

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ

На правах рукописи

Горепекин Иван Владимирович

Аллелотоксичность почв и её влияние на прорастание семян зерновых культур

Специальность 1.5.15 Экология (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
Федотов Геннадий Николаевич

Москва – 2023

Оглавление

| | |
|---|----|
| Введение..... | 5 |
| Глава 1. Литературный обзор..... | 10 |
| 1.1. Аллелопатическое почвоутомление..... | 10 |
| 1.1.1. Почвоутомление и причины его возникновения..... | 10 |
| 1.1.2. Взаимосвязь почвоутомления с аллелопатией для различных семейств растений..... | 13 |
| 1.1.2.1. Зерновые культуры..... | 14 |
| 1.1.2.2. Бобовые культуры..... | 16 |
| 1.1.2.3. Пасленовые культуры..... | 18 |
| 1.1.2.4. Тыквенные культуры..... | 20 |
| 1.2. Аллелотоксины..... | 22 |
| 1.2.1. Состав, пути поступления и трансформация аллелотоксинов в почве..... | 22 |
| 1.2.2. Подходы к определению аллелотоксинов в почве..... | 24 |
| 1.2.2.1. Методы химического анализа..... | 26 |
| 1.2.2.2. Методы биотестирования..... | 27 |
| 1.3. Механизмы влияния аллелотоксинов на живые организмы..... | 29 |
| 1.4. Снижение негативного влияния аллелотоксинов на растения..... | 33 |
| 1.5. Предпосевная обработка семян..... | 36 |
| 1.5.1. Виды предпосевной обработки..... | 36 |
| 1.5.2. Технологические проблемы стимуляции семян..... | 39 |
| 1.5.2.1. Формулировка подхода к разработке агроприемов стимуляции роста растений..... | 39 |
| 1.5.2.2. Проблемы внедрения агроприемов стимуляции роста растений..... | 40 |
| 1.5.2.3. Вероятностный характер эффекта стимуляции семян в производственных условиях..... | 42 |
| Глава 2. Объекты и методы исследования..... | 46 |
| 2.1. Объекты исследования..... | 46 |

| | | |
|--------|--|----|
| 2.1.1. | Зерновые культуры..... | 46 |
| 2.1.2. | Тепличные культуры..... | 46 |
| 2.1.3. | Почвы и иные субстраты для проведения опытов..... | 46 |
| 2.1.4. | Препараты для обработки семян и внесения в субстраты..... | 48 |
| 2.2. | Методы исследования..... | 51 |
| 2.2.1 | Методика оценки аллелотоксичности почв..... | 51 |
| 2.2.2 | Методика определения аллелотоксичности тепличных субстратов... | 58 |
| 2.2.3. | Методика обработки семян мицелиальными актинобактериями..... | 59 |
| 2.2.4. | Методика оценки эффективности действия стимуляторов для предпосевной обработки семян..... | 59 |
| 2.2.5. | Определение химических свойств почв..... | 60 |
| 2.2.6. | Методика изучения поверхности семян при помощи растрового электронного микроскопа..... | 61 |
| 2.2.7. | Оценка микробиологической активности почв..... | 61 |
| 2.2.8. | Проверка эффективности разработанного препарата-стимулятора в мелкоделяночных опытах..... | 63 |
| 2.2.9. | Оценка фотосинтетической активности тепличных растений..... | 63 |
| | Глава 3. Результаты и их обсуждение..... | 65 |
| 3.1. | Влияние истории землепользования и химических свойств почв на их аллелотоксичность..... | 65 |
| 3.2. | Снижение аллелотоксичности почв за счёт внесения в них микроорганизмов..... | 71 |
| 3.3. | Снижение негативного влияния аллелотоксинов на прорастание семян путем их предпосевной обработки микроорганизмами | 75 |
| 3.4. | Получение представлений о закреплении аллелотоксинов в почвах..... | 79 |
| 3.5. | Снижение негативного влияния аллелотоксинов при использовании сорбционных смесей..... | 86 |
| 3.6. | Повышение эффективности ранее известных стимуляторов при | 93 |

| | | |
|-------|---|-----|
| | снижении негативного влияния почвенной аллелотоксичности | |
| | Природа повышения эффективности стимуляции прорастания | |
| 3.7. | семян сорбционно-стимулирующими препаратами при их совместном использовании с неионогенными ПАВ..... | 103 |
| 3.8. | Уточнение принципа действия сорбционно-стимулирующих препаратов на прорастание семян..... | 110 |
| 3.9. | Влияние технологических параметров на эффективность использования сорбционно-стимулирующего препарата..... | 114 |
| 3.10. | Проверка влияния разработанного сорбционно-стимулирующего препарата на полевую всхожесть семян..... | 117 |
| | Выводы..... | 118 |
| | Список литературы..... | 120 |
| | Приложения..... | 145 |

Введение

Почвоутомление представляет собой явление значительного снижения почвенного плодородия при выращивании сельскохозяйственных культур. В отечественной литературе этот термин закрепился во многом благодаря работам А.М. Гродзинского, который ведущую роль в данном процессе отводил накоплению в почвах аллелопатических соединений¹. Их источниками являются выделения растений, микроорганизмов, а также вещества, образующиеся при разложении растительных остатков (Гродзинский и др., 1979, 1991).

Позднее было показано (Reigosa et al., 2006), что любая стрессовая реакция растений способствует выделению аллелотоксинов – биологически активных веществ, ингибирующих развитие растений и микроорганизмов. Эти соединения могут закрепляться в почве благодаря её высокой сорбционной способности (Kobayashi, 2004; Scavo et al., 2019), в результате чего почва начинает оказывать длительное ингибирующее влияние на развитие обитающих в ней организмов. Это явление носит название аллелотоксичности почв.

Разнообразие биохимических механизмов негативного влияния аллелотоксинов и повсеместное распространение аллелопатических взаимоотношений в агроценозах приводят к значительным потерям урожайности сельскохозяйственных культур. По данным ФАО (Жученко, 2009; Защепкин, 2016), почвоутомлению подвержены около 1250 млн га сельскохозяйственных угодий, а потери мирового урожая при этом достигают 25% от ожидаемых величин.

Наиболее общим мероприятием по борьбе с почвоутомлением остаются севообороты (Лобков, 2017), которые эмпирически позволяют снижать аллелотоксичность, однако методы прямого контроля её величины, массово используемые в производстве, в настоящее время отсутствуют.

Из литературы известно (Коношина, 2015; Cheema et al., 2013; Cheng, 1992; Reigosa et al., 2006), что аллелотоксичность сильнее всего проявляется на этапе

¹ Аллелопатические соединения – биологически активные вещества, определяющие взаимодействия между организмами. В англоязычной литературе известны как «allelochemicals» (Kong et al., 2019; Reigosa et al., 2006; Scavo et al., 2019; Tomilov et al., 2006; Weir, Park, Vivanco, 2004)

прорастания семян. Для улучшения прорастания часто используют стимуляторы для обработки семян. Для улучшения прорастания часто используют препараты стимуляторы для предпосевной обработки семян. Однако их действие в полевых условиях также должно проявляться на фоне действия лимитирующего фактора – почвенных аллелотоксинов.

Целью работы является оценка влияния аллелотоксичности почв на прорастание семян и определение механизмов повышения эффективности действия стимуляторов для предпосевной обработки зерновых культур.

Задачи работы:

1. Изучение влияния аллелотоксичности зональных типов почв Русской равнины (дерново-подзолистой, серой лесной, чернозема, каштановой) на прорастание семян зерновых культур.
2. Оценка развития семян при снижении влияния аллелотоксинов на их прорастание.
3. Оценка эффективности стимуляторов прорастания семян в лабораторных и полевых условиях, когда ограничивается поступление аллелотоксинов в семена, но при этом сохраняется поток стимулирующих биологически активных веществ из почв.

Объектом исследования являются семена зерновых культур (яровой и озимой пшениц, ярового ячменя, озимой ржи, озимого тритикале) различных сортов, а **предметом исследования** – аллелотоксичность почв зонального ряда Русской равнины (дерново-подзолистой, серой лесной, чернозема, каштановой) с различной историей землепользования.

Научная новизна

1. Показано, что действие стимуляторов прорастания семян реализуется на фоне негативного влияния на растения почвенных аллелотоксинов. Это объясняет низкую эффективность препаратов при переходе от лабораторных к полевым условиям.
2. Установлен механизм биологической активности сорбционных препаратов для предпосевной обработки семян на почвах с выраженной

аллелотоксичностью. Он заключается в закреплении аллелотоксинов и переводе их в недоступное для растений состояние.

3. Предложен подход для повышения эффективности применения сорбентов для предпосевной обработки семян. Он заключается в добавлении к сорбентам автолизата пивных дрожжей (АПД). Сорбент, находящийся на поверхности обработанных семян, без использования АПД закрепляет почвенные аллелотоксины и стимулирующие биологически активные вещества из почв. При добавлении АПД сорбент закрепляет только аллелотоксины, а стимулирующие биологически активные вещества продолжают поступать из почв в семена.

Практическая значимость

1. Разработан метод биотестирования для оценки почвенной аллелотоксичности, защищенный патентом РФ № 2704100. Он может быть использован для контроля аллелотоксичности почв и подбора сортов зерновых, наиболее устойчивых к комплексу аллелотоксинов конкретной почвы.
2. Предложено 14 сорбционно-стимулирующих препаратов для предпосевной обработки семян зерновых культур, защищенных патентами Российской Федерации, механизм действия которых основан на ограничении поступления аллелотоксинов в растения.

Методология и методы исследования

Для изучения влияния аллелотоксичности почв на развитие семян использован метод биотестирования, основанный на измерении суммарной длины проростков семян. В работе также использовали традиционные методы проведения химического анализа почв, растровую электронную микроскопию (для оценки покрытия семян сорбционными составами). Для проверки потребления микроорганизмами почвенных аллелотоксинов использовали методы культивирования актиномицетов, выделенных из различных сред.

Положения, выносимые на защиту

1. Аллелотоксичность проявляется в почвах, отличающихся по типу и истории землепользования, и снижает скорость прорастания семян. При этом величина замедления развития семян почвами зависит от их сорта. Сорт, проявляющий наибольшую устойчивость к комплексу аллелотоксинов одной почвы, сохраняет это свойство при переходе к другой почве.
2. Эффективность стимуляции прорастания семян в полевых условиях зависит от наличия в почвах аллелотоксинов, которые замедляют развитие семян.
3. Эффективность существующих стимуляторов прорастания семян улучшается при их совместном использовании с бентонито-гуматовой смесью, сорбирующей аллелотоксины, и автолизатом пивных дрожжей, который занимает активные центры глино-гумусового комплекса, на которых могут закрепляться стимулирующие вещества, поступающие в семена из почв.

Личный вклад автора

Автором был спланирован и проведен комплекс экспериментов по оценке влияния почвенной аллелотоксичности на развитие растений. Мелкоделяночный опыт по проверке влияния разработанного состава на повышение полевой всхожести семян был проведен автором в Орловской области. Испытания разработанного препарата для снижения аллелотоксичности в теплицах были проведены автором на базе РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Автором были собраны и обработаны полученные экспериментальные результаты, а также подготовлены публикации.

Публикации

Основные положения и выводы диссертационного исследования изложены в 31 научной работе (из них - 18 патентов).

Структура работы

Диссертационная работа состоит из введения, 3 глав, выводов, списка литературы и приложений. Материалы работы изложены на 153 страницах, содержат 23 таблицы, 26 рисунков. Список литературы включает 198 источников, в том числе 87 на иностранном языке.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность полученных результатов была подтверждена публикациями в высокорейтинговых изданиях, индексируемых в системах Web of Science и Scopus. Результаты работы были также апробированы в ходе выступления на конференциях «Ломоносовские чтения» (2018, 2019, 2021, 2023 Москва, Россия), «Докучаевские чтения» (2019, Санкт-Петербург), «Фундаментальные концепции физики почв: развитие, современные приложения и перспективы» (2019, Москва, Россия), «Вильямсовские чтения» (2018, 2022, Москва, Россия), «Почвоведение: Горизонты будущего» (2022, Москва, Россия).

Благодарности

Автор работы глубоко признателен руководителю, д.б.н., ведущему научному сотруднику Г.Н. Федотову за помощь, рекомендации и поддержку на различных этапах работы. За ценные предложения и замечания, высказанные к работе, автор выражает благодарность члену-корреспонденту РАН Шобе С.А., д.б.н. Ковалевой Н.О., д.б.н. Е.Б. Пашкевич, д.б.н. Е.В. Шеину, д.б.н. А.В. Смагину, а также сотрудникам кафедры географии почв. Автор благодарен д.б.н. Л.В. Лысак и к.б.н. Т.А. Грачевой за предоставленную возможность и помощь в организации проведения микробиологического анализа почв. Автор выражает благодарность к.б.н. Т.М. Джанчарову и Г.Э. Тер-Петросянцу за предоставленную возможность и консультационную поддержку при проведении вегетационных опытов на базе РГАУ МСХА имени К.А. Тимирязева, а также Потапову Д.И. за помощь в организации полевых испытаний в Орловской области.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания №122011800459-3 «Почвенные биомаркеры: идентификация, устойчивость, активность, возможность использования для мониторинга».

Глава 1. Литературный обзор

1.1. Аллелопатическое почвоутомление

1.1.1. Почвоутомление и причины его возникновения

В отечественной литературе понятие почвоутомления сложилось в работах А.М. Гродзинского (1979, 1991), который характеризовал его как «потерю или сильное снижение плодородия почвы вследствие выращивания некоторых сельскохозяйственных растений или при бессменной культуре одних и тех же видов». В мировой литературе этот термин известен как «soil fatigue» (Volosciuc and Josu, 2014) или «soil sickness» (Cesarano et al., 2017).

Среди причин почвоутомления выделяют (Гродзинский и др., 1979; Volosciuc and Josu, 2014; Cesarano et al., 2017):

1. Вынос питательных веществ, нарушение баланса питательных веществ в почве.
2. Нарушение физико-химических почвенных свойств и её структуры.
3. Развитие фитопатогенных микроорганизмов.
4. Одностороннее развитие отдельных групп почвенных микроорганизмов в ущерб другим группам.
5. Размножение вредителей.
6. Увеличение доли сорных растений.
7. Изменение pH.
8. Накопление в почве фитотоксинов.

Вынос питательных веществ является хорошо известным процессом при выращивании культурных растений. При этом его величина определяется типом культуры, а также технологией её возделывания (Хачидзе и Мамедов, 2009; Шпаар и др., 2008). По данным литературы (Шпаар и др., 2008), зерновые культуры имеют сопоставимый вынос питательных веществ, однако потребность в питании заметно варьирует в зависимости от морфологических особенностей корневой системы, длительности вегетации и динамики роста. Например, корневая система ржи и овса обладает лучшей поглощающей способностью в сравнении с пшеницей и ячменем (Шпаар и др., 2008).

Структура почвы является одним из ключевых факторов при возделывании сельскохозяйственных растений, а её нарушение приводит к смещению существующего водно-воздушного баланса. Изменение структуры отмечено при длительном возделывании таких культур как сахарная свёкла (Югов и Сисо, 2008), соя (Никульчев и Банецкая, 2020), а также виноград (Лукьянов, 2015).

Развитие фитопатогенной микрофлоры, а также одностороннее развитие некоторых групп почвенных микроорганизмов являются параллельными процессами, поскольку именно биоразнообразие является залогом успешного подавления почвой патогенов культурных растений (Торопова и др., 2018; Фаизова и др., 2017; Altieri, 1999). Было показано (Торопова и др., 2018), что в сравнении с бобовым предшественником при повторном и бессменном возделывании яровой пшеницы существенно снижается численность сапротрофных и целлюлозолитических микроорганизмов, а также микроорганизмов-потребителей минерального и органического азота.

Размножение вредителей также представляет собой одно из проявлений почвоутомления. Так, возделывание в монокультуре хлебных злаков по сравнению с севооборотом повышает количество вредителей в почве на 40-45%, а фитофагов растительного яруса – на 22-31% (Силаев и др., 2014). Причем если для большинства из них проблема вредоносности решается использованием пестицидов, то развитие корневых гнилей зерновых преодолевается только использованием севооборотов (Лошаков, 2017).

Между тем, выращивание близких по биологическим особенностям культур не всегда имеет отрицательные последствия. Поражение семян озимой пшеницы трипсом (*Haplothrips tritici* Kurd) заметно снижалось при размещении вблизи (0-100 м) участка посева яровой пшеницы, выступавшей в качестве «ловчей» культуры: вредитель, первоначально заселявший озимую пшеницу, в дальнейшем перелетал на яровые злаки, которые находились на более ранних этапах развития и представляли собой лучшую кормовую базу для имагинальной фазы трипса (Исмаилов и др., 2016).

Другим сопровождающим почвоутомление фактором является увеличение доли сорных растений, которые конкурируют с культурными видами за влагу, свет, тепло, а также питательные элементы (Защепкин, 2016). Так, при возделывании подсолнечника в монокультуре засорение посевов может достигать в среднем 33%, в то время как при ротации – всего 3,5% (Лукомец и др., 2011). Следует отметить, что нарастание численности сорных растений имеет свой предел и по достижении критической величины их количество снижается (Дудкин, 2010).

Распространенным явлением при почвоутомлении выступает также изменение рН. Проведенные исследования по сравнению почвенных свойств под бессменными посевами кукурузы и сои показали, что более высокие значения рН были характерны для участков под соей (Strom et al., 2020). Снижение рН при длительном возделывании культуры было также отмечено и для люцерны (Sampietro et al., 2006).

Накопление в почвах фитотоксических веществ является одним из ключевых и при этом слабо изученных механизмов почвоутомления. Дело в том, что фитотоксины действуют на растения постепенно и на начальных этапах это сложно заметить (Гродзинский и др., 1979): культуры снижают свою устойчивость к факторам окружающей среды (засуха, перепады температур, патогены, вредители), которые, поражая растения, оставляют хорошо диагностируемые признаки, которые и принимают в качестве первопричины почвоутомления. Однако они являются лишь ответом экосистемы на накопление токсинов и борьба с этими симптомами без устранения основной причины – накопленных фитотоксинов – часто не приносит результата (Гродзинский и др., 1979).

В качестве иллюстрации данного положения можно обратиться к ранее приведенным примерам. Возделывание в монокультуре ячменя, который проявляет выраженную автотоксичность² (Ben-Hammouda et al., 2002; Oueslati et al., 2005), уже на 3-4-й год приводит к массовому поражению растений корневыми гнилями (Лошаков, 2017). Ситуация заметно улучшается при использовании

² Автотоксичность – способность вида подавлять развитие представителей своего вида за счёт выделения в среду биологически активных веществ.

севооборотов. Причем в сравнении с зерновым севооборотом наиболее благоприятный фитосанитарный режим почв достигается при введении в севооборот картофеля, клевера и викоовсяной смеси, которые способствуют снижению в ризосфере ячменя числа патогенов в 2,1-5,7 раз в начале вегетации и в 1,6-2,6 раза в конце вегетации (Апаева и др., 2011).

К числу аутоотоксичных культур также относится и пшеница, сорта которой отличаются по своим донорно-акцепторным свойствам к фитотоксинам (Fragasso et al., 2013; Wu et al., 2007).

Таким образом, между накоплением в почвах фитотоксических веществ (аллелотоксинов) и другими факторами почвоутомления прослеживается тесная связь, в то время как одним из ключевых источников поступления этих соединений в почву являются аллелопатические взаимодействия в экосистеме.

