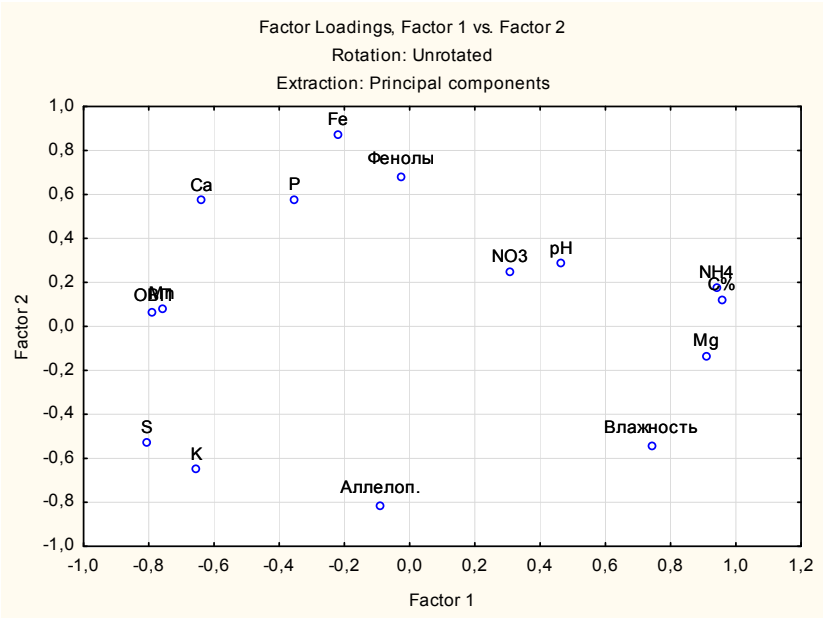

Рис. 6. Распределение в факторном пространстве показателей биохимического и аллелопатического состояния почвы под культурами Amaranthaceae