1.1.2. Взаимосвязь почвоутомления с аллелопатией для различных семейств растений

Перед рассмотрением взаимосвязи аллелопатии с почвоутомлением следует дать определение данному явления. Термин «аллелопатия» был введен в научное обращение в 1937 году австрийским ученым Гансом Молишем, который определил его как способность одного растения подавлять развитие другого за счёт выделения в среду определенных веществ (Reigosa et al., 2006). В дальнейшем это определение было расширено Элроем Райсом, который включил в аллелопатию не только явления подавления, но и стимуляции. Кроме того, наряду с растениями участниками аллелопатических взаимодействий также стали рассматриваться и микроорганизмы (Reigosa et al., 2006). Последнее определение аллелопатии было утверждено в ходе собрания Международного аллелопатического сообщества в 1996 году, по итогам которого было принято, что аллелопатия включает любые взаимодействия с участием вторичных метаболитов растений, водорослей, бактерий и грибов, которые влияют на рост и развитие сельскохозяйственных и биологических систем (Reigosa et al., 2006).

В настоящее время вещества, определяющие аллелопатические взаимодействия, известны в литературе как «allelochemicals» (Kong et al., 2019;

Reigosa et al., 2006; Scavo et al., 2019; Tomilov et al., 2006; Weir et al., 2004). В случаях, когда их влияние приводит к подавлению развития живых организмов, говорят об эффекте аллелотоксичности, а сами вещества называют аллелотоксинами (Tomilov et al., 2006; Weir et al., 2004).

1.1.2.1. Зерновые культуры

Для демонстрации связи между аллелопатией и почвоутомлением используем основные факторы, способствующие формированию почвоутомления, которым был посвящен предыдущий раздел, и сопоставим их с аллелопатическими эффектами, характерными для зерновых культур.

Растения ячменя и пшеницы способны менять почвенный pH в ризосфере для повышения доступности питательных веществ, в частности, меди и цинка (Панин, Бирюкова, 2005). При этом интенсивность выделения и соотношение компонентов в корневых экссудатах пшеницы, куда входят не менее 11 органических кислот (Кравченко, 2000; Wu et al., 2001), а также сахара (Кравченко, 2000), варьирует в зависимости от стадии вегетации и наличия стрессовых условий (Scavo et al., 2019). Сезонная изменчивость аллелопатического воздействия и связанные с ним эффекты автотоксичности также показаны и для экссудатов ячменя (Ben-Hammouda et al., 2002; Oueslati et al., 2005).

Кроме того, корневые выделения ячменя также способны снижать устойчивость почвенных агрегатов с последующим увеличением дисперсности почвенных частиц, что может приводить к дополнительному высвобождению закрепленных питательных веществ (Naveed et al., 2017). Примечательно, что этот эффект носит кратковременный характер и после биологического разложения экссудатов наблюдается тенденция к восстановлению исходной устойчивости почв (Naveed et al., 2017).

Состав выделяемых растением веществ также в значительной мере определяет развитие фитопатогенов. Проведенное исследование по влиянию состава и интенсивности корневых экссудатов различных сортов пшеницы, а также ячменя сорта Белогорский показало наличие положительной корреляции

между интенсивностью выделений сахаров (в частности, глюкозы) и развитием симптомов фузариозной корневой гнили (Шапошников и др., 2018).

В качестве ответной реакции на поражение фузариозом в корнях ячменя выделяется ряд аллелотоксинов: т-коричная, п-кумаровая, феруловая, сиригинговая и ванилиновая кислоты, которые ингибируют прорастание конидий патогена (Lanoue et al., 2010) и создают условия для развития бактерий-антагонистов, таких как *Pseudomonas fluorescens* (Шапошников и др., 2020).

Следует отметить, что состав корневых выделений ячменя не ограничивается указанными соединениями. Его экссудаты также включают фенольные кислоты и флавоноиды, позволяющие ему не только бороться с болезнями, но и подавлять развитие инвазивных и сорных растений, таких как *Bromus diandrus* Roth. (Bouhaouel et al., 2019).

Для пшеницы ингибирующее влияние корневых выделений было отмечено для таких сорных растений как райграс (*Lolium rigidum* Gaud.) (Wu et al., 2001), дикий овес (Fragasso et al., 2013), а также щетинник зелёный (*Setaria viridis* (L.) P. Beauv) и амарант запрокинутый (*Amaranthus retroflexus* L.) (Jabran, 2017).

Аллелотоксины играют важную роль при защите растения от вредителей. Одним из классов таких соединений являются бензоксаиноиды – вещества, встречаемые в выделениях злаковых культур (Adedeji and Babalola, 2020; Neal et al., 2012). Их значение в защите растений кукурузы от насекомых-травоядных показано для кукурузной огнёвки (*Ostrinia nubilalis*) и восточного кукурузного мотылька (*Ostrinia furnacalis*) (Adedeji and Babalola, 2020). Кроме того, данные соединения параллельно выполняют функцию привлечения симбиотических ризобактерий, таких как *Pseudomonas putida* (Neal et al., 2012).

Отметим, что действие аллелотоксинов не всегда имеет прямой эффект. Так, растения кукурузы, пораженные западным кукурузным жуком (*Diabrotica virgifera virgifera*), выделяют из корней сесквитерпен (E)- β -кариофиллен, который привлекает энтомопатогенную нематоду *Heterorhabditis megidis*, способную эффективно паразитировать на данном вредителе (Guerrieri et al., 2019).

Одностороннее развитие почвенной микрофлоры было показано при бессменном возделывании пшеницы и кукурузы (Wen et al., 2016). В ризосфере пшеницы при монокультуре отмечена самая высокая доля бактерий *Acidobacteria* и *Bacteroidetes*, в то время как в ризосфере бессменно выращиваемой кукурузы доминировали γ -*Proteobacteria* и *Pseudomonadales*, а *Acidobacteria* имели наименьший вклад в структуре бактериального сообщества (Wen et al., 2016). Следует отметить, что длительное возделывание в монокультуре кукурузы также приводит к изменению в сообществах почвенных грибов, связанное с увеличением доли специфичных для растения-хозяина патогенов, а также арбускулярно-микоризных грибов (Strom et al., 2020).

На основе представленных данных можно сделать вывод, что для зерновых культур прослеживается корреляция между выделением аллелотоксинов и факторами, способствующими формированию почвоутомления.

1.1.2.2. Бобовые культуры

Следующим семейством культур, которые проявляют аллелопатические эффекты, преобразующие почвенную среду, являются бобовые.

Изменение рН для повышения доступности питательных элементов уже упоминалось в данном обзоре для растений люпина, который при дефиците фосфора развивает протеоидные корешки, выделяющие лимонную кислоту (Dinkelaker et al., 1989). Другой пример выделения биологически активных веществ в условиях дефицита железа описан для люцерны, которая выделяет разновидность диэтилового эфира, эффективно растворяющего фосфаты железа и параллельно выполняющего функции аллелотоксина, ингибируя рост грибкового патогена *Fusarium oxysporum* (Masaoka et al., 1993). Увеличение значений рН и повышение содержания подвижного фосфора отмечено и для монокультуры сои (Strom et al., 2020).

Влияние корневых выделений на структуру почв было также показано на примере сои (Song et al., 2009). Внесение её экссудатов в почву значительно повышало долю агрегатов диаметром более 1 мм, параллельно снижая долю агрегатов менее 0,1 мм (Song et al., 2009).

Наряду с этим монокультура сои способствует развитию фитопатогенных микроорганизмов и повышению восприимчивости растений к болезням. Так, проявления заболеваний, вызываемых видами грибов *Fusarium crassistipitatum* и *Macrophomina phaseolina*, чаще отмечали на бессменных посевах сои в сравнении с соево-кукурузным севооборотом (Pérez-Brandán et al., 2014). Кроме того, на участках с севооборотом отмечали наличие микроорганизмов антагонистов данным видам грибов (Pérez-Brandán et al., 2014).

Следует отметить, что в качестве защитной реакции на поражение *Macrophomina phaseolina* растения сои вырабатывают дайдзеин – изофлавоноид, который является предшественником глицеоллинов и фитоалексинов, которые обладают антибактериальным эффектом, а также участвуют в формировании защиты от травоядных (Sugiyama, 2019) и вредителей, таких как ночной мотылек *Spodoptera litura* (Fabricius) (Punia and Chauhan, 2022).

Наряду с этим, в составе корневых выделений сои к настоящему моменту идентифицировано не менее 79 веществ, функции которых ещё предстоит установить (Sugiyama, 2019).

Возделывание сои в монокультуре сопряжено не только с развитием патогенов, но и сорных растений. Было показано (Gawęda et al., 2020), что в сравнении с севооборотом их количество при бессменных посевах возросло на 69,4%, а сухая масса – на 28,6%. При этом наличие севооборота влияло не только на количественный, но и на качественный состав сорных растений (Gawęda et al., 2020): однодольные виды доминировали в севообороте, а двудольные – в монокультуре.

Одностороннее развитие некоторых групп почвенной микрофлоры в ущерб другим группам было описано для арахиса (Li et al., 2014). Экссудаты его корня избирательно действуют на бактериальные и грибные таксоны, уменьшая относительное обилие симбиотических ризобактерий и микоризных грибов за счёт увеличения доли патогенов (Li et al., 2014).

Таким образом, для бобовых культур также прослеживается корреляция между выделением аллелотоксинов и факторами, способствующими формированию почвоутомления.

1.1.2.3. Пасленовые культуры

Томаты входят в число наиболее широко распространенных культивируемых овощных культур. При этом они проявляют эффекты автотоксичности, интенсивность которых определяется стадией их развития, достигая максимума в репродуктивный период (Huang et al., 2013).

Наряду с этим, стрессовые факторы в процессе развития, такие как недостаток питательных элементов могут изменять состав корневых выделений томата. Проведенное исследование по влиянию индивидуального и совместного дефицита железа и серы (Astolfi et al., 2020), выявило специфичный характер изменений в составе корневых выделений томата. В частности, при дефиците железа было отмечено увеличение концентрации кофейной кислоты и снижении доли насыщенных жирных кислот. С другой стороны, основным изменением у растений при нехватке серы, было повышенное накопление аминокислот гомосерина и глутаминовой кислоты. Вариант с совместным дефицитом рассматриваемых элементов характеризовался более интенсивным выделением кумаринов (Astolfi et al., 2020).

Наряду с этим в сравнении с севооборотом бессменное возделывание томатов характеризуется более интенсивным развитием фитопатогенов, таких как *Fusarium oxysporum* (De Corato et al., 2020). В случае поражения растения патогенами, состав их корневых выделений может существенным образом меняться. Проведенные опыты по добавлению в почву корневых выделений здоровых томатов и томатов, зараженных патогенной бактерией *Ralstonia solanacearum*, показали снижение микробиологического разнообразия в почвенном образце с экссудатами инфицированного томата (Gu et al., 2016). Кроме того, в составе этих выделений было повышено содержание кофейной кислоты, которая в опытах *in vitro* подавляла развитие данной бактерии (Gu et al., 2016).

Другой фактор, сопровождающий возделывание томатов в монокультуре, заключается в нарушении структуры сообщества почвенных микроорганизмов. Путём анализа фосфолипидных жирных кислот (ФЖК) микроорганизмов из образцов почв, отобранных после сбора урожая в корневых зонах растений, было показано (Kang et al., 2018), что при бессменном возделывании томатов общее содержание ФЖК снижалось. При этом в их структуре возрастала роль ФЖК, выделяемых грибами, и уменьшалась доля бактериальных ФЖК (Kang et al., 2018).

Сходные результаты были получены для монокультуры другого представителя пасленовых – картофеля (Li et al., 2019). При его бессменном возделывании наблюдали увеличение доли потенциально патогенных микроорганизмов при общем снижении численности бактерий. Наряду с этим авторами также было отмечено снижение рН и содержания органического вещества (Li et al., 2019).

Для оценки влияния аллелопатических веществ на состав почвенных микроорганизмов в монокультуре картофеля был проведен химический анализ образцов почв, отобранных с участков под севооборотом и бессменной культурой (Xianwen and Huachun, 2020). Длительное возделывание картофеля приводило к более интенсивному накоплению аллелопатических соединений (в частности, жирных спиртов) в сравнении с севооборотом. При помощи корреляционного анализа было обнаружено, что содержание родов *Pedomicrobium* и *Pirellula* демонстрировало значимую положительную корреляцию с жирными спиртами, а содержание родов *Flavobacterium*, *Lysobacteria* и *Microbacteria* – отрицательную с жирными кислотами (Xianwen and Huachun, 2020).

Возделывание в монокультуре картофеля также отражается и на развитии вредителей. Проведенное исследование по влиянию смешанных посевов на популяции колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) показало (Tajmiri et al., 2017), что в монокультуре была выше плотность яйцеклеток, яиц и личинок вредителя, а количество хищников (божьих коровок и зеленые златоглазки) – ниже, чем в смешанных посевах. При этом процент потери массы сухих клубней в

монокультуре составил 40,9%-42,6%, в то время как для смеси не превышал 16.3%–18.7% для худшего из вариантов (Tajmiri et al., 2017).

1.1.2.4. Тыквенные культуры

Среди семейства тыквенных известным автотоксическим действием обладают растения огурца (Huang et al., 2013). Причем степень этого негативного влияния, также как и для растений томата, достигает максимума в репродуктивный период (Huang et al., 2013).

Почвоутомление при бессменном возделывании огурца имеет характерные признаки, описанные нами выше для других культурных растений.

Одним из таких признаков является снижение активности почвенных ферментов, а также сдвиг pH (Zhou and Fu, 2015), который в тепличных опытах последовательно снижался с первой по седьмую посадки огурцов, а на девятую вновь повышался (Zhou and Fu, 2015). Результаты по снижению pH в монокультуре были получены также для тыквы и дыни (Zhao et al., 2022).

Изменение pH в монокультуре огурца имеет значительное влияние на активность его аллелотоксинов, в частности, коричной кислоты (Yu and Matsui, 1997), которая при снижении pH усиливает ингибирование поглощения ионов NO_3^- , SO_4^{2-} , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , а также Fe^{2+} (Yu and Matsui, 1997).

Другим негативным фактором, сопровождающим почвоутомление при возделывании огурца, является изменение структуры сообщества почвенных микроорганизмов. В частности, по сравнению с севооборотом монокультура огурца демонстрирует меньшее бактериальное и большее грибное разнообразие видов. Содержание потенциальных патогенов и микроорганизмов-антагонистов в бессменной культуре было выше, а стимулирующих рост растений микроорганизмов – ниже (Zhou et al., 2017).

Проведенные опыты по экзогенному добавлению п-кумаровой кислоты, являющейся аллелотоксином огурца, в почву с его молодыми растениями показали, что уже при концентрации 0,1-1,0 ммоль/г почвы она изменила структуру и состав сообществ бактерий и грибов ризосферы. При этом также

наблюдали увеличение плотности популяции в почве *Fusarium oxysporum* (Zhou and Wu, 2012).

Бессменное возделывание также влияет на распространение и поражаемость культур тыквенных вредителями. При изучении влияния разнообразия растений на огуречного жука (*Acalymma vittata*) было обнаружено, что плотность его популяции была значительно выше в монокультурах, чем в поликультурах, содержащих огурец и два вида, не являющиеся хозяевами для огуречного жука. (Altieri and Nicholls, 2019). Повышение риска заражения паразитической нематодой *Paratylenchus* в монокультуре было также показано и для растений дыни (Zhao et al., 2022).

Исходя из представленных данных для злаковых, бобовых, пасленовых и тыквенных культур следует, что проявление аллелопатических эффектов широко распространено при бессменном возделывании сельскохозяйственных растений, а накопление в почвах аллелотоксинов запускает целый ряд негативных процессов, формирующих явление почвоутомления.

1.2. Аллелотоксины³

1.2.1. Состав, пути поступления и трансформация аллелотоксинов в почве

Аллелопатические отношения охватывают колоссальное разнообразие живых организмов, которые взаимодействуют посредством широкого спектра биологически активных веществ. Одна из распространенных классификаций, введенная Элроем Райсом, выделяет 14 классов соединений: (Cheng and Cheng, 2015):

1. простые водорастворимые органические кислоты, спирты с неразветвленной цепью, алифатические альдегиды и кетоны
2. простые ненасыщенные лактоны
3. жирные кислоты с длинной цепью
4. нафтохиноны, антрахиноны и сложные хиноны
5. терпеноиды и стероиды
6. простые фенолы, бензойная кислота и их производные
7. коричная кислота и ее производные
8. кумарины
9. флавоноиды
10. танины
11. аминокислоты и полипептиды
12. алколоиды и циангидрины
13. сульфиды и гликозиды горчичного масла
14. пурины и нуклеозиды

К настоящему моменту вещества, участвующие в аллелопатии, известны как «allelochemicals» (Kong et al., 2019; Reigosa et al., 2006; Scavo et al., 2019; Tomilov et al., 2006; Weir et al., 2004). При проявлении ими негативных эффектов, направленных на подавление живых организмов, говорят об аллелотоксичности, а сами соединения называют аллелотоксинами (Tomilov et al., 2006; Weir et al., 2004).

³ Данный раздел написан по материалам, опубликованным в работе:

Горепекин И. В., Федотов Г.Н., Шоба С.А. Аллелотоксичность почв (обзор) // Почвоведение. - 2022. - № 12. - С. 1530–1539. DOI 10.1134/S1064229322700090 IF РИНЦ: 2,417(1,38 /0,69)

По данным литературы (Fomsgaard et al., 2004), известно не менее 10 000 аллелопатических веществ и наличие ещё примерно 400 000 предполагается. Следует отметить, что данный прогноз является крайне приблизительным, так как только биологически активных фенольных соединений известно свыше 8000 (Волынец, 2015), а структурных вариантов флавоноидов – больше 10000 (Weston and Mathesius, 2013).

В окружающую среду аллелопатические вещества поступают посредством выщелачивания, испарения, выделения корнями и микроорганизмами, а также при разложении остатков растений в почвах (Соколова, 2020; Cheng and Cheng, 2015; Singh et al., 2021). В дальнейшем эти вещества подвергаются процессам переноса, закрепления и трансформации (Kong et al., 2019). Наиболее значительные изменения аллелопатических веществ происходят в почве, где возможны химические превращения веществ (полимеризация, гидролиз, окисление, и др.) (Galán-Pérez et al., 2021; Kong et al., 2019; Tharayil et al., 2008), сорбция на органическом комплексе и минеральных частицах (Соколова, 2020; Scavo et al., 2019; Vinken et al., 2005), обменная сорбция (Tharayil et al., 2006), а также потребление почвенной флорой и фауной (Jilani et al., 2008; Latif et al., 2017).

В качестве примера указанных превращений можно привести трансформацию юглона – природного нафтохинона, источником которого служит орех черный (*Juglans nigra*) (Kong et al., 2019). В растении юглон встречается в форме нетоксичного нафтол-О-гликозида и присутствует в листьях, коре и корнях. В окружающей среде это соединение трансформируется в агликон путем гидролиза и взаимодействия с почвенными микроорганизмами, после чего окисляется до фитотоксичного юглона (Kong et al., 2019).

Отметим, что данные о распределении аллелотоксинов по почвенному профилю не очень многочисленны, однако они свидетельствуют о снижении концентрации данных веществ при переходе от подстилок к минеральным горизонтам (Соколова, 2015, 2020). Так, общая концентрация фенольных соединений в растворах под разными типами леса в ненарушенных ландшафтах

южной тайги снижалась по профилю от 10-20 мг/л до единиц мг/л в нижележащих горизонтах (Соколова, 2020).

При этом выявить зависимости состава аллелотоксинов от типа растительности достаточно сложно, так как наряду с растениями вклад в выделение и преобразование аллелопатических веществ вносят ассоциированные с растениями микроорганизмы (Соколова, 2020). Более того, в почвенных растворах в пределах одной растительной ассоциации варьирование содержания аллелотоксинов во времени и пространстве может достигать нескольких порядков величин (Соколова, 2020), вследствие чего к нему в полной мере применимы концепция «hot moments» и «hot spots», в соответствии с которой напряженность биохимических процессов в отдельных участках почвы в конкретные моменты времени может приводить к резкому увеличению концентрации различных веществ (Соколова, 2020). Это обуславливает необходимость более детального рассмотрения подходов к изучению аллелотоксинов в почвах.

1.2.2. Подходы к определению аллелотоксинов в почве

Влияние аллелотоксинов на растения может быть реализовано двумя путями: поглощением (Kobayashi, 2004) (корнями или иным способом) или регуляцией жизнедеятельности ассоциированных с растением микроорганизмов (Li et al., 2014). С рассматриваемых позиций, возникает два основных вопроса, которые необходимо решить для принципиальной возможности проведения опытов по оценке аллелотоксичности почв:

1. Каким образом выделять из почв только те аллелотоксины, которые влияют на растения?
2. Какие методы позволят оценить действие аллелотоксичности почв на растения?

С методической точки зрения трудность извлечения аллелотоксинов заключается в подборе метода экстракции, который бы хорошо соответствовал растворяющей и поглотительной способности корней и симбиотических микроорганизмов по отношению к органическим веществам, закрепленным в почвах.

Ситуация осложняется тем, что аллелотоксины различны по своей химической природе (Cheng and Cheng, 2015) и в почвах закреплены связями с неодинаковой энергией (многовалентными катионами, водородными мостиками гидроксильных и карбоксильных групп и др.) (Гродзинский и др., 1979; Соколова, 2020; Blum et al., 1991; Cheng, 1992; Reigosa et al., 2006; Vinken and Schäffer, 2005). В случае сорбции низкомолекулярных органических кислот с наибольшей энергией связи закрепляются анионы трехосновных кислот, а с наименьшей – одноосновных, двухосновные кислоты занимают промежуточное положение (Соколова, 2020). В связи с этим возможность извлечения одним определенным растворителем маловероятна.

Достаточно часто исследуют влияние водных вытяжек из почв (Пат. 2181238, 2002; Mushtaq and Siddiqui, 2018) на развитие семян тест-культур на инертных субстратах (Гродзинский и др., 1979; Cheema et al., 2013; Reigosa et al., 2006;). На качественном уровне такой подход позволяет делать вывод о наличии в почвах аллелотоксинов, однако даже в случаях, когда воду приходится извлекать из почвы прессом или центрифугированием, в раствор выходит небольшое количество органических соединений (Гродзинский и др., 1979). В результате данные, полученные на инертных субстратах с использованием вытяжек из почв, могут не соответствовать влиянию аллелотоксинов на семена, прорастающие на почве, содержащей эти аллелотоксины. Одно из объяснений данного явления состоит в том, что растения (семена и корни) выделяют в почву широкий спектр веществ (аминокислоты, сахара, витамины и др.) (Кравченко, 2000; Scavo et al., 2019; Wu et al., 2001), которые могут вступать в обменную сорбцию с веществами, закрепленными в почве.

Следует отметить, что выделенные из почвы аллелотоксины могут реагировать с растворителем, между собой, кислородом и др. Поэтому способы экстракции аллелотоксинов могут приводить к расхождениям и несопоставимости результатов разных методов. Дополнительную трудность составляет то, что в методике следует учитывать возможность работы с различными типами почв (Гродзинский и др., 1979).

В конечном итоге разделить аллелотоксины по характеру их действия на растения практически невозможно, равно как и подобрать растворитель или раствор, способный количественно извлекать только те молекулы аллелотоксинов, которые доступны для растений.

Однако даже если допустить, что такое выделение возможно, остается вопрос, как оценивать аллелотоксичность. Для этого можно предложить два подхода: химический анализ и биотестирование.

1.2.2.1. Методы химического анализа

Результатом определения аллелотоксичности почв методами химического анализа являются данные о качественном и количественном составе веществ, содержащихся в почве. Несмотря на кажущуюся содержательность, получаемую информацию достаточно сложно интерпретировать.

Во-первых, как уже было отмечено ранее, к настоящему моменту известны тысячи биологически активных веществ (БАВ) (Fomsgaard et al., 2004; Weston and Mathesius, 2013; Волинец, 2015). При этом данные об их составе получены в ходе изучения вытяжек из растений или выделений микроорганизмов (Гродзинский и др., 1979; Cheema et al., 2013; Cipollini et al., 2012; Reigosa et al., 2006; Weir et al., 2004). Для многих из этих видов почвы являются местообитанием и одновременно с этим резервуаром для выделяемых ими БАВ. Количественный анализ всех возможных БАВ, счёт которых идёт по меньшей мере на сотни веществ, маловероятен в силу ограничений приборно-инструментальной базы. Более того, действующая концентрация вещества может быть ниже, чем порог чувствительности для его обнаружения. В результате при наличии ингибирования выявить ответственные за него соединения не представляется возможным.

Во-вторых, аллелотоксины часто действуют как смесь различных веществ, усиливающих или ослабляющих суммарный эффект друг друга (Einhellig, 1996; Latif et al., 2017; Tharayil et al., 2008). В некоторых случаях концентрация каждого из составляющих смеси находится ниже порога ингибирования, но их совместное угнетение может быть очень сильным (Tharayil et al., 2008; Reigosa et al., 2006).

В-третьих, нетоксичные компоненты (такие как сахара или нитрат ионы) могут существенно усиливать действие аллелотоксинов (Reigosa et al., 2006).

В-четвертых, в зависимости от концентрации одни и те же БАВ могут проявлять как ингибирующие (аллелотоксические), так и стимулирующие эффекты (Weston and Mathesius, 2013).

Таким образом, даже при известном содержании в почвах аллелотоксинов, стимулирующих БАВ и нейтральных веществ установить корреляцию с почвенной аллелотоксичностью не представляется возможным ввиду их непрогнозируемого синергетического взаимодействия.

При изучении почвенной аллелотоксичности представляется важным ответить на следующие вопросы:

1. Как связаны между собой аллелотоксичность почв и урожайность возделываемых на них культур?
2. Может ли выделение растениями аллелотоксинов выступать критерием эффективности применяемых агроприемов?
3. При помощи каких мероприятий можно снижать аллелотоксичность почв?

Однозначные ответы на эти вопросы сложно получить при помощи методов химического анализа в силу описанных выше причин, поэтому на первый план при изучении почвенной аллелотоксичности выходят методы биотестирования.

1.2.2.2. Методы биотестирования

В сравнении с методами химического анализа биотестирование позволяет судить об аллелотоксичности смеси – ключевом вопросе при оценке качества почв, не исследуя при этом состава аллелотоксинов.

Однако подходы, основанные на использовании вытяжек из почв для обработки семян (Пат. 2181238, 2002; Mushtaq and Siddiqui, 2018) имеют существенный изъян – только свободные аллелотоксины переходят в вытяжку. В естественных условиях корни и семена выделяют молекулы веществ (Кравченко, 2000; Scavo et al., 2019; Wu et al., 2001), который посредством обменных реакций вытесняют молекулы аллелотоксинов, закрепленные в почвах. Поэтому

проращивание семян/растений в почве является необходимым условием при оценке аллелотоксичности, так как в этом случае аллелотоксины естественным образом поступают из почв в растения.

Следует отметить, что биотестирование имеет свои ограничения. Одно из них заключается в том, что растения обладают различной восприимчивостью к аллелотоксинам (Гродзинский и др., 1979; Млечко и Мотренко, 2015; Kobayashi, 2004; Mushtaq and Siddiqui, 2018; Vyvyan, 2002). В результате, определив уровень аллелотоксичности на тестовых объектах, однозначно предсказать поведение всех культур на этих почвах затруднительно.

Не только видовая или сортовая принадлежность определяют угнетение растений аллелотоксинами, но также и стадия их развития. Особенно выражено аллелотоксичность проявляется при прорастании семян (Коношина, 2015; Cheema and 2013; Cheng, 1992; Reigosa et al., 2006), поэтому аллелотоксичность часто изучают, ориентируясь на прорастание семян (Vyvyan, 2002). Наиболее значимым среди фитометрических показателей прорастания семян является величина замедления развития проростков. Уже при 8-10% ингибировании могут появиться признаки почвоутомления на уровне продуктивности и состояния агроценозов (Лобков, 2017).

Дополнительную сложность при проведении биотестирования представляет наличие у семян разнокачественности (Сечняк и др., 1983), для учёта которой при определении длины проростков необходимо использовать сотни и тысячи семян.

По нашему мнению, именно отсутствие высокопроизводительной методики, позволяющей получать количественные результаты путем измерения суммарной длины проростков больших массивов семян, длительное время ограничивало изучение аллелотоксичности почв.

1.3. Механизмы влияния аллелотоксинов на живые организмы

Находясь в почве, аллелотоксины могут различным способом влиять на жизнедеятельность растений. Среди известных к настоящему моменту прямых механизмов воздействия можно выделить (Cheng and Cheng, 2015; Weir et al., 2004):

- снижение интенсивности фотосинтеза, процессов деления и удлинения клеток.
- нарушения поглощения воды и элементов питания, а также процессов дыхания и синтеза аденозинтрифосфата, баланса фитогормонов и антиоксидантной системы.
- изменения в проницаемости клеточных мембран, активности ферментов, синтезе нуклеиновых кислот.

Наряду с механизмами прямого воздействия, существуют также и косвенные пути влияния аллелотоксинов на растения. К ним можно отнести воздействие на свободноживущие и ризосферные микроорганизмы (Cipollini et al., 2012; Muzell Trezzi et al., 2016; Scavo et al., 2019), а также изменение условий окружающей среды (Dinkelaker et al., 1989; Naveed et al., 2017).

Изменение условий внешней среды в процессе выделения аллелотоксинов имеет важное экологическое значение, так как данный механизм позволяет обеспечивать конкурентное преимущество в потреблении ограниченных ресурсов. Одним из наиболее ранних описанных примеров является развитие протеоидных корешков у люпина в условиях недостатка фосфора (Dinkelaker et al., 1989). Эти корешки выделяют лимонную кислоту, которая за счёт понижения рН среды вокруг корней увеличивает активность фосфатов, а также железа и марганца.

Отметим, что цитраты могут не только увеличивать, но и снижать доступность фосфатов. Так, сорбция цитратов на минералах группы иллитов, а также смектитов может приводить к созданию небольшого отрицательного заряда на поверхности минералов, в результате чего усиливается поглощение ионов

кальция, который, в свою очередь способствует закреплению фосфатов за счёт электростатического взаимодействия (Соколова, 2020).

Другим примером являются соединения группы флавоноидов, которые могут улучшать доступность для растений таких элементов как азот, фосфор и железо (Соколова, 2015).

При этом действие аллелотоксинов нередко бывает полифункциональным, т.е. наряду с повышением доступности элементов питания могут ухудшаться условия для развития видов, которые занимают с растением-донором аллелотоксинов сходную трофическую нишу (Ларикина и Волобуева, 2021; Latif et al., 2017; Reigosa et al., 2006), а также связанных с ними видов микроорганизмов (Cipollini et al., 2012).

Другая функция аллелотоксинов заключается в их способности выступать химическими сигналами, которые запускают защитные реакции растения, к числу которых относятся (Соколов, 2016; Eder and Cosio, 1994):

- укрепление механических барьеров на пути проникновения вредителей (например, путем лигнификации);
- синтез химических барьеров, подавляющих развитие вредителей и/или нейтрализующих действие выделяемых ими токсинов;
- активация генов устойчивости и обеспечение некроза тканей в пораженной вредителем области.

Сигнальная роль аллелотоксинов проявляется не только в запуске защитных откликов растения, но и в целях идентификации соседствующих видов. Таким образом растение может контролировать плотность собственной популяции (Chou, 1999; Reigosa et al., 2006), а также взаимодействовать с инвазивными (Chen et al., 2017; Tomilov et al., 2006) и сорными растениями (Cheng and Cheng, 2015; Chou, 1999; Kong et al., 2019; Weston and Mathesius, 2013).

Наряду с биотическими факторами на производство аллелотоксинов растениями также влияют факторы внешней среды. Так, дефицит воды индуцирует повышенный синтез абсцизовой кислоты (De Vries et al., 2020),

которая играет центральную роль в обеспечении засухоустойчивости сельскохозяйственных культур (De Vries et al., 2020), в том числе за счёт формирования более устойчивого микробного сообщества (De Vries et al., 2020). В число абиотических факторов, способствующих усиленной выработке аллелотоксинов также относят температурный стресс (Scavo et al., 2018), условия освещения и интенсивности ультрафиолетового облучения (Волынец, 2015; Scavo et al., 2018; Treutter, 2006). При этом увеличение выделения аллелотоксинов может сопровождаться повышением восприимчивости растений к их действию (Scavo et al., 2018).

Таким образом, выделение растениями аллелотоксинов является одной из ключевых защитных реакций при отклонении условий окружающей среды от оптимальных значений.

Наряду с растениями другим важным источником формирования почвенной аллелотоксичности являются микроорганизмы, для которых растения могут выполнять средообразующую функцию. Так, кумарины, представляющие один из классов аллелотоксинов, в корневом экссудате способствуют колонизации корней симбиотическими микроорганизмами с толерантностью к кумарину, тогда как для патогенов этот метаболит токсичен (Lee et al., 2022).

В случае формирования симбиоза между растениями и микроорганизмами последние способны выполнять ряд важных биологических функций: увеличивать доступность питательных элементов для растений-хозяев (Ларикова и Волобуева, 2021; Nayat et al., 2010; Santi Ferrara et al., 2012); производить БАВ, в том числе фитогормоны, стимулирующие развитие растений (Чеботарь и др., 2015; Ларикова и Волобуева, 2021; Santi Ferrara et al., 2012); выделять токсины, направленные на сдерживание развития патогенов (Чеботарь и др., 2015; Nayat et al., 2010; Lee et al., 2022); защищать растения от токсинов, производимых патогенами, путем потребления/преобразования этих веществ (Cipollini et al., 2012; Li et al., 2015), либо повышая устойчивость растения к этим соединениям (Cipollini et al., 2012; Lee et al., 2022).

Патогенные микроорганизмы также могут производить аллелотоксины для ослабления защитных систем растения хозяина и связанных с ним видов микроорганизмов. К числу идентифицированных родов, производящих аллелотоксины, относят грибы *Alternaria*, *Fusarium*, *Isaria*, *Microcyclospora*, *Myrothecium*, *Peltaster*, *Sclerotinia*, *Spicellum*, *Stachybotrys*, *Trichoderma* и *Trichothecium* (Соколова, 2020; Chen et al., 2020; Meena and Samal, 2019; Proctor et al., 2018). При этом для рода *Alternaria* известно не менее 70 видов токсинов, 20 из которых являются специфичными для растения хозяина (Meena and Samal, 2019). Отметим, что грибы не только выделяют микотоксины, но и обладают способностью к детоксикации фитотоксинов, образующих защитную систему растения. Так, изотиоцианаты, производимые *Brassicaceae* для защиты от патогенов и травоядных насекомых, метаболизируются грибом *Sclerotinia sclerotiorum* конъюгацией с глутатионом и гидролизом до аминов (Chen et al., 2020), повышая тем самым вирулентность данного вида.

Кроме того, паразитические микроорганизмы (например, *Agrobacterium tumefaciens*, *Pseudomonas syringae*, *Phytophthora sojae*) могут использовать фитотоксины для идентификации растения хозяина (Ларикова и Волобуева, 2021; Treutter, 2006).

Исходя из представленных данных можно заключить, что почвенные аллелотоксины обладают различными биологическими эффектами, однако все они определяются их действующей концентрацией. Следовательно, снижение активности аллелотоксинов позволит улучшать развитие произрастающих на почвах растений.

1.4. Снижение негативного влияния почвенных аллелотоксинов на растения

В настоящее время в числе возможных направлений по ограничению негативного влияния почвенных аллелотоксинов на растения можно выделить:

1. Выбор культур/сортов, устойчивых к аллелотоксинам конкретной почвы.
2. Вымывание аллелотоксинов из почв.
3. Усиление активности микроорганизмов для переработки аллелотоксинов.
4. Снижение доступности почвенных аллелотоксинов для растений за счёт использования сорбционных составов.

Отметим, что только использование севооборотов в настоящее время широко распространено в практике сельского хозяйства. Существующие схемы севооборотов в первую очередь направлены на выбор предшественника, не угнетающего культуры, следующие за ним. Однако отклик растений к аллелотоксичности конкретной почвы может проявляться даже на уровне сортов (Fragasso et al., 2013), поэтому выбор наиболее устойчивых среди них может быть использован для повышения урожайности. Другим возможным приемом для преодоления негативного действия аллелотоксинов в севооборотах выступает подбор сидератов (Pavliuchenko and Dovhaliuk, 2019).

Второй подход – вымывание аллелотоксинов при промывке растворами различных веществ: водой (Красильников, 1958), 2% растворами щелочи и серной кислоты и дальнейшим насыщением кальцием (Красильников, 1958), органическими растворителями (McCalla and Haskins, 1964) проводили в лабораторных условиях. Однако отсутствие воспроизводимых данных, а также высокая стоимость установки и поддержания рабочих систем снижают целесообразность внедрения этого варианта в полевых условиях.

Третье направление основано на снижении аллелотоксичности почв за счёт влияния микроорганизмов (Гродзинский и др., 1979; Jilani et al., 2008; Li et al., 2015; Real et al., 2021; Reigosa et al., 2006). В ряде работ было отмечено, что микроорганизмы способны использовать аллелотоксины в качестве источника

углерода (Inderjit, 1996; Kong et al., 2019; Weir et al., 2004). Практическое использование этого эффекта может быть реализовано путём:

- выбора способа обработки почвы, оптимизирующего условия для развития микроорганизмов, снижающих аллелотоксичность почв;
- внесения в почвы/почвенные субстраты микроорганизмов, использующих аллелотоксины в качестве источника углерода.

Четвертое направление заключается в использовании сорбентов, которые снижают активность аллелотоксинов за счёт их закрепления (Игнатъев и др., 2005). Этот подход можно осуществить как за счёт обработки семян, так и внесения сорбционных составов в почвы.

Рассмотренные направления по снижению негативного влияния аллелотоксичности почв исследованы в различной степени и осуществление их на практике возможно только при дальнейшем изучении процессов на границе между растением и почвой. Тем не менее, все эти подходы могут быть перспективны для увеличения урожайности и повышения качества сельскохозяйственной продукции:

- подбор параметров зяблевой вспашки с целью усиления микробиологического разложения растительных остатков для снижения весенней аллелотоксичности перед посевом;
- выбор сидератов для заделки, которые повысят содержание в почве органических веществ, но не аллелотоксичность почв;
- добавление сорбентов в почвы в случае прогнозируемых стрессов для растений, например деревьев и кустарников при пересадке;
- закрепление аллелотоксинов в почвах за счёт внесения сорбентов, что представляет актуальность для теплиц, в которых интенсивность биологических процессов значительно выше в сравнении с открытым грунтом.