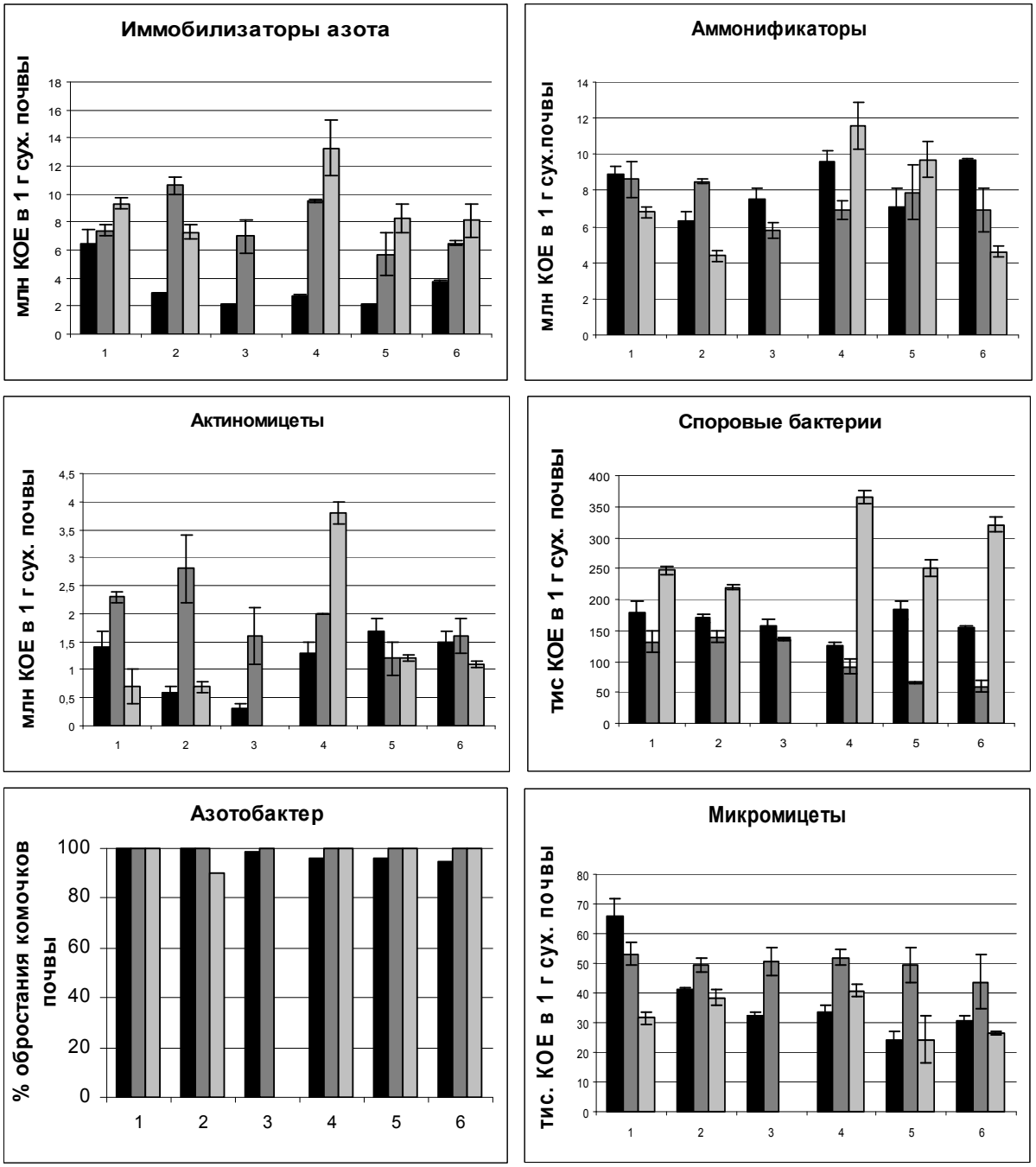

Рис. 7. Численность микроорганизмов основных таксономических и эколого-трофических групп почвы растений семейств Brassicaceae и Amaranthaceae

Примечания: 1 – контроль Brassicaceae; 2 – редька масличная; 3 – горчица сарептская; 4 – контроль Amaranthaceae; 5 – амарант с. Стерх; 6 – амарант с. Кремовый ранний;

сроки отбора:

■ *– Brassicaceae – цветение. Amaranthaceae – вегетативная фаза*
■ *– Brassicaceae – плодоношение. Amaranthaceae – цветение-плодоношение*
□ *– конец вегетации.*

Для почвы под культурами Amaranthaceae наибольшие факторные нагрузки были, например, у таких показателей, как ОВП, влажность, аллелопатическая активность (рис. 6). Также как и в предыдущем случае, наиболее зависимо от влажности почвы содержание в ней магния, однако коррелирует с влажностью уже не столько содержание калия и серы, сколько содержание углерода и аммония. Последние показатели в случае культур Brassicaceae в значительной степени были связаны не с влажностью, с аллелопатической активностью почвы. Связь между влажностью и другими показателями незначительна. От кислотности почвы (как в первом, так и втором случае) зависит содержание нитратов.

Установлено, что в условиях дефицита влаги в почве, возникшего из-за продолжительного засушливого периода летом, меняются количественные показатели, характеризующие структуру микробных сообществ (рис. 7).

В ризосфере C_3-растений (Brassicaceae) по сравнению с контролем значительно возрастает количество бактерий цикла азота (в первую очередь иммобилизаторов его минеральных форм), а в ризосфере C_4-растения (Amaranthaceae) – их численность снижается. Численность аммонификаторов менялась в обратной зависимости. Количество актиномицетов в ризосфере C_3-растений было незначительным в период цветения, но в условиях засухи их численность возростала. В почве под амарантами распределение этой группы микроорганизмов имеет более равномерный характер. В отношении споровых бактерий необходимо отметить, что дефицит влаги в почве существенно повлиял на снижение их численности в ризосфере амарантов.

Условия засухи не повлияли на численность азотобактера, чего нельзя сказать о почвенных грибах, потому что их количество возросло в 1,5–2 раза во всех вариантах опыта. При этом меняется и видовой спектр микромицетов – уменьшается разнообразие их морфотипов, отсутствуют разноцветные виды, а доминируют темноокрашенные.

Следует отметить, что при незначительной влажности, которая не обеспечивает интенсивное развитие микробиологических процессов в почве (на что указывает низкий показатель трансформации органического вещества), разнообразные ферменты микроорганизмов остаются довольно деятельными, о чем свидетельствует высокий коэффициент минерализации-иммобилизации азота (особенно в ризосфере представителей Brassicaceae) (табл. 3).

Таблица 3.

Направленность микробиологических процессов в ризосфере растений семейств Brassicaceae и Amaranthaceae

№	Варианты опыта	Коэффициент минерализации-иммобилизации			Показатель трансформации органического вещества		
		I*	II	III	I	II	III
	Brassicaceae						
1	Контроль	0,72	0,86	1,37	21,3	18,6	11,8
2	Редька масличная	0,46	1,25	1,66	20,0	15,3	7,0
3	Горчица сарептская	0,28	1,21	-	24,3	10,6	-
	Amaranthaceae						
4	Контроль	0,28	1,38	1,15	43,9	11,9	21,7
5	Сорт Стерх	0,30	0,72	0,86	30,7	18,9	20,9
6	С. Кремовый ранний	0,38	0,94	1,76	35,3	14,6	7,2

*Примечания: *сроки отбора – I – Brassicaceae – цветение, Amaranthaceae – вегетативная фаза; II – Brassicaceae – плодоношение, Amaranthaceae – цветение-плодоношение; III – конец вегетации.*

Выводы

Дефицит почвенной влаги повлиял на биохимическое состояние почвы растений с разными путями фиксации углерода (C_3 и C_4), что сказывалось как на протекании окислительно-восстановительных процессов, так и на аккумуляции органических веществ, микро- и макроэлементов. Установлено, что повышение содержания фенольных веществ в почве во время почвенной засухи, в большей мере характерное для C_4-растений, отразилось на её аллелопатической активности. Наблюдалось в условиях засухи снижение рост-стимулирующей активности почвы под влиянием C_3-растений и усиление ее фитотоксичности – под влиянием C_4-растений.