- использование сорбентов для предпосевной обработки семян для создания защитного слоя, снижающего поступление аллелотоксинов в семена на этапе их прорастания.

Следует отметить, что все существующие в сельском хозяйстве агроприемы направлены на повышение урожайности культурных растений при минимизации затрат на единицу продукции. В связи с этим важную роль приобретает соотношение биологической эффективности и стоимости проведения той или иной технологической процедуры (Торопова и Стецов, 2018). К числу наиболее рентабельных приемов в сельском хозяйстве относится протравливание семян, которое имеет многократную окупаемость и считается одним из главных мероприятий предпосевной подготовки семян (Торопова и Стецов, 2018). В случае выявления значительного ретардантного эффекта фунгицидов в баковую смесь целесообразно вносить регуляторы роста растений, способные ограничить ингибирующее действие используемых составов (Торопова и Стецов, 2018). Во избежание усложнения технологического процесса борьбу с почвенной аллелотоксичностью следует проводить именно на этапе предпосевной обработки, так как и ретардантный эффект протравителей и угнетение аллелотоксинами ограничивает развитие растений на начальных этапах.

1.5. Предпосевная обработка семян

1.5.1. Виды предпосевной обработки семян

По типу воздействия на семена приемы предпосевной обработки семян можно разделить на биологические, физические и химические.

Биологические приемы основаны на двух основных принципах:

1. Использовании культур живых микроорганизмов;
2. Выделения, извлекаемые из растений и микроорганизмов.

В основе действия препаратов первой группы могут лежать следующие механизмы (Максимов и др., 2011):

- синтез антибиотиков;
- производство соединений, улучшающих усвоение растением питательных элементов (например, сидерофоры);
- выделение растительных гормонов роста или сигнальных молекул;
- синтез ферментов, разрушающих клеточные стенки патогенных микроорганизмов.

Биологические препараты на основе эндофитных микроорганизмов часто совмещают ряд указанных свойств. Наибольшее распространение в промышленности получили бактерии рода *Bacillus* (Максимов и др., 2011). На их основе разработаны такие биологические фунгициды как Фитоспорин, Гамаир, Алирин.

К числу преимуществ биологических препаратов относят системный характер действия (комбинация нескольких механизмов защиты/стимуляции растений), дешевизна, низкие затраты энергии при производстве и безопасность применения для окружающей среды (Максимов и др., 2011). Однако недостатки этих составов не менее существенны (Максимов и др., 2011):

- в окружающей среде биологические препараты менее стойки в сравнении с химическими;
- для адаптации к условиям среды микроорганизмам необходимо время, что обуславливает замедленное действие препаратов;

- специфичность микроорганизмов в составе препарата к растению-хозяину и патогенным видам;
- обладают ограничениями по срокам хранения;
- эффективность в условиях эпифитотий низкая.

Поэтому более перспективным направлением представляется обработка семян биологически активными веществами и, в частности фитогормонами. Так, при обработке семян проса гетероауксином, янтарной и гиббереллиновой кислотами при раннем посеве было показано повышение урожайности на 28-46% (Стребко, 1971). Также отмечали повышение холодостойкости, высоты растений и площади их листовой поверхности. Другой пример был описан для семян пшеницы, для которых предпосевная обработка гомобрассинолидом повышала устойчивость растений к засухе в результате улучшения водопоглощения, стабилизации мембран и ассимиляции азота и углекислого газа (Sairam, 1994).

К препаратам биологической природы также следует отнести гуматы, получаемые из бурого угля или торфа. Их биологическая активность значительна и не вызывает сомнений (Пронько и др., 2010; Борисенко и др., 2015), однако ее механизм остается неизвестным, а наблюдаемы эффекты могут быть невоспроизводимы.

Развитие физических исследований способствовало разработке более 30-ти различных приемов предпосевной обработки семян (Алтухов и Федотов, 2011; Колесова, 2003; Левин, 2000; Савченко и Синявский, 2012; Трифонова, 2005; Чурюкин и Гераськин, 2017; Araújo et al., 2016). Ряд из них основан на использовании электроэнергии. Механизм действия таких методов на семена предположительно заключается в активации и ионизации электронного комплекса молекул с последующим образованием свободных радикалов, способствующих ускорению химических процессов, происходящих в семенах (Алтухов и Федотов, 2011). При этом могут перестраиваться мембранные образования и внутриклеточные органеллы (Алтухов и Федотов, 2011).

Приведенные объяснения механизма действия физических методов носят общий характер и понимание происходящих при подобных обработках процессов в настоящее время отсутствует. Это является основной преградой для получения стабильных и внедряемых в практику сельского хозяйства результатов (Araújo et al., 2016).

Наиболее развитым среди представленных групп методов направлением является обработка семян химическими веществами. В настоящее время существуют сотни соединений и препаратов, стимулирующих прорастание семян или защищающих их от болезней и вредителей (Глинушкин и Кудин, 2010; Кутеева и др., 2018; Назарова и Полищук, 2017; Сластя, 2013). Эти соединения имеют различную химическую природу, поэтому единая теоретическая база, объясняющая их воздействие на семена, отсутствует.

Между тем, среди них есть группа веществ, назначение которых понятно, а эффективность использования не вызывает сомнения. Протравители – группа веществ, действие которых направлено на защиту семян от патогенной микрофлоры и вредителей (Высоцкая и Кречотень, 2015; Глинушкин и Кудин, 2010; Кутеева и др., 2018).

Химические вещества применяют не только для защиты, но и для стимуляции прорастания семян. В число таких составов входит нанопрепарат на основе железа, который при предпосевной обработке семян кукурузы повысил её урожайность на 14,3%. Кроме того, в её зернах в сравнении с контрольным образцом на 137% возросло содержание витамина А (Назарова и Полищук, 2017). В другом исследовании предпосевная обработка семян ярового ячменя различными формами кремния позволило в ряде случаев ограничить негативное влияние засухи и увеличить продуктивность растений на 17-21%. Наряду с этим также в семенах также возросло среднее содержание фосфора (Сластя, 2013).

Ключевой недостаток применения многих химических препаратов заключается в том, что разработка стимулирующих составов идёт эмпирически, а механизм действия, также как и в случае с физическими методами, носит предположительный характер. Кроме того, сложно ожидать, что высокую

эффективность продемонстрирует препарат, который состоит из одного компонента, а в случае многокомпонентных смесей необходим подбор компонентов, их концентраций, а также рабочих значений рН. Дополнительную сложность составляют технологические вопросы стимуляции семян.

1.5.2. Технологические проблемы стимуляции семян

1.5.2.1. Формулировка подхода к разработке агроприемов стимуляции роста растений

Разработка и внедрение агротехнических приемов стимуляции семян при помощи предпосевной обработки сопряжена с решением задач в ряде областей: технологической, технической, экономической и других (Высоцкая и Кречотень, 2015; Елизаров и Бейлис, 2013;). Успех их решения определяет принципиальную жизнеспособность разрабатываемого агроприема. Поэтому при рассмотрении перспектив использования того или иного способа стимуляции роста и развития растений следует ответить на вопрос, почему этот прием не находит широкого применения (Дмитриев и Страцкевич, 1986; Кубеев, 2015; Хасанов, 2015).

Среди основных факторов неудач при внедрении агротехнических приемов в практику можно отметить (Дмитриев и Страцкевич, 1986; Кубеев, 2015; Хасанов, 2015):

- отсутствие комплексного обоснования агроприема, его недостатков и достоинств.
- не учитывается технология подготовки семян к посеву и особенности используемой системы семеноводства;
- разработка и внедрение приемов без участия специалистов сельскохозяйственного производства.

Разработка агроприемов осуществляется в ходе лабораторных, лабораторно-полевых и полевых работ (Дмитриев и Страцкевич, 1986; Елизаров и Бейлис, 2013). Первые два этапа позволяют оценить агротехническую эффективность мероприятия, определяемую увеличением урожая и улучшением его качества. Полевые испытания в условиях производства дают информацию для технико-

экономической оценки (Артемова и Плачинда, 2013). Исходя из этого, от момента разработки до внедрения приема в практику необходимо пройти следующие этапы (Дмитриев и Страцкевич, 1986):

- поисковых исследований в лаборатории;
- достижение в вегетационных и мелкоделяночных опытах агротехнического результата;
- проведения крупномасштабных полевых испытаний и доработка результата до приемлемой для производства формы.

Именно пренебрежительный подход к последнему этапу со стороны разработчиков стал причиной недоверия сельскохозяйственных специалистов ко многим способам стимуляции роста растений (Дмитриев и Страцкевич, 1986).

1.5.2.2. Проблемы внедрения агроприемов стимуляции роста растений

Предпосевная обработка семян, направленная на повышение продуктивности растений, не всегда приводит к ожидаемому результату. К числу определяющих эффект переменных относят (Дмитриев и Страцкевич, 1986):

- тип воздействия;
- условия хранения семян после обработки;
- физиологическое состояние семян;
- условия роста и развития растений.

При разработке способов предпосевной обработки семян, как правило, определяют оптимальную дозу воздействия. Для определения эффективности стимулирующих воздействий часто используют методы оценки всхожести и энергии прорастания семян (Гапонько и Каницкая, 2018; Ламмас и Шитикова, 2021). Однако эти характеристики оценивают посевную годность семян, для которой уже определены пороговые значения, которым должны соответствовать семена для посева. Для ярового ячменя этот показатель находится на уровне 92% для оригинальных/элитных семян (ГОСТ Р 52325-2005). То есть при применении стимулирующих воздействий максимально допустимый уровень увеличения

всхожести составляет не более 8%, что делает данные параметры непригодными для оценки эффективности применения стимуляторов прорастания семян.

Существенное влияние на конечную величину стимуляции оказывает длительность хранения обработанных семян (Левин, 2000; Пентелькина и Пентелькина, 2004). При этом, наличие и величина наблюдаемых эффектов в том числе определяются и видовой принадлежностью растения (Пентелькина и Пентелькина, 2004). Так, положительный эффект обработки гибберелловой и парааминобензойной кислотами сохранялся при хранении семян сосны обыкновенной на протяжении до 7 лет, в то время как для кедров сибирского и корейского снижался до 1 года (Пентелькина и Пентелькина, 2004). На основе представленных данных можно сделать вывод, что на величину эффекта стимуляции будут оказывать тип воздействия, его доза, а также срок хранения обработанных семян.

Возможность длительного хранения обработанных стимуляторами семян без потери эффекта имеет важное практическое значение, так как позволит совмещать протравливание семян и их стимулирующую обработку (Торопова и Стецов, 2018), что заметно улучшит рентабельность проводимой процедуры. Обычно протравливание проводится заранее, что позволяет перенести трудовые затраты, связанные с этим процессом, с весеннего на зимний период. В этих условиях наличие ограничений в сроках проведения стимулирующей обработки приведет к снижению ее рентабельности. Например, для обеспечения максимальной эффективности стимуляции необходимо проведение обработки семян за 10-15 дней до посева (Цыганова и др., 2019), а при нарушении этих сроков эффективность процедуры будет снижаться. Подобное ограничение является серьезным препятствием при внедрении агроприема и может привести к его выпадению из технологического процесса (Дмитриев и Страцкевич, 1986).

При изучении реакции семян на предпосевную обработку важную роль играет их состояние. В случае районированного сорта речь идёт о посевных качествах семян (Дмитриев и Страцкевич, 1986). Основное влияние на посевные качества оказывают условия формирования семян: температура, влажность

воздуха, интенсивность лучистого потока, спектральный состав света, уровень обеспеченности элементами минерального питания (Дмитриев и Страцкевич, 1986; Фризен и Кислицина, 2016).

При оценке эффективности стимуляции растений необходимо принимать во внимание, что максимальный уровень урожайности определяется генетическим потенциалом сорта в данных почвенно-климатических условиях (Рыбась, 2016). С этих позиций стимуляторы растений способствуют созданию предпосылок для реализации потенциала сорта, но величина итоговой урожайности будет зависеть от совместного влияния его генетических возможностей, наличия биотических и абиотических стрессов, уровня агротехники, действия стимуляторов (Чурюкин и Гераськин, 2017; Яхин и др., 2016; Leggett et al., 2015). Следует особо отметить, что попытки компенсировать несоблюдение агротехнических мероприятий, принятых для культуры или сорта, за счёт использования стимуляторов или предпосевной обработки не могут дать положительного результата (Дмитриев и Страцкевич, 1986). Показателем же обеспечения необходимого уровня агротехники является значение контрольной урожайности. Если она приближается к потенциально возможной для сорта в рассматриваемых условиях, то улучшить результат будет достаточно сложно (Дмитриев и Страцкевич, 1986).

Рассмотренные вопросы повышения устойчивости семян к неблагоприятным факторам относятся к сортам, обладающим генетически обусловленной устойчивостью, которую можно мобилизовать при помощи предпосевной стимулирующей обработки.

1.5.2.3. Вероятностный характер эффекта стимуляции семян в производственных условиях

Характерной особенностью предпосевной стимулирующей обработки в производстве является повышенная изменчивость. Оценка эффективности разрабатываемого агроприема проводится в условиях, когда его действие направлено на выполнение одной операции в технологической цепочке, состоящей из большого числа звеньев, подверженных влиянию

непрогнозируемых и неуправляемых факторов (Дмитриев и Страцкевич, 1986; Чурюкин и Гераськин, 2017).

Между тем, основным методическим требованием при производственной проверке является достоверность получаемых результатов, которая, в конечном итоге, определяется тем, насколько велик шанс единичной ошибки при дальнейшем использовании агроприема. Ответ на этот вопрос, как правило, получают при помощи статистической обработки экспериментальных данных (Leggett et al., 2015).

При проведении опытов в четырехкратной повторности и относительной ошибке выборочной средней 5-6% прибавку урожая можно считать достоверной, если урожай в опыте выше контрольного на 14-18% (Дмитриев и Страцкевич, 1986), а для выявления 10% разницы между обработками может потребоваться до 9-28 повторов (Leggett et al., 2015).

В ходе полевых испытаний в различных почвенно-климатических зонах России было показано (Дмитриев, Страцкевич, 1986), что при предпосевной обработке прибавка урожая в большинстве случаев не превышает 10-15%, т. е. во многих случаях она оказывается недостоверной при $\alpha = 0,05$.

Ситуация осложняется тем, что на стимулирующий эффект могут оказывать влияние уровень минерального питания (Leggett et al., 2015), погодные условия (Чурюкин и Гераськин, 2017) и др. В условиях производства учесть все эти влияния трудно, что отражается на разбросе данных по повторностям, соответствующему увеличению дисперсии и ошибки выборочной средней. Поэтому в производстве редко удается получить достоверный эффект при $\alpha = 0,05$ (Дмитриев и Страцкевич, 1986).

Таким образом, предпосевная обработка семян, направленная на стимуляцию роста растений, относится к вероятностным приемам повышения урожайности, так как в большинстве случаев оценку её эффективности приходится проводить в условиях неопределенности.

Однако это не может препятствовать использованию данного агроприема для создания предпосылок к увеличению урожайности растений. Анализ

имеющихся данных позволяет сделать вывод о том, что в 60-80% случаев получают достоверные прибавки урожая, а в других – прибавки или недостоверны, или разница между опытными и контрольными вариантами отсутствует (Дмитриев и Страцкевич, 1986; Leggett et al., 2015).

Получаемые при стимулирующих обработках семян различной природы противоречивые экспериментальные данные позволили нам выдвинуть предположение о существовании некоего мощного не учитываемого негативного фактора воздействия на прорастание семян. Фактора, действие которого может неконтролируемым образом снижаться или возрастать, уменьшая или повышая действие стимуляторов. Фактора, действие которого связано с почвами, так как получение высоких результатов по действию стимуляторов на обработанные ими семена на инертных субстратах часто не подтверждалось при использовании этих стимуляторов на почвах.

Таким мощным не учитываемым фактором могла быть аллелотоксичность почв.

XXX

На основе представленных данных можно заключить, что аллелотоксичность почв неразрывно связана с аллелопатическим почвоутомлением, которое является значимым фактором, ограничивающим получение высоких урожаев культурных растений.

Эффект от действия почвенной аллелотоксичности на растения определяется степенью закрепления веществ-ингибиторов, их совместным действием на организм, а также чувствительностью самого растения к аллелотоксинам. Поэтому на данный момент единственным количественным методом выражения эффекта аллелотоксичности может являться только биотестирование.

К настоящему моменту высокопроизводительный метод биотестирования, позволяющий работать на наиболее уязвимой стадии развития растений – прорастания семян, отсутствует, что ограничивает исследования по изучению почвенной аллелотоксичности, поэтому приоритетной задачей настоящей работы является разработка данного метода.

Почвенные аллелотоксины имеют различные механизмы действия на растения, однако все они определяются их действующей концентрацией. Следовательно, снижение активности этих веществ позволит улучшать развитие произрастающих на почвах растений. Создание на границе почва-зерновка сорбционного слоя за счёт известного в сельском хозяйстве агроприема – предпосевной обработки семян, может позволить решить данную задачу.

При этом, действие существующих препаратов-стимуляторов для предпосевной обработки семян также реализуется на фоне негативного влияния почвенной аллелотоксичности. Поэтому использование сорбционных составов совместно с препаратами-стимуляторами может определить новое направление в разработке защитно-стимулирующих составов для культурных растений.

Таким образом, основными направлениями работы являются:

1. создание высокопроизводительного метода биотестирования для оценки почвенной аллелотоксичности,
2. проверка предположения о возможности стимуляции семян за счёт снижения активности почвенных аллелотоксинов,
3. проверка возможности повышения эффективности ранее известных стимуляторов при их совместном использовании с сорбционными составами, снижающими активность аллелотоксинов.

Глава 2. Объекты и методы исследования

2.1. Объекты исследования

2.1.1. Зерновые культуры

Исследования проводили на семенах яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сортов Лиза, Злата, Эстер, Агата, Любава и РИМА, Гранни, озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Московская-56, Московская-17, ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорт Нур, Златояр, Эльф, Яромир, Московский-86, Владимир, озимой ржи (*Secale cereale* L.) сорт Татьяна, Московская 12 и Московская 15, а также тритикале (Тритикале X *Triticosecale* Wittm. ex A. Camus) сорт Немчиновский 56.

2.1.2. Тепличные культуры

Тепличные опыты проводили на огурцах (*Cucumis sativus* L.) сортов Мамлюк и Эстафета, томате (*Solanum lycopersicum* L.) сорт Алькасар и перце (*Capsicum annuum* L.) сорт Самсон.

2.1.3. Почвы и иные субстраты для проведения опытов

В работе использовали почвы зонального ряда, а также почвы одного типа, отличающиеся по истории землепользования (Таблица 1)

Таблица 1. Исследованные в работе почвы

| № | Название почв по классификации почв СССР 1977 года | Предшествующая культура |
|-----|---|---|
| 1-4 | Окультуренная дерново-подзолистая глубоко-подзолистая глубокопахотная легкосуглинистая на покровных суглинках, подстилаемых флювиогляциалом | 1. Вико-овсяная смесь 2. Горчица 3. Картофель 4. Ячмень |
| 5-6 | Дерново-неглубокоподзолистая освоенная глубокопахотная легкосуглинистая почва на покровных суглинках, подстилаемых мореной | 5. Разнотравно-злаковый луг, залежь с 2015 года (гумусовый горизонт) 6. Разнотравно-злаковый луг, залежь с 2015 года (иллювиальный горизонт) |

| № | Название почв по классификации почв СССР 1977 года | Предшественник |
|----|---|--|
| 7 | Дерново-подзолистая освоенная глубокопахотная сильноосмытая почва на покровных суглинках, подстилаемых флювиогляциальными отложениями | Бессменный картофель (с 2015 года) |
| 8 | Глубокодерново-подзолистая слабодифференцированная (старопахотная) легкосуглинистая почва на покровных суглинках, подстилаемых флювиогляциальными отложениями | Лесная подстилка |
| 9 | Агродерново-глубокоподзолистая супесчаная на водно-ледниковых (древнеозерных) отложениях, подстилаемая с глубины 92 см бескарбонатными лессовидными (покровными) суглинками | Пшеница |
| 10 | Чернозем типичный среднеспонный среднесуглинистый на лессовидных суглинках | Картофель |
| 11 | Серая лесная освоенная слабосмытая среднесуглинистая на лессовидных суглинках, подстилаемых мореной | Пшеница |
| 12 | Каштановая среднеспонная легкосуглинистая на элюво-делювиальных суглинках | Типчаково-ковыльная степь, залежь 20-летняя |
| 13 | Чернозем выщелоченный среднеспонный среднесуглинистый на лессовидном суглинке | Пшеница |

В качестве субстрата сравнения, который не содержит аллелотоксинов использовали отмытый речной песок с частицами 0,5–0,8 мм (Гродзинский и др., 1979).

Химические свойства изученных в работе почв представлены в таблице 2.

Таблица 2. Химические свойства исследованных в работе почв⁴

| № почвы* | Са, (обмен.) мг/100г | pH (KCl) | N, % (общий) | P ₂ O ₅ , мг/100г | K ₂ O, мг/100г | S, % (общ) | C, % (общ) |
|----------|----------------------|----------|--------------|---|---------------------------|------------|------------|
| 1 | 208 | 6,2 | 0,29 | 31,5 | 36,9 | 0,09 | 3,33 |
| 2 | 216 | 6,3 | 0,35 | 32,5 | 25,9 | 0,10 | 3,91 |
| 3 | 167 | 5,9 | 0,23 | 31,5 | 29,8 | 0,07 | 2,57 |
| 4 | 117 | 6,1 | 0,20 | 31 | 22,0 | 0,06 | 2,23 |
| 5 | 83 | 5,5 | 0,17 | 14,5 | 6,48 | 0,05 | 1,82 |
| 6 | 67 | 5,1 | 0,04 | 3 | 3,25 | 0,02 | 0,26 |
| 7 | 67 | 5,1 | 0,17 | 17,5 | 7,15 | 0,04 | 1,71 |
| 8 | 117 | 3,6 | 1,18 | 6 | 11 | 0,39 | 35,1 |
| 9 | 133 | 5,3 | 0,14 | 29 | 19,4 | 0,05 | 1,65 |
| 10 | 316 | 5,3 | 0,24 | 4 | - | 0,08 | 3,58 |
| 11 | 100 | 5 | 0,12 | 18,5 | 15,5 | 0,05 | 1,07 |
| 12 | 150 | 6,2 | 0,09 | 5,5 | 11 | 0,05 | 0,8 |

2.1.4. Препараты для обработки семян и внесения в субстраты

Для сорбции аллелотоксинов использовали: гумат калия из бурого угля (Г), (ООО НВЦ «Агротехнологии») и бентонит кальция (БК) по ОСТ 18-49-71. Для заполнения активных центров глино-гумусового комплекса использовали автолизат пивных дрожжей (АПД) (ООО «Биотех плюс»)

К глино-гумусовому комплексу с АПД добавляли следующие группы биологически активных веществ (в экспериментально определенных оптимальных концентрациях):

⁴ Образцы 1-9 соответствуют дерново-подзолистым почвам различных видов землепользования, образец 10 – чернозем типичный, 11 – серая лесная почва, 12 – каштановая почва.

- субстраты дыхательного метаболизма: янтарную (ЯК), фумаровую (ФК) и щавелевую (ЩК) кислоты;
- гормоны роста растений: препарат «Бутон», содержащий 2% гиббереллина, 90%-ный гиббереллиновая кислота (Гибб), 6-бензиламинопурин (6-БАП), 3-индолилуксусную кислоту, brassinolid (Брасс), содержащий 0,1% brassinosteroids;
- стимуляторы широкого спектра действия: парааминобензойную кислоту (ПАБК), диэтиламиноэтилгексаноат.

Была также изучена эффективность для обработки семян глино-гумусового комплекса при введении в него неионогенных поверхностно-активных веществ: Полисорбата (20, 60 и 80) и полиэтиленгликоля (ПЭГ) различной молекулярной массы (400; 1000; 4000 и 20000) фирмы «Merck».

Для оценки влияния фунгицидов в составе глино-гумусового комплекса на прорастание семян использовали следующие препараты (при рекомендованных расходах): Тебу-60, Раксил Ультра, Ламадор, Баритон, Иншур перформ, а также биофунгицид Фитоспорин-М. Для биофунгицидов Алирин, Гамаир и Глиокладин расход препаратов был взят по аналогии с применением Фитоспорина-М.

Для снижения почвенной аллелотоксичности в почву в виде водной суспензии вносили: конский навоз (почва : вода : навоз в соотношении 800 : 100 : 24) и свежий навоз крупного рогатого скота (КРС) (почва : вода : навоз в соотношении 800 : 80 : 24).

Также в почву вносили молочную сыворотку из расчёта 1:10. При внесении сыворотки с навозом КРС использовали соотношение компонентов 800 : 80 : 24 (почва : сыворотка : навоз КРС, соответственно). После добавления составов почву тщательно перемешивали и выдерживали различные промежутки времени (для проведения исследований по кинетике). Перед проведением измерений почвенный образец, содержащий добавки сушили на воздухе до влажности, предшествующей внесению суспензий в образец.

Сыворотку с уменьшенным количеством живых микроорганизмов в молочной сыворотке получали путем её обработки ультразвуком на диспергаторе МФ 91.1 (ООО «МЭЛФИЗ – ультразвук»). Длительность обработки – 5 минут при частоте 22 кГц, амплитуде 55 мкм и интенсивности воздействия 250 Вт/см².

В тепличных хозяйствах для закрепления аллелотоксинов в зону корнеобитания каждого растения вносили по 500 мл нейтрализованного раствора гумата калия «Агротехнологии» (Россия) разных концентраций (2-15 г/л).

2.2. Методы исследования

2.2.1. Методика оценки аллелотоксичности почв⁵

Аллелотоксичность почв оценивали методом биотестирования, в основе которого лежит измерение суммарной длины проростков на почвах относительно песка. Отметим, что оценка аллелотоксичности почв относительно песка является известным приемом в биотестировании. В монографии Гродзинского «Аллелопатическое почвоутомление» (1979) специально для определения почвенной токсичности рекомендуется тест, разработанный А. В. Попцовым. Согласно этому методу, проращивание семян производится в исследуемой почве и песке в чашках Петри, плошках или деревянных ящиках, а через 2—3 дня определяется всхожесть, а также (визуально) степень развитости корешков в почве и песке (Гродзинский и др., 1979). Нами был включен в методику ряд изменений, которые были основаны на следующих положениях:

- выборка семян для обеспечения ошибки 5-7% должна составлять не менее 1000-1200 штук;
- для зерновых культур измеряемым показателем должна выступать суммарная длина проростков;
- проращивание должно проводиться в водно-воздушных условиях, при которых скорость развития семян в данном субстрате максимальна, так как в этом случае основное влияние на развитие семян будут оказывать биологически активные вещества (Обручева, Антипова, 1997).

Необходимость работы с выборкой семян не менее 1000 штук обусловлена их разнокачественностью, которая бывает трех видов (Бухаров, 2020; Сечняк и др., 1983): генетическая, матриральная и экологическая. Генетическая

⁵ При написании раздела были использованы материалы, опубликованные в работах:

Федотов Г.Н., Шалаев В.С., Батырев Ю.П., **Горепекин И.В.** Методика для оценки эффективности действия стимуляторов прорастания семян // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. - 2018. - Т. 22. - № 6. - С. 95–101. DOI 10.18698/2542-1468-2018-6-95-101. – IF РИНЦ 2018: 0,304 (0,82/0,21)

Федотов Г.Н., Шоба С.А., Федотова М.Ф., **Горепекин И.В.** Влияние аллелотоксичности почв на прорастание семян зерновых культур // Почвоведение. – 2019. – №4. – С. 489-496. – DOI 10.1134/s0032180x19040051. – IF РИНЦ 2019: 1,838 (0,64/0,16)

Патент № 2704100 Российская Федерация МПК A01G 7/00 (2006.01) G01N 33/24 (2006.01). Способ оценки аллелопатического почвоутомления для конкретных культур : № 2018124850 : заявл. 06.07.2018 : опубл. 23.10.2019 / Федотов Г.Н., **Горепекин И.В.**, Федотова М.Ф., Шоба С.А., Ковалева Н.О., Салимгареева О.А.

разнокачественность характерна для всех биологических объектов и не вносит значимого вклада в общую разнокачественность. Матрикальная разнокачественность связана с положением зерновок в колосе материнского растения. Зерновки, расположенные в средней части колоса, получают больше питательных элементов и, как следствие, обладают лучшими посевными качествами, по сравнению с зерновками на периферийных частях колоса. То же касается и колосьев различных порядков: чем выше порядок колоса, тем меньше питательных элементов он получает. На это накладывается экологическая разнокачественность, связанная с неоднородностью рельефа и почвенного покрова, в результате чего происходит перераспределение воды и питательных элементов, необходимых для развития растений.

Измерение суммарной длины проростков семян в количестве 1000-1200 штук представляет собой трудоемкую задачу, которая практически невыполнима в лабораторных условиях. В качестве иллюстрации можно привести следующий пример. Измерение проростков одной зерновки составляет в среднем 1,5 минуты, т.е. для 200 штук потребуется 300 минут. При использовании 1000 семян в одном опыте в пятикратной повторности необходимо 1000 семян и, соответственно, 1500 минут или 25 часов рабочего времени. С учетом необходимости использования контроля полученное значение возрастает в два раза до 50 часов. Следует отметить, что при таком длительном процессе проведения опытов проростки семян будут продолжать расти, внося дополнительную ошибку в результат измерений.

Между тем, обнаруженная нами линейная зависимость между насыпным объемом проросших семян в воде и длиной их проростков (Рисунок 1, 2), позволила сократить время проведения опытов до одного часа или двух часов с контролем. То есть производительность экспериментов возрастает в 25 раз.

Проведенная проверка на различных культурах показала существование указанной зависимости для яровой пшеницы, ярового ячменя, озимой пшеницы, озимой ржи (Рисунок 2)

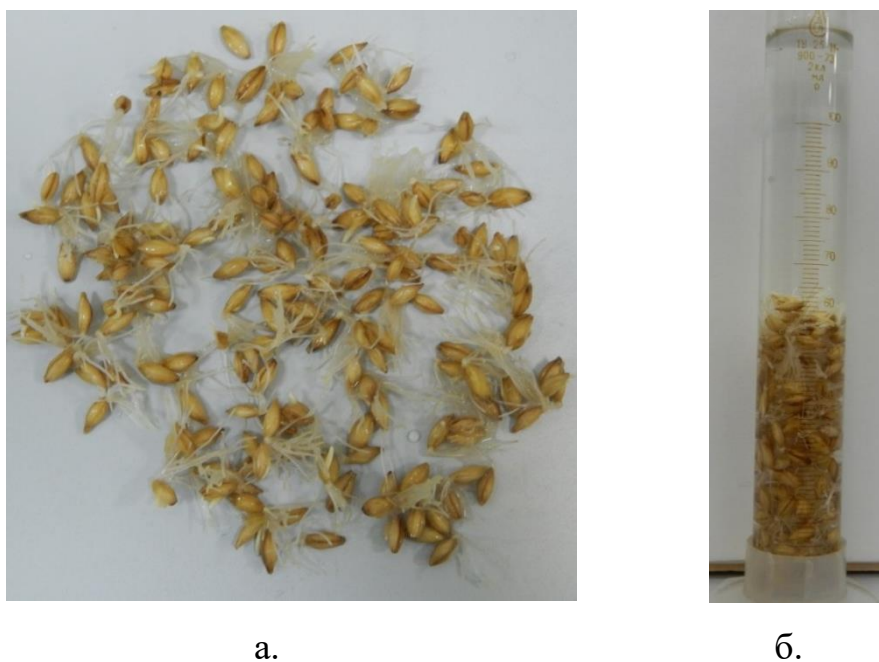


Рис. 1. Семена ярового ячменя сорт Нур после прорастания в виде россыпи (а) и в цилиндре с водой после вибрационного уплотнения (б).

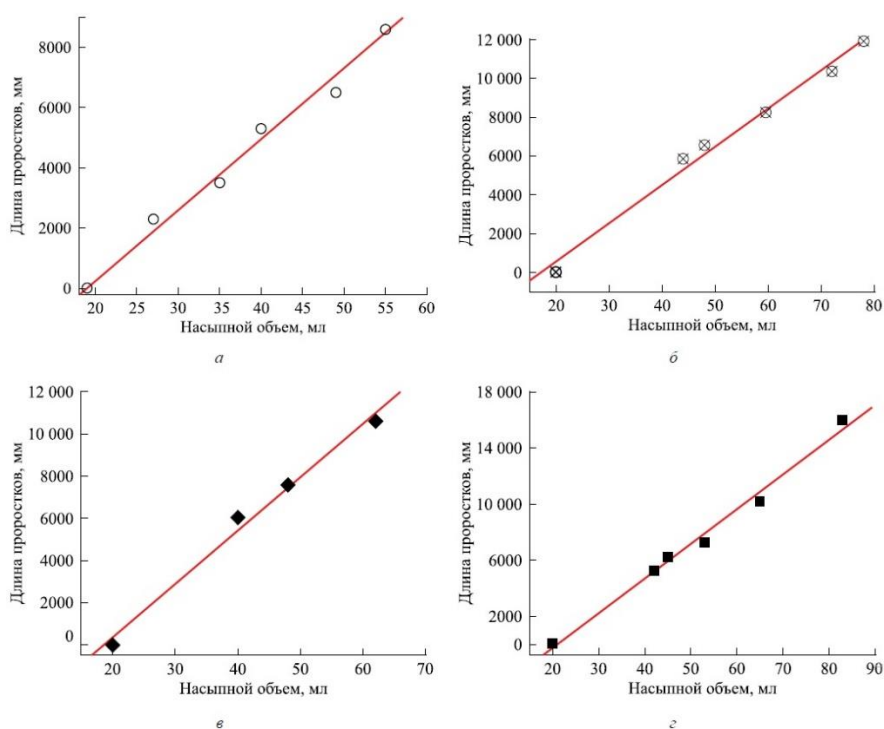


Рис. 2. Зависимость насыпного объема 7,5 г проросших семян от длины проростков озимого тритикале сорт Немчиновский 56 (а), яровой пшеницы сорт Лиза (б), озимой ржи сорт Татьяна (в) и ярового ячменя сорт Нур (г).

Большое влияние на скорость прорастания семян оказывают водно-воздушные условия в субстратах. Нехватка воды или кислорода будет замедлять их развитие семян, поэтому необходимо обеспечить условия, при которых семена будут развиваться с максимальной скоростью. Выбор этих оптимумов для разных субстратов можно проводить в равновесных или неравновесных условиях.

Смысл равновесного подхода заключается в установлении и поддержании постоянной влажности, обеспечивающей максимальную скорость развития семян в конкретном субстрате. На первый взгляд, это представляется весьма удобным, так как в почвоведении разработаны диапазоны влажностей, при которых обеспечивается оптимальная для развития семян скорость. Однако, при этом влажность почвы для поддержания максимальной скорости развития семян должна сохраняться постоянной на протяжении всего периода измерений. Это требует применения сложной аппаратуры, которая будет поддерживать не влажность, а давление влаги в почвенном образце. При этом помещают навеску семян на пористый фильтр, насыпают почву и формируют подвешенный столб воды, который поддерживают в течение экспериментов. Данный подход без использования семян широко используют при изучении основной гидрофизической характеристики почв (Шеин, 2005). Однако, производительность этого метода достаточно низкая, а необходимость работы с сотнями семян для минимизации влияния их разнокачественности снижает вероятность его широкого использования в лабораторных опытах.

Остается использование неравновесного по влажности подхода. В этом случае семена при прорастании будут постепенно потреблять воду, снижая её количество в субстрате, а задача при проведении экспериментов будет заключаться в добавлении к субстрату такого количества воды (Рисунок 3), которое обеспечит прорастание семян и развитие их проростков в почвах в диапазоне продуктивной влаги для растений: от наименьшей влагоемкости до влажности разрыва капилляров (Шеин, 2005).

При этом, следует учитывать, что набухание семян представляет собой чисто физический процесс (т.е. набухают и живые, и мертвые семена) (Обручева,

Антипова, 1997), поэтому количество добавляемой в почву воды может превышать значение наименьшей влагоемкости на величину, соответствующую физическому набуханию семян.

Таким образом, водно-воздушные условия почв в ходе оценки их аллелотоксичности должны удовлетворять следующим критериям:

1. количество воды в почве при посеве в них семян может превышать значение НВ не более чем на величину физического набухания семян;
2. в период прорастания семян и развития их проростков влажность почв не опускается ниже значения, соответствующего влажности разрыва капилляров (т.е. диапазон прорастания соответствует влажности почв от наименьшей влагоемкости до влажности разрыва капилляров).

Для дополнительной проверки оптимальности выбранного диапазона проведем следующий расчёт. Наименьшая влагоемкость почвы, экспериментально определенная нами для дерново-подзолистой почвы (образец 9), составляет 31%. Отсюда, влажность разрыва капилляров составляет 21,7% (или 0,7 от наименьшей влагоемкости), т.е. диапазон продуктивной влаги находится в интервале от 31% до 21,7%.

Для расчёта нам потребуются следующие данные:

- навеска семян в опыте – 7,5 г;
- исходная влажность почвы – 36,5 % (19,2 мл на 51,5 г абсолютно сухой почвы);
- исходная влажность семян составляет 12% (Сечняк и др., 1981),
- влажность семян, достигаемая при физическом набухании 59% (Обручева, Антипова, 1997);

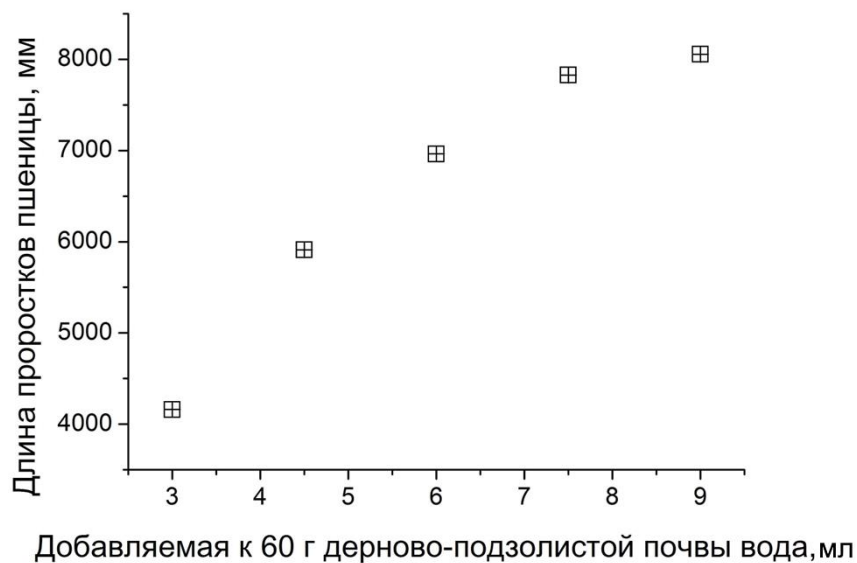


Рис. 3. Влияние добавления воды на изменение суммарной длины проростков яровой пшеницы сорта Лиза в дерново-подзолистой почве (9), имеющей исходную влажность 18,1%.