В ризосфере C_3-растений микроорганизмы отреагировали на почвенную засуху повышением численности, в то время как у C_4-растений их количество снижалось. Особенной разницы в структуре микроорганизмов основных эколого-трофических групп между сортами Amaranthaceae не наблюдалось.

Высокий уровень взаимосвязей свидетельствует о том, что анализ интенсивности биохимических и микробиологических процессов в корнеобитаемой почве дает объективную оценку колебаний экологических воздействий на почву и их влияния на рост растений.

Список литературы

Андреюк К.І., Іутинська Г.О., Антипчук А.Ф. та ін. Функціонування мікробних ценозів ґрунту в умовах антропогенного навантаження – К.: Наук. думка, 2001. – 240с.
Баранников В.Д., Кириллов Н.К. Экологическая безопасность сельскохозяйственной продукции. – М.: Колос, 2005. – 332с.
Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление: Избр. тр. – К.: Наук. думка, 1991. – 432с.
Гродзинский А.М., Горобец С.А., Крупа Л.И. Руководство по применению биохимических методов в аллелопатических исследованиях почв. – Киев: ЦРБС АН УССР, 1988. – 18с.
Гродзинский А.М., Кострома Е.Ю., Шроль Т.С., Хохлова И.Г. Прямые методы биотестирования почвы и метаболитов микроорганизмов // Аллелопатия и продуктивность растений. – К.: Наук. думка, 1990. – С. 121–124
Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. – М.: МГУ, 1985. – 235с.
Казаков Є.О. Методологічні основи постановки експерименту з фізіології рослин. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 272с.
Кауричев И.С., Орлов Д.С. Окислительно-восстановительные процессы и их роль в генезисе и плодородии почв. – М.: Колос, 1982. – 247с.
Ким Дж.О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. – М.: Финансы и статистика, 1989. – 216с.
Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г.Звягинцева. – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1991. – 308с.
Муха В.Д. О показателях, отражающих интенсивность и направленность почвенных процессов // Сб. тр. Харьков. с.- х. ин-та. Харьков. – 1980. – Т.273. – С.13–16.
Патыка В.Ф. Роль микроорганизмов в формировании устойчивых агроэкосистем // Материалы межд. конферен. «Микробиология и биотехнология 21 столетия». – Минск, 2002. – С. 257–259.
Ринькис Г.Я., Ноллендорф В.Ф. Сбалансированное питание растений макро- и микроэлементами. – Рига: Зинатне, 1982. – 300с.
Теппер Е.З., Шильникова В.К,, Переверзева Г.И. Практикум по микробиологии. – М.: Дрофа, 2005. – 256с.
Чабанюк Я.В. Мікробіологічні основи екологічної оцінки агротехнологій // XIII з'їзд товариства мікробіологів України ім. С.М.Виноградського. Тези доповідей. – Ялта, 2013. – С.209.
Blum U. Fate of phenolic allelochemicals in soils – the role of soil and rhizosphere microorganisms // Allelopathy: chemistry and mode of action of allelochemicals. – CRC Press. – 2004. – P. 57–76.
Einhellig F.A. Interactive effects of allelochemicals and environmental stress // Proceedings of the Symposium on phytochemical ecology: allelochemicals, mycotoxins, and insect pheromones and allomones. – Taipei, 1989. – P. 101–118.
Sanaullah M., Blagodatskaya E., Chabbi A. et al. Drought effects on microbial biomass and enzyme activities in the rhizosphere of grasses depend on plant community composition // Appl. S. Ecol. – 2011. – Vol.48. – P. 38–44.
Thomas F.M., Schafellner C. Effects of excess nitrogen and drought on the foliar concentrations of allelochemicals in young oaks (Quercus robur L. and Q. petraea (Matt.) Liebl.) // J. Appl. Bot. – 1999. – Vol.73, № 5–6. – P. 222–227.
Van der Heiden M.G.A., Bargett R.D., Van Straalen N.M. The unseen majority. Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems // Ecol. Lett. – 2008. – Vol.11, №3. – P. 296–310.

Представлено: О.І.Дзюба / Presented by: O.I.Dzyuba
Рецензент: А.С.Усіченко / Reviewer: A.S.Usichenko
Подано до редакції / Received: 01.04.2014