Так как вода, поглощаемая за счет физического набухания, не участвует в активации биохимических процессов (ее могут поглощать как живые, так и мертвые семена), то вычтем количество этой воды из суммарной навески:

$$1) 7,5 \times (0,59 - 0,12) = 3,5 \text{ мл воды (количество воды, которое потребляет навеска семян 7,5 г за счет физического набухания)}$$

$$2) 19,2 - 3,5 = 15,7 \text{ мл}$$

Определим, какой влажности почвы соответствует навеска воды, рассчитанная в пункте 2 в пересчёте для навески почвы 51,5 г:

$$3) 15,7 / 51,5 \times 100 = 30,5 \% \text{ (исходное значение влажности)}$$

Значение влажности почв после прорастания семян перед определением длины их проростков в наших опытах составило 22,2% (определено экспериментально).

Таким образом, интервал влажностей, в котором происходит прорастание семян и развитие их проростков снижается от 30,5 до 22,2%, что соответствует диапазону продуктивной влаги для данной почвы (31-21,7%).

При этом остается вопрос корректности сравнения прорастания семян в субстратах (почвах и песка), обладающих различной водоудерживающей способностью и, как следствие, потенциалом почвенной влаги. Для ответа на этот вопрос была проведена оценка развития семян в песке в сравнении с песчано-бентонитовой смесью (1 часть бентонита на 7 частей песка), обладающей лучшей водоудерживающей способностью. По результатам проведенных опытов было установлено, что максимальные значения длины проростков в песке и песчано-бентонитовой смеси были статистически не различимы (Рисунок 4). При этом для песка максимальная длина проростков отмечена при добавлении 15 мл воды, а для песчано-бентонитовой смеси – при 29 мл.

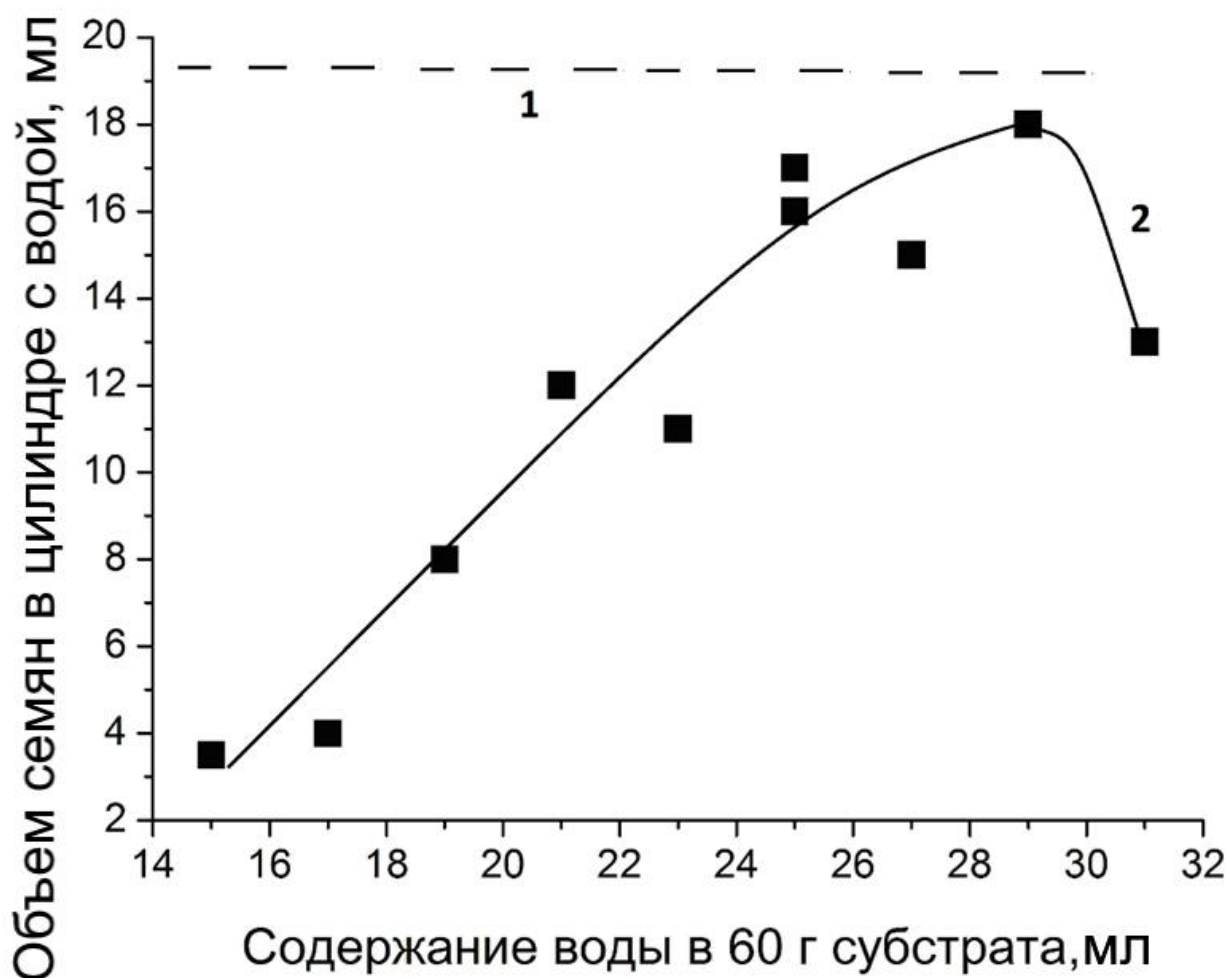


Рис. 4. Изменение насыпного объема проросших семян яровой пшеницы сорт Лиза от содержания воды в субстрате песок (6/7) – бентонит (1/7) – кривая 2 в сравнении с оптимальным избыточным объемом на песке – линия 1.

Таким образом, были подобраны условия, обеспечивающие максимальную воспроизводимость результатов определения насыпного объема.

На дно сосуда диаметром 95 мм помещали 30 г почвы или песка, затем ровным слоем размещали 7,5 г семян, а сверху – 30 г почвы или песка. Затем мерной пипеткой в сосуд добавляли воду и помещали его на термостатирование в камеру (25°C и влажность близкая к 100%). Период термостатирования зависел от культуры/сорта. Проросшие семена отмывали от субстрата и помещали порциями в мерный цилиндр с водой (объем цилиндра 100 мл). Цилиндр, в свою очередь, был размещен на вибростоле (частота колебаний 50 Гц). Каждая порция семян создавала в цилиндре ажурную и пористую структуру из проростков, которую дополнительно уплотняли грузиком массой 8 г в течение 15-20 секунд. После размещения всех семян в цилиндре на них вновь помещали грузик и дополнительно уплотняли постукиванием (40 раз) цилиндра о стол. Это создавало однородную структуру, а нижняя граница груза повышала точность определения насыпного объема до 0,5 мл. Отношение насыпного объема семян, проросших в почвах относительно объема семян на песке, выраженное на песке, позволяло оценивать аллелотоксичность почв.

Повторность при проведении опытов – шестикратная. Статистическая обработка включала расчет доверительных интервалов при 95% доверительной вероятности.

2.2.2. Методика определения аллелотоксичности тепличных субстратов

Отбирали образцы тепличного субстрата из мешков и проводили выделение из них вытяжки аллелотоксинов. Для этого тепличный субстрат увлажняли до содержания воды 478%⁶, выдерживали сутки и затем отжимали почвенный раствор из тепличного субстрата.

Определение аллелотоксичности тепличных субстратов проводили на песке по методике, описанной в пункте 2.1. В опытный образец вместо воды добавляли 15 г раствора из тепличного субстрата, а в контроль – 15 г дистиллированной воды. Тест культура – яровая пшеница сорт Лиза.

⁶ Максимальное содержание воды в одном из исследуемых тепличных субстратов

Повторность при проведении опытов – шестикратная. Статистическая обработка включала расчет доверительных интервалов при 95% доверительной вероятности.

2.2.3. Методика обработки семян мицелиальными актинобактериями⁷

Для проверки возможности использования микроорганизмами аллелотоксинов при обработке ими семян в работе использовали чистые культуры мицелиальных актинобактерий рода *Streptomyces*, выделенные из различных местообитаний. Актинобактерии поддерживали на среде Гаузе I (минеральный агар I) (г/л) (Гаузе и др., 1983): K_2HPO_4 – 0,5; $MgSO_4$ – 0,5; KNO_3 – 1; $NaCl$ – 0,5; $FeSO_4$ – следы; крахмал – 20; pH 7,2 – 7,4.

Для получения моноспоровой суспензии культуры засеивали газоном на чашки Петри, инкубировали при 28°C в течение 10 суток. После этого в стерильных условиях скальпелем собирали материал с поверхности агара в колбу со стерильной дистиллированной водой. Полученную взвесь одиночных спор, споровых конгломератов и обрывков вегетативного мицелия обрабатывали на низкочастотном ультразвуковом диспергаторе УЗДН – 1 (30 – 60 сек 22 кГц 0,44 А). Затем эту суспензию фильтровали через слой стерильной хирургической ваты в стерильную колбу и отмывали от среды стерильной дистиллированной водой центрифугированием (5000 об/мин 10 мин 5 раз). Микроскопический контроль за распределением спор в суспензии проводили в камере Горяева. Семена пшеницы обрабатывали суспензией, содержащей 10^7 - 10^8 клеток в 1 мл.

Для оценки эффективности действия суспензий использовали описанный в разделе 2.1. метод биотестирования. Исследования проводили на почвах. В качестве контроля использовали семена, не обработанные стимуляторами.

Повторность при проведении опытов – шестикратная. Статистическая обработка включала расчет доверительных интервалов при 95% доверительной вероятности.

⁷ Раздел написан на основе материалов, опубликованных в работе:

Шоба С. А., Грачева Т.А., Степанов А.Л., Федотов Г.Н., Горепекин И.В. О природе влияния некоторых мицелиальных актинобактерий на прорастание семян яровой пшеницы в почвах // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2021. – Т. 498. – №. 1. – С. 275-278. DOI 10.31857/S2686738921030136– IF РИНЦ 2021: 0,868 (0,42/0,08).

2.2.4. Методика оценки эффективности действия стимуляторов для предпосевной обработки семян⁸

Для оценки эффективности действия стимуляторов использовали описанный в разделе 2.1. метод биотестирования. Опыты проводили на почвах, в качестве контроля использовали семена, не обработанные стимуляторами.

Повторность при проведении опытов – шестикратная. Статистическая обработка включала расчет доверительных интервалов при 95% доверительной вероятности.

2.2.5. Определение химических свойств почв

Для исследованных в работе почв определяли (Воробьева, 2006; Минеев, 1989): pH_{KCl} , содержание обменных фосфора, калия, кальция, общее содержание углерода, азота и серы.

Определение pH_{KCl} проводили при помощи иономера И-500 фирмы Аквилон.

Содержание фосфора в образцах изученных почв определяли фотометрическим методом (Воробьева, 2006), в основе которого лежит способность данного элемента образовывать желто окрашенную фосфорномолибденовую гетерополикислоту. При введении в её раствор восстановителя Мо (VI) в составе кислоты переходит в Мо (V) с образованием «фосфор-молибденовой сини». В качестве восстановителя использовали аскорбиновую кислоту в присутствии антимолия тартрата калия (Воробьева, 2006).

Содержание в почвах калия определяли пламенно-фотометрическим методом при помощи фотоколориметра КФК-3 и пламенного фотометра ПФМ (Воробьева, 2006). Для этого готовили стандартные растворы с концентрацией калия от 5 до 100 мкг/мл, которые в порядке увеличения концентрации вводили в распылитель. После этого промывали распылитель дистиллированной водой и

⁸ Патент № 2683504 Российская Федерация МПК А01С 1/00 (2006.01) А01N 25/00 (2006.01). Способ определения стимулирующей активности препаратов-стимуляторов для предпосевной обработки семян зерновых культур : № 2018109404 : заявл. 16.03.2018 : опубл. 28.03.2019 / Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Ковалева Н.О., Салимгареева О.А.

проводили измерение исследуемых образцов почв. В конце работы проверяли стабильность работы по стандартным растворам. По результатам измерений стандартных растворов строили калибровочный график, где по оси абсцисс откладывали концентрации растворов (мкг/мл), а по оси ординат – характеристики интенсивности излучения. На основе калибровочного графика и интенсивности излучения исследуемого образца находили концентрацию в нем калия.

Содержание обменного кальция определяли трилонометрическим способом, в основе которого лежит реакция между ЭДТА (этилендиаминтетрауксусной кислотой) и катионом кальция, в результате которой образуется устойчивый комплекс соотношения 1:1 (Минеев, 1989). Для индикации использовали мурексид, реагирующий с кальцием в щелочной среде с образованием розового цвета. В ходе экспериментов щелочной раствор кальция с индикатором титровали трилоном Б до появления фиолетовой окраски (цвет свободного индикатора) (Минеев, 1989).

Содержание в почвах N, S, C определяли на CHNS-анализаторе Vario EL III, Elementar, Germany.

Повторность при проведении экспериментов при определении химических свойств почв – трехкратная.

2.2.6. Методика изучения поверхности семян при помощи растрового электронного микроскопа

Распределение частиц бентонита на поверхности зерновок, обработанных составом на основе бентонито-гуматовой смеси, исследовали при помощи растрового электронного микроскопа JEOL-6060A (фирмы JEOL, Япония). Перед исследованием на образцы напыляли платину, используя установку JFC-1600 (фирмы JEOL, Япония). Эксперименты проводили при ускоряющем напряжении 20 кВ.

2.2.7. Оценка микробиологической активности почв

Для изучения общей численности бактерий в образцах дерново-подзолистой почвы использовали метод прямой люминесцентной микроскопии. Окрашивание

образца почвы проводили при помощи красителя акридина оранжевого (Звягинцев, 1991).

Подготовку образца проводили следующим образом: 1 г почвы разбавляли 100 мл стерильной воды. Полученную суспензию обрабатывали ультразвуком на приборе УДНЗ-1 (2 мин, 22 кГц, 0,44) с целью десорбции клеток с поверхности частиц почвы.

Препараты и их дальнейшая окраска была проведена по стандартной методике: суспензию наносили на предметное стекло, которое фиксировали в пламени горелки, после чего проводили окрашивание акридином оранжевым (краситель и вода в соотношении 1:10000) непосредственно перед изучением под микроскопом с ультрафиолетовым источником света. После окрашивания лишний краситель удаляли путем двукратной промывки водой. Из полученного образца готовили 6 препаратов. На каждом из них вели подсчёт микроорганизмов в 30 полях зрения. Бактериальные клетки в люминисцентном освещении имели зеленую окраску. Расчёт количества клеток проводили по формуле (Звягинцев, 1991):

$$M = \frac{4an}{p} * 10^{10},$$

где M – количество клеток в 1 г почвы;

a – среднее число клеток в поле зрения;

n – показатель разведения.

p – площадь поля зрения (в мкм²);

Длину грибного мицелия и численность спор грибов в суспензии почвы определяли после её окрашивания акридином оранжевым (Звягинцев, 1991). Подготовка препаратов для исследования была аналогична описанной выше для бактерий. Длину мицелия и общей численности спор проводили при помощи окулярной сетки (3 фильтра по 50 полей зрения). Расчёт общей длины грибного мицелия проводили по формуле (Звягинцев, 1991):

$$a = \frac{bx10^{-4}R^2n10^{-2}}{50r^2VC10^{-8}},$$

где a – длина гиф в 1 г почвы (см);

b – средняя длина гиф на фильтре в одном поле зрения в единицах окуляра-микрометра;

x – цена деления окуляра-микрометра (мкм);

R – радиус фильтра (мм²);

n – разведение почвенной суспензии;

r – радиус поля зрения (мкм²);

V – объем наносимой суспензии;

C – навеска почвы (г).

Общее число спор грибов в навеске почвы рассчитывали по формуле (Звягинцев, 1991):

$$M = \frac{mR^2n10^{-2}}{50r^2VC10^{-8}},$$

где M – число спор в 1 г почвы;

m – среднее число спор в одном поле зрения;

Остальные обозначения те же, что и для расчёта длины гиф.

Определение численности и структуры сапротрофного бактериального комплекса проводили методом посева на глюкозо-пептонно-дрожжевую (ГПД) среду (Лысак, Добровольская, Скворцова, 2003). Учёт бактерий осуществляли на 10-14 сутки после посева путём их изолирования на скошенный агар и последующей идентификации до рода, проводимой на основании фенотипических признаков (особенности жизненного цикла, наличия спор и плодовых тел), а также окраски по Граму (тест с 3% КОН) (Звягинцев, 1991; Лысак, Добровольская, Скворцова, 2003).

2.2.8. Проверка эффективности разработанного препарата-стимулятора в мелкоделяночных опытах

Проверку эффективности разработанного препарата-стимулятора на яровой пшенице сорт Гранни проводили путем посева ручной сеялкой на деланки площадью 1 м² в количестве 19,6 кг (исходя из нормы высева 4,5 млн семян на

гектар). Полевую всхожесть оценивали методом подсчёта побегов на 19 день с момента посева, а проективное покрытие оценивали в программе Fiji.

Эксперименты проводили в шестикратной повторности. Обработку результатов осуществляли при помощи программного обеспечения RStudio.

2.2.9. Оценка фотосинтетической активности тепличных растений

Влияние на вегетацию растений препаратов, вносимых в тепличный субстрат, оценивали по изменению фотосинтетической активности (ФСА) испытуемых растений огурцов сортов Мамлюк и Эстафета в сравнении с контрольными растениями при помощи измерителя содержания хлорофилла ССМ-200 (США). Данный метод можно применять для оценки вегетации, так как для фотосинтетической активности растений установлена корреляция с урожайностью (Костин и др., 2013). Кроме того, метод обладает рядом дополнительных преимуществ по сравнению с оценкой влияния обработки растений препаратами по урожайности:

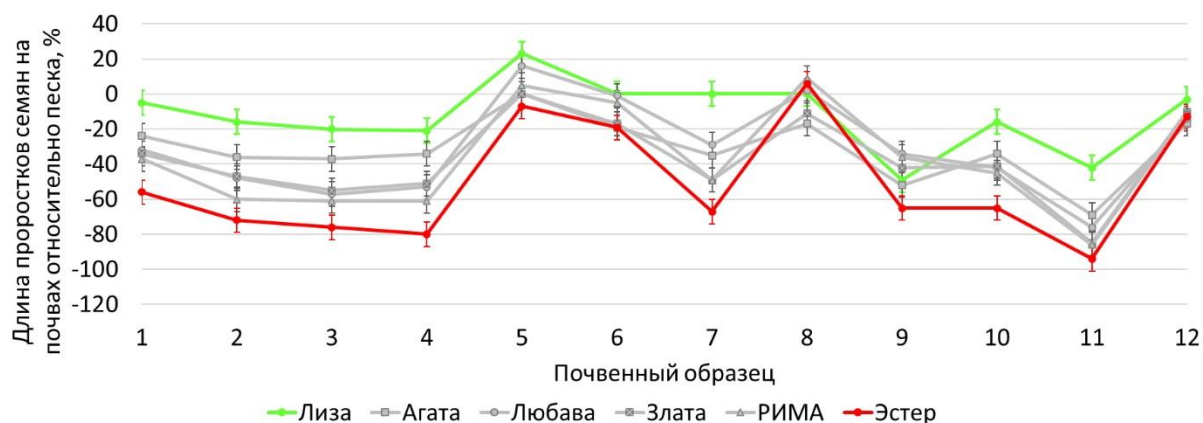
- Можно было оценивать влияние обработки на вегетацию растений до сбора урожая.
- Снимались организационные сложности по сбору и учету урожая отдельно с контрольных и опытных групп растений в производственных теплицах.
- Значительно возростала производительность труда при получении результатов по влиянию обработки растений.

Измеряли фотосинтетическую активность раз в неделю по 5 листьев каждого растения в группах. В группы входило по 10-12 растений. Всего 50-60 точек для каждой группы. Доверительный интервал при 95% доверительной вероятности не превышал 15%.

Глава. 3. Результаты и их обсуждение

3.1. Влияние истории землепользования и химических свойств почв на их аллелотоксичность⁹

Проращивание семян на почвах и оценка развития их проростков относительно песка позволили оценить аллелотоксичность исследуемых образцов почв (Таблица 3, Рисунок 5).



Предшествующая культура на участке:

- | | | |
|----------------------|-----------------------------|-------------------------------|
| 1. Викоовсяная смесь | 5. Разнотравно-злаковый луг | 9. Пшеница |
| 2. Горчица | 6. Разнотравно-злаковый луг | 10. Картофель |
| 3. Картофель | 7. Картофель | 11. Пшеница |
| 4. Ячмень | 8. Смешанный лес | 12. Типчаково-ковыльная степь |

Рис. 5. Аллелопатическое влияние почв¹⁰ на проращивание семян сортов пшеницы, определяемое относительно развития семян в песке. Образцы 1-9 соответствуют дерново-подзолистым почвам, образец 10 – чернозему типичному, 11 – серой лесной почве, 12 – каштановой почве.

Во-первых, аллелотоксичность изученных дерново-подзолистых почв во всех вариантах опыта с сортами яровой пшеницы снижает скорость развития семян зерновых культур даже в образцах залежных почв. Минимальное влияние аллелотоксичности отмечено на каштановой почве под залежью.

Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в статье:

⁹ Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Позднякова А.Д., Завгородняя Ю.А., Исакова С.А. Взаимосвязь предыстории использования и химических свойств почв с их аллелотоксичностью // Почвоведение. – 2020. – №3. – С. 379-386. – DOI 10.31857/S0032180X2003003X. – IF РИНЦ 2020: 2,429 (0,76/0,19)

¹⁰ Образцы 1-9 соответствуют дерново-подзолистым почвам различных видов землепользования, образец 10 – чернозем типичный, 11 – серая лесная почва, 12 – каштановая почва.

Таблица 3. Аллелопатическое влияние почв на прорастание семян сортов пшеницы, определяемое относительно развития семян в песке, %

| № почвы ¹¹ | Яровая пшеница сорт Лиза | Яровая пшеница сорт Агата | Яровая пшеница сорт Любава | Яровая пшеница сорт Злата | Яровая пшеница сорт РИМА | Яровая пшеница сорт Эстер |
|-----------------------|--------------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| 1 | -5 ± 5 | -24 ± 5 | -32 ± 5 | -34 ± 5 | -37 ± 5 | -56 ± 6 |
| 2 | -16 ± 5 | -36 ± 6 | -48 ± 6 | -47 ± 6 | -60 ± 6 | -72 ± 7 |
| 3 | -20 ± 6 | -37 ± 5 | -57 ± 7 | -55 ± 7 | -61 ± 6 | -76 ± 7 |
| 4 | -21 ± 5 | -34 ± 5 | -53 ± 7 | -51 ± 6 | -61 ± 7 | -80 ± 6 |
| 5 | 23 ± 6 | 0 ± 6 | 16 ± 5 | 0 ± 5 | 5 ± 5 | -7 ± 5 |
| 6 | 0 ± 5 | -19 ± 5 | -1 ± 5 | -17 ± 5 | -5 ± 5 | -19 ± 5 |
| 7 | 0 ± 5 | -35 ± 6 | -29 ± 6 | -49 ± 6 | -49 ± 6 | -67 ± 6 |
| 8 | 0 ± 5 | -17 ± 6 | 2 ± 5 | -11 ± 5 | 9 ± 5 | 6 ± 5 |
| 9 | -49 ± 7 | -52 ± 7 | -34 ± 6 | -42 ± 6 | -36 ± 5 | -65 ± 6 |
| 10 | -16 ± 6 | -34 ± 6 | -42 ± 6 | -41 ± 7 | -45 ± 6 | -65 ± 7 |
| 11 | -42 ± 6 | -69 ± 6 | -76 ± 7 | -85 ± 7 | -86 ± 7 | -94 ± 7 |
| 12 | -3 ± 5 | -17 ± 5 | -14 ± 5 | -10 ± 5 | -11 ± 5 | -13 ± 5 |

¹¹ Образцы 1-9 соответствуют дерново-подзолистым почвам различных видов землепользования, образец 10 – чернозем типичный, 11 – серая лесная почва, 12 – каштановая почва. Подробное описание почв приведено в Главе 2, разделе 1.3. «Почвы и иные субстраты для проведения опытов».

Во-вторых, скорость прорастания сортов в изученных почв неодинакова, что свидетельствует об их различной восприимчивости к аллелотоксинам. Наибольшая устойчивость характерна для семян яровой пшеницы сорта Лиза, а наименьшая – для сорта Эстер. При этом, последовательность в ингибировании сортов сохраняется при переходе между почвенными образцами, т.е. сорт Лиза, наиболее устойчивый на образце почвы 1, остается таковым и при переходе на 11 образец. Результаты, когда один сорт сохраняет свое положение в ряду устойчивости к аллелотоксинам на одной почве, а на другой – ингибируется сильнее, практически отсутствуют. Это подтверждается тесной корреляцией между сортами (Таблица 4). Например, коэффициент корреляции между сортом Эстер с сортами Злата, РИМА и Любава варьирует от 0,940 до 0,977.

В-третьих, представленный способ оценки аллелотоксичности почв может быть использован для улучшения существующих систем севооборотов¹², которые ориентированы на подбор культур, но не сортов, которые отличаются по своей восприимчивости к аллелотоксинам.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между сортами яровой пшеницы

| | Лиза | Агата | Любава | Злата | РИМА | Эстер |
|--------|-------|-------|--------|-------|------|-------|
| Лиза | 1,00 | 0,92 | 0,78 | 0,76 | 0,69 | 0,72 |
| Агата | 0,92 | 1,00 | 0,87 | 0,92 | 0,84 | 0,83 |
| Любава | 0,78 | 0,87 | 1,00 | 0,95 | 0,97 | 0,94 |
| Злата | 0,76 | 0,92 | 0,95 | 1,00 | 0,97 | 0,94 |
| РИМА | 0,70 | 0,84 | 0,97 | 0,97 | 1,00 | 0,98 |
| Эстер | 0,728 | 0,83 | 0,94 | 0,94 | 0,98 | 1,00 |

¹² Патент № 2690639 Российская Федерация МПК А01С 1/00 (2006.01) А01G 7/00 (2006.01). Способ выбора зерновых культур для посева на конкретных почвах : № 2018124849 : заявл. 06.07.2018 : опубл. 04.06.2019 / Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Ковалева Н.О., Салимгареева О.А.

Отметим, что результаты, полученные для пшеницы, ячменя, ржи и тритикале, подтверждают наличие последовательности в ингибировании, обнаруженной для сортов яровой пшеницы (Рисунок 6).

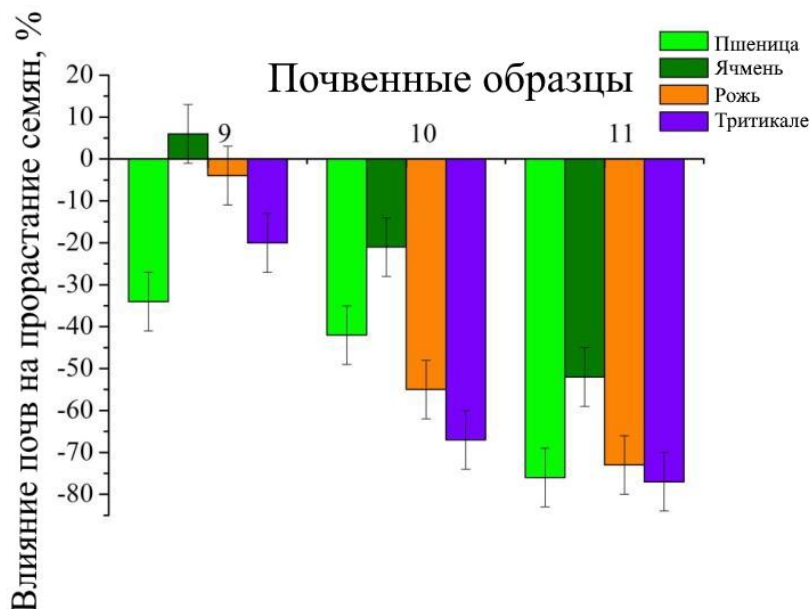


Рис. 6. Аллелопатическое влияние почв¹³ на прорастание семян яровой пшеницы сорт Любава, ярового ячменя сорт Нур, озимой ржи сорт Татьяна и озимого тритикале сорт Немчиновский 56, определяемое относительно развития семян этих культур в песке. Значения указаны с доверительными интервалами при 95% доверительной вероятности.

На следующем этапе была проведена математическая обработка полученных данных по величине ингибирования и химическим свойствам почв. Эти исследования проводили в два этапа: на первом изучили влияние отдельных химических свойств почв на аллелотоксичность, а на втором – их совместное влияние.

Коэффициенты корреляции между аллелотоксичностью почв и отдельными химическими свойствами установлена для сортов яровой пшеницы Эстер и РИМА с P_2O_5 и Любавы с K_2O (Таблица 5). Корреляции

¹³ Образец 9 - дерново-подзолистая почва, 10 – чернозем типичный, 11 – серая лесная почва

между содержанием питательных элементов с аллелотоксичностью для других сортов обнаружено не было.

Таблица 5. Коэффициенты корреляции¹⁴ между ингибированием сортов яровой пшеницы и химическими свойствами почв

| Сорт яровой пшеницы | Ca, мг/100г | pH (KCl) | N, % | P ₂ O ₅ , мг/100г | K ₂ O, мг/100г | S, % | C, % |
|---------------------|-------------|----------|-------|---|---------------------------|-------|-------|
| Лиза | -0.190 | -0.323 | 0.184 | -0.430 | -0.395 | 0.164 | 0.193 |
| Агата | -0.096 | -0.164 | 0.226 | -0.394 | -0.306 | 0.223 | 0.244 |
| Любава | -0.335 | -0.326 | 0.264 | -0.564 | -0.592 | 0.286 | 0.339 |
| Злата | -0.130 | -0.166 | 0.261 | -0.514 | -0.425 | 0.288 | 0.315 |
| РИМА | -0.249 | -0.342 | 0.354 | -0.599 | -0.525 | 0.391 | 0.437 |
| Эстер | -0.271 | -0.423 | 0.409 | -0.651 | -0.555 | 0.449 | 0.493 |

Для проверки совместного влияния химических свойств на аллелотоксичность, определенную для яровой пшеницы, был проведен множественный регрессионный анализ. Уравнение множественной регрессии имеет следующий вид:

$$\hat{y} = -217,43 - 0,24X_1 + 41,21X_2 - 3,03X_3 + 105,04X_4, \quad (1)$$

где X_1 , X_2 , X_3 и X_4 – содержание Ca, pH, содержание P₂O₅ и N, соответственно.

В ходе анализа были сделаны следующие выводы:

1. Коэффициент детерминации для уравнения регрессии $R^2 = 0,81$. Его значимость подтверждается рассчитанным критерием Фишера (Значимость F) $0,011 < 0,05$.
2. В уравнение вошли только те химические свойства, для которых р-значения меньше 0,05, т.е. Ca, pH, P₂O₅, а также N.

Уровень значимости коэффициента корреляции вычисляется при помощи таблицы критических значений Пирсона. Выбираем строку: $K = n - 2 = 10$ при $p = 0.5$ должно быть 0.58 В нашем случае почти все коэффициенты корреляции не превышают по абсолютной величине 0.58.

3. В уравнение не вошли параметры содержания K_2O , S и C.

Коэффициенты в уравнении свидетельствуют о том, что при совместном влиянии химических свойств почв: 1) Ca: чем выше содержание кальция, тем ниже аллелотоксичность; 2) pH: чем выше значение pH, тем больше аллелотоксичность; 3) P_2O_5 : чем выше содержание фосфора, тем ниже аллелотоксичность; 4) N: чем выше содержание азота, тем больше аллелотоксичность. Эти свойства могут влиять на растения, создавая для него стрессовые условия, способствующие выделению аллелотоксинов и накоплению их в почве. При этом химические свойства могут также влиять на прочность связей, закрепляющих аллелотоксины в почвах.

3.2. Снижение аллелотоксичности почв за счёт внесения в них микроорганизмов¹⁵

Учитывая широкое распространение аллелотоксичности почв, показанное в работе, представляло интерес изучение прорастания семян в условиях, когда аллелотоксины будут оказывать минимальное влияние на их развитие. Для этого было необходимо ограничить поступление данных веществ в семена.

В ряде работ приводятся сведения о том, что микроорганизмы могут потреблять аллелотоксины в качестве источника углерода (Inderjit, 1996; Kong et al., 2019). Кроме того, было отмечено (Гродзинский и др., 1979; Лобков, 2017), что внесение в почву навоза позволяет уменьшить аллелотоксичность и её негативное влияние на растения.

Для проверки данного положения, а также оценки изменения аллелотоксичности после внесения органических удобрений исследовали влияние внесения в почвы навоза, молочной сыворотки и их смесей.

По результатам проведенных экспериментов установлено (Рисунок 7-9), что после выдерживания почвы с добавками в течение двух недель наблюдается максимальная скорость развития семян, что свидетельствует о максимальном снижении почвенной аллелотоксичности. Среди изученных видов добавок наилучший эффект на дерново-подзолистой и серой лесной почвах показала смесь навоза крупного рогатого скота (КРС) с молочной сывороткой. Причем эффект применения данной смеси на серой лесной почве примерно в 1,5 раза превышает сумму эффектов применения навоза и сыворотки отдельно (Рисунок 8).

¹⁵ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в работах:

Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Лысак Л.В. Возможность снижения аллелотоксичности почв для зерновых культур // Почвоведение. – 2020. – №1. – С. 102-109. – DOI 10.31857/S0032180X20010074. – IF РИНЦ 2020: 2,429 (0,80/0,27)

Патент № 2696440 Российская Федерация МПК C09K 17/14 (2006.01) C09K 17/32 (2006.01) G01N 33/24 (2006.01). Способ оценки снижения токсикоза почв при внесении молочной сыворотки или навоза : № 2018143688 : заявл. 10.12.2018 : опубл. 01.08.2019 / Федотов Г.Н., Шоба С.А., Федотова М.Ф., Горепекин И.В., Ковалева Н.О., Салимгареева О.А.

Отметим, что аллелотоксичность имеет тенденцию к восстановлению своих исходных значений, которая зависит от типа почвы: для дерново-подзолистой почвы происходит быстрее, чем для серой лесной почвы или чернозема (Рисунок 7-9).

С целью определения вклада микроорганизмов в снижение аллелотоксичности смесь навоза и молочной сыворотки перед добавлением в почву обработали ультразвуком в течение 5 минут. В результате эффективность применения смеси уменьшилась в 3 раза по сравнению с необработанным вариантом.

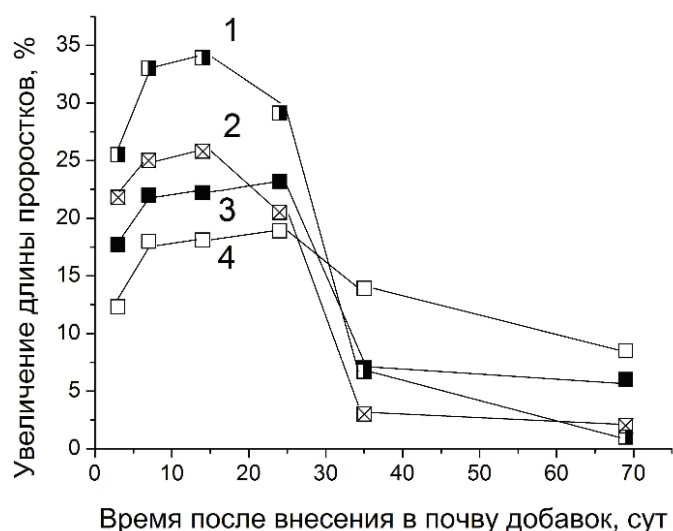


Рис. 7. Изменение длины проростков озимой пшеницы сорт Безенчукская 380 в дерново-подзолистой почве (9) после добавления в нее суспензии навоза КРС в молочной сыворотке (1), навоза КРС (2), конского навоза (3) и молочной сыворотки (4) в сравнении с проращением в исходной почве

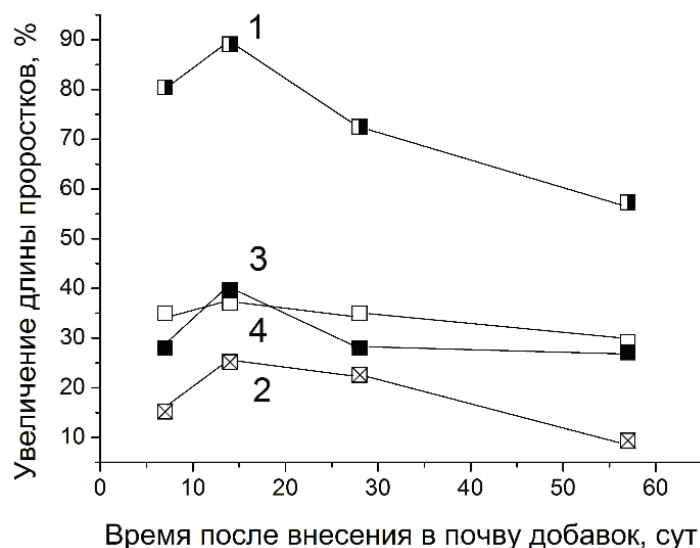


Рис. 8. Изменение длины проростков ярового ячменя сорт Нур в серой лесной почве (11) после внесения в нее суспензии навоза КРС в молочной сыворотке (1), навоза КРС (2), конского навоза (3) и молочной сыворотки (4) в сравнении с проращением в исходной почве.

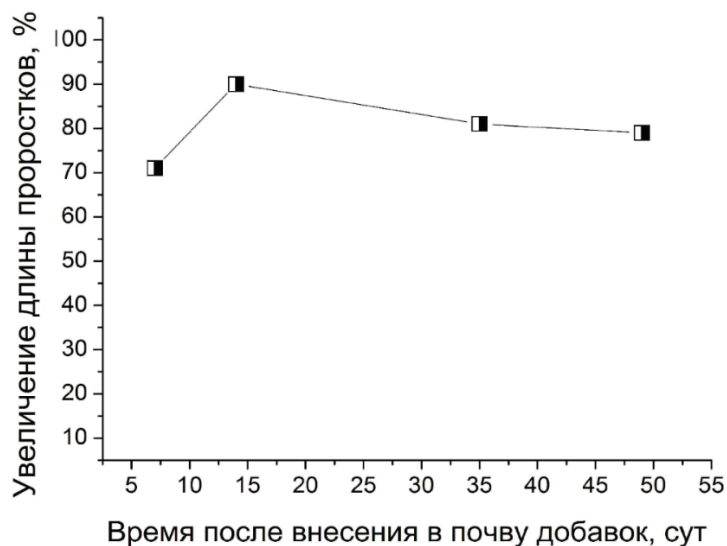


Рис. 9. Кинетика изменения суммарной длины проростков при проращении семян озимой ржи сорт Татьяна в черноземе (10) после внесения в нее суспензии навоза КРС в молочной сыворотке по сравнению с проращением в исходной почве

Сравнение состава микроорганизмов в сыворотке, подвергнутой ультразвуковой обработке, показало снижение в ней общей численности бактерий (в 2 раза к контролю), а также численности сапротрофных бактерий, культивируемых на ГПД среде (в 3 раза). Эти результаты свидетельствуют о ведущей роли микроорганизмов в детоксикации почвенной аллелотоксичности. Дополнительным подтверждением данного утверждения является пропорциональная зависимость между количеством вносимой суспензии навоза КРС с сывороткой и эффектом её применения (Рисунок 10).

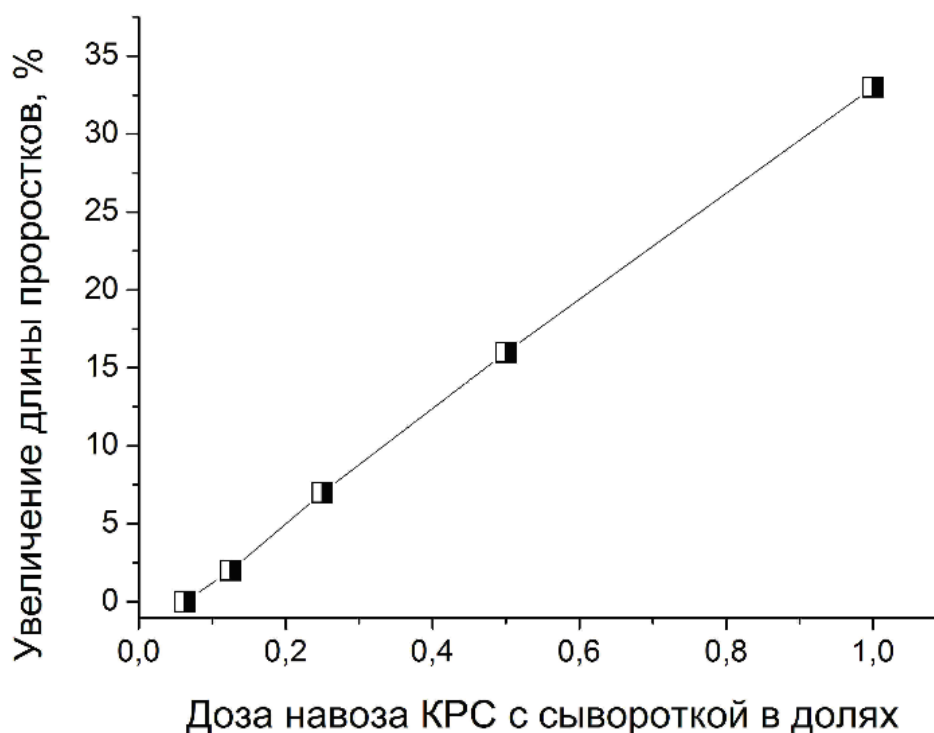


Рис. 10. Влияние количества внесенной суспензии навоза КРС в молочной сыворотке в дерново-подзолистую почву (9) через 2 недели после внесения на увеличение длины проростков озимой пшеницы сорт Безенчукская 380 по сравнению с проращиванием в исходной почве. За 100% взято соотношение 800 : 80 : 24 (почва : сыворотка : навоз КРС соответственно).

Таким образом, внесение в почвы органических добавок (навоза, молочной сыворотки и их смесей) снижает аллелотоксичность¹⁶ изученных почв, а скорость восстановления её исходного уровня зависит от типа почвы. Для дополнительной проверки способности отдельных групп микроорганизмов потреблять аллелотоксины было изучено влияние предпосевной обработки семян на их прорастание в аллелотоксичных почвах.

¹⁶ Полученные результаты по ускорению прорастания семян также можно объяснить выделением стимулирующих веществ микроорганизмами, содержащимися в навозе и молочной сыворотке. Однако данное предположение не противоречит объяснению, приведенному в работе, так как данные процессы могут реализовываться параллельно.

3.3. Снижение негативного влияния аллелотоксинов на прорастание семян путем их предпосевной обработки микроорганизмами¹⁷

Для реализации поставленной задачи семена яровой пшеницы сорт Лиза были обработаны штаммами актиномицетов рода *Streptomyces* и проращены в почвах с известной аллелотоксичностью.

Установлено (Таблица 6), что 4 из 18 проверенных штаммов (а 3, ер/28, ер/21, L/28) улучшали прорастание семян пшеницы.

Таблица 6. Влияние суспензии актиномицетов рода *Streptomyces* на прорастание семян пшеницы в дерново-подзолистой почве (9) с аллелотоксичностью -27%

| № опыта | Номер штамма ¹⁸ | Эффект, % | Место выделения штамма |
|---------|----------------------------|-----------|----------------------------|
| 1 | 5/15 | 0 | Сапропель |
| 2 | а 1 | + 7 | Тропические почвы |
| 3 | а 2 | + 7 | Тропические почвы |
| 4 | 51 | - 9 | Почва, загрязнённая нефтью |
| 5 | 53 | - 5 | Почва, загрязнённая нефтью |
| 6 | КС1 12 | 0 | Кишечная жидкость |
| 7 | а 3 | + 9 | Тропические почвы |
| 8 | а 4 | - 1 | Тропические почвы |
| 9 | КС1 15 | - 5 | Кишечная жидкость |
| 10 | КС1 17 | + 1 | Кишечная жидкость |
| 11 | 2/15 | + 8 | Сапропель |

¹⁷ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в статье:

Шоба С. А., Грачева Т.А., Степанов А.Л., Федотов Г.Н., Горепекин И.В. О природе влияния некоторых мицелиальных актинобактерий на прорастание семян яровой пшеницы в почвах // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2021. – Т. 498. – №. 1. – С. 275-278. DOI 10.31857/S2686738921030136– IF РИНЦ 2021: 0,868 (0,42/0,08).

¹⁸ Номера штаммов приведены по внутренней классификации кафедры Биологии почв Факультета почвоведения МГУ им. М.В.Ломоносова

| № опыта | Номер штамма ¹⁹ | Эффект, % | Место выделения штамма |
|---------|----------------------------|-----------|----------------------------------|
| 12 | ep/21 | + 18 | Возд. почва эпифитов из корзинок |
| 13 | ep/10 | - 3 | Возд. почва эпифитов из корзинок |
| 14 | S 20/14 | + 7 | Аллювиальная почва, 20 см |
| 15 | L/28 | + 23 | Опад |
| 16 | ep/28 | + 17 | Возд. почва эпифитов из корзинок |
| 17 | S 20/21 | + 4 | Аллювиальная почва, 20 см |
| 18 | ep/27 | + 6 | Возд. почва эпифитов из корзинок |

Так как на развитие семян могли оказывать влияние и стимулирующие биологически активные вещества, выделяемые актиномицетами, был проведен посев обработанных семян в песок. В случае, если микроорганизмы действительно выделяют стимулирующие вещества, на почвах и на песке должны были наблюдаться сходные величины стимуляции.

Однако проведенные эксперименты показали, что стимуляция семян актиномицетами штаммов а 3, ep/28, ep/21, L/28 на песке практически отсутствует. Следовательно, биологическая активность при обработке семян данными штаммами основана на их способности потреблять аллелотоксины.

Для дополнительной проверки способности микроорганизмов потреблять аллелотоксины изучили развитие актиномицетов на среде с кумарином, который является распространенным аллелотоксином (Гродзинский и др., 1979), в качестве основного источника питания.

Было установлено, что штаммы, которые не стимулируют прорастание семян в почвах (рис. 11, А), развиваются на среде с кумарином значительно хуже, чем актиномицеты, которые улучшают развитие семян (рис. 11, Б).

Таким образом, штаммы актиномицетов, улучшающие прорастание семян в почвах и хорошо развивающиеся на аллелотоксинах (кумарине)

¹⁹ Номера штаммов приведены по внутренней классификации кафедры Биологии почв Факультета почвоведения МГУ им. М.В.Ломоносова

способны снижать влияние этих веществ на развитие семян. Полученные результаты также подтверждают корректность использования разработанной методики биотестирования для оценки влияния почвенной аллелотоксичности на прорастание семян.



Рис. 11. Рост штаммов актиномицетов рода *Streptomyces* 51 (А) и L/28 (Б) на среде с кумарином.

На основе полученных результатов можно заключить, что увеличение численности и активности микроорганизмов, потребляющих аллелотоксины в качестве источника углерода, может улучшать прорастание семян на почвах с высоким уровнем аллелотоксичности. Однако потребление аллелотоксинов в значительной мере зависит от наличия других питательных элементов (Blum et al., 1991), поэтому при низкой обеспеченности другими питательными элементами снижение аллелотоксичности почв маловероятно. Ещё одним ограничением использования микроорганизмов для снижения аллелотоксичности почв является необходимость адаптации микробного сообщества к условиям среды, что обуславливает замедленное действие препаратов на их основе (Максимов и др., 2011). В таком случае оперативная поддержка растения при возникновении стрессовых факторов, сопровождаемых выделением аллелотоксинов, представляется маловероятной, что делает необходимым поиск иных путей снижения негативного влияния почвенной аллелотоксичности на развитие растений. В

связи с этим, важную роль при решении данной задачи представляет ответ на вопрос о месте закрепления аллелотоксинов в почве.

3.4. Получение представлений о закреплении аллелотоксинов в почвах²⁰

В ходе работы было обнаружено, что пробоподготовка почвенных образцов оказывает значительное влияние на измеряемую величину аллелотоксичности. Так, образцы, сохраненные во влажном состоянии с момента отбора до проведения эксперимента, имели меньшие значения аллелотоксичности по сравнению с образцами, которые были высушены до воздушно-сухого состояния, а затем вновь увлажнены (Таблица 7). С методической точки зрения данный вопрос имеет большое значение, поэтому природа данного явления была изучена подробнее.

Таблица 7. Аллелопатическое влияние почв на семена яровой пшеницы сорт Лиза

| Почва и год отбора образца ²¹ | Воздействие почвы ²² , % |
|--|-------------------------------------|
| Д-п почва 5 – ВУ–2019 | - 29±4 |
| Д-п почва 5* – И–2019 | - 11±3 |
| Д-п почва 9 – ВУ–2019 | - 27±4 |
| Д-п почва 9* – И–2019 | + 23±3 |
| Чернозем 10 – ВУ–2019 | +24±3 |
| С-л почва 11 – ВУ–2019 | - 14±3 |
| С-л почва 11* – И–2019 | 0±2 |

²⁰ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях:

Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Л.В. Лысак, Д.И. Потапов Аллелотоксичность почв и разработка сорбционно-стимулирующего препарата для ускорения начальной стадии развития растений из семян яровой пшеницы // Почвоведение. – 2020. – №9. – С. 1121-1131. – DOI 10.31857/S0032180X2009004X. – ИФ РИНЦ 2020: 2,429 (1,04/0,26)

Потапов Д. И., Шваров А. П., Горепекин И. В., Салимгареева О.А., Федотов Г.Н. Влияния пробоподготовки почвенных образцов на их теплогидрофизические свойства и аллелотоксичность // Почвоведение. — 2022. — № 3. — С. 315–325. DOI 10.31857/S0032180X2203011X ИФ РИНЦ: 2,417(1,06/0,21)

²¹ Номера почв, помеченные значком * означают контрольный образец, сохраненный во влажном состоянии с момента отбора. Номера без * обозначают почвы, высушенные до воздушно-сухого состояния и увлажненные до значений влажности, соответствующих моменту отбора

²² Отличия в значениях аллелотоксичности ВУ почв по сравнению с данными таблицы 2 связаны с разными годами отбора и, как следствие, предшествующими культурами на участках.

Для объяснения полученных результатов было выдвинуто предположение о том, что в ходе высушивания почв происходит гибель микроорганизмов, а при дальнейшем увлажнении – восстановление их численности. При этом структура сообщества микроорганизмов может изменяться, приводя к изменению аллелотоксичности почв.

Для проверки этого предположения изучили состав микроорганизмов в образцах дерново-подзолистой почвы 9 и 9*. Данные экспериментов свидетельствуют о снижении общей численности бактерий в образце, прошедшем через высушивание (Таблица 8). Кроме того, численность спор грибов в данном варианте выше – 0,25 против 0,11 млрд в 1 г соответственно. В варианте с высушиванием также была отмечена пониженная численность сапротрофных культивируемых бактерий (Таблица 9).

Состав бактериального опыта между изученными пробоподготовками также отличался. В контрольном варианте без высушивания было максимальное содержание грамотрицательных бактерий и меньше актиномицетов и коринеформ (43%, 27% и 23% соответственно), а в варианте с высушиванием доля грамотрицательных бактерий уменьшилась до 27%, а актиномицетов и коринеформ возростала до 30% и 33% соответственно.

Таким образом, в контроле выше численность бактерий и длина грибного мицелия, а при высушивании – больше спор. Кроме того, численность культивируемых сапротрофных бактерий в контроле также выше. В структуре сапротрофного бактериального комплекса контрольного образца доминирующей группой выступали грамотрицательные бактерии, а в варианте с высушиванием – коринеформы и актиномиценты.

Из полученных данных можно сделать вывод о том, что в ходе высушивания происходит снижение численности микроорганизмов, что не позволяет объяснить увеличение аллелотоксичности с позиции изменения количества микроорганизмов почв.

Для выдвижения альтернативного объяснения увеличения аллелотоксичности при высушивании и дальнейшем увлажнении почвенного

образца следует более подробно рассмотреть природу аллелотоксинов и процессов, происходящих в почвах при высушивании.

Таблица 8. Общая численность бактерий, длина грибного мицелия и численность спор грибов в образцах дерново-подзолистой почвы (9 и 9*)

| Образец почвы | Бактерии млрд/г | Грибы | |
|---------------|--------------------|--------------|---------------|
| | | Мицелий, м/г | Споры, млрд/г |
| 9* – И | 7,1±0,7 | 1340±120 | 0,11±0.01 |
| 9 – ВУ | 6,1±0,6 | 1007±100 | 0,25±0,03 |

Таблица 9. Численность и таксономический состав культивируемых сапротрофных бактерий (глюкозо-пептонно-дрожжевая среда – ГПД) в образцах дерново-подзолистой почвы (9 и 9*)

| Образец почвы | Численность, млн. КОЕ/г | Актиноми-цеты, числ. млн. КОЕ / г / % | Споровые числ. млн. КОЕ / г / % | Корине-формы, числ. млн. КОЕ/г / % | Грамотрица-тельные, числ. млн. КОЕ / г / % |
|---------------|-------------------------|---------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------|--|
| 9* – И | 4,3±0,4 | 1,2±0,2 / 27% | 0,3±0,03 / 7% | 1,0±0,1 / 23% | 1,8±0,2 / 43% |
| 9 – ВУ | 3,1±0,3 | 1,0±0,1 / 30% | 0,3±0,03 / 10% | 1,1±0,1 / 33% | 0,7±0,1 / 27% |

Ранее в литературном обзоре было отмечено, что аллелотоксины закреплены в почвах связями с сильно отличающейся энергией (Гродзинский и др., 1979; Blum et al., 1991; Cheng, 1992; Reigosa et al., 2006; Vinken and Schäffer, 2005). Принимая во внимание, что вымывание аллелотоксинов из почв лучше происходит при использовании неполярных растворителей, чем

воды (Гродзинский и др., 1979), а также, что основная часть ароматических соединений находится в гидрофобной фракции водорастворимого органического вещества (Соколова, 2020), можно предположить, что аллелотоксины закрепляются на гидрофобных участках частиц почвы. В этом случае, пробоподготовка, способствующая увеличению доступности гидрофобных участков, располагающихся на поверхности почвенных частиц, должна приводить к повышению доступности аллелотоксинов для растений.

Такой пробоподготовкой является высушивание почвенного образца. В соответствии с моделью наноструктурной организации специфического органического вещества почв при удалении воды из образца почв в ходе высушивания гидрофобность их поверхности возрастает (Федотов и др., 2014). Это происходит за счёт того, что гуминовые вещества (ГВ), обладающие дифильной поверхностью (Милановский, 2009), в процессе высушивания перестраиваются таким образом, что их гидрофильные участки начинают контактировать между собой и водой. Гидрофобные участки, поддерживающие структуру геля во влажном состоянии, наоборот, выходят на поверхность, тем самым повышая её гидрофобность (Федотов и др., 2014). Увеличение гидрофобности почв с уменьшением содержания в них воды было показано для различных почв зонального ряда (Потапов, 2022). При повторном увлажнении образца происходит обратная перестройка гуминовых веществ с уменьшением доли гидрофобных участков на поверхности частиц. Однако полного возврата к исходному состоянию не происходит. Причиной этому является недостаток энергии в системе. Восполнить её можно путём температурной обработки влажных почв.

Проведенная проверка по влиянию температурной обработки влажных почв на величину их аллелотоксичности показала (Таблица 10), что при 80 °С и 100°С аллелотоксичность образца дерново-подзолистой почвы (9) уменьшилась с -27% до 0%, однако возврата к исходной величине стимуляции +23% не происходило.

Следует отметить, что при более высоких температурах обработки (автоклавирование при 148°C, давлении 4,5 атм.) аллелотоксичность образцов резко возрастала (Таблица 10), что нельзя объяснить с позиции существующей модели структурного перехода, которая корректна для описания поведения дифильных молекул.

Между тем, молекулы ГВ не только обладают дифильной поверхностью, но и, обладая размером 2-10 нм (Osterberg and Mortensen, 1992), являются коллоидами. Одним из свойств коллоидных систем является способность взаимодействия в дальнем и ближнем минимумах агрегации (Дерягин и др., 1987). При этом контакты через гидрофобные участки могут возникать только в ближнем минимуме, т.е. при непосредственном взаимодействии поверхности частиц между собой. В дальнем минимуме агрегации этот контакт должен отсутствовать. В подобных условиях аллелотоксины, во многих случаях представляющие собой дифильные молекулы (Cheng and Cheng, 2015), должны закрепляться на границе между гидрофобными участками ГВ и воды, снижая таким образом избыточную поверхностную энергию (Рисунок 12).

Таблица 10. Влияние температуры обработки дерново-подзолистой почвы (9) на изменение величины аллелотоксичности²³ на яровой пшенице сорт Лиза

| Температура обработки, °С | Итоговая аллелотоксичность, % | Примечания |
|---------------------------|-------------------------------|---|
| 80 | 0 | Прогрев проводили в замкнутом сосуде в присутствии воды |
| 100 | 0 | |
| 120 | - 12 | Прогрев проводили в автоклаве при разных давлениях пара |
| 148 | - 75 | |

²³ Начальная аллелотоксичность почвы, определенная в ходе предыдущих опытов, составляет -27% (Таблица 5)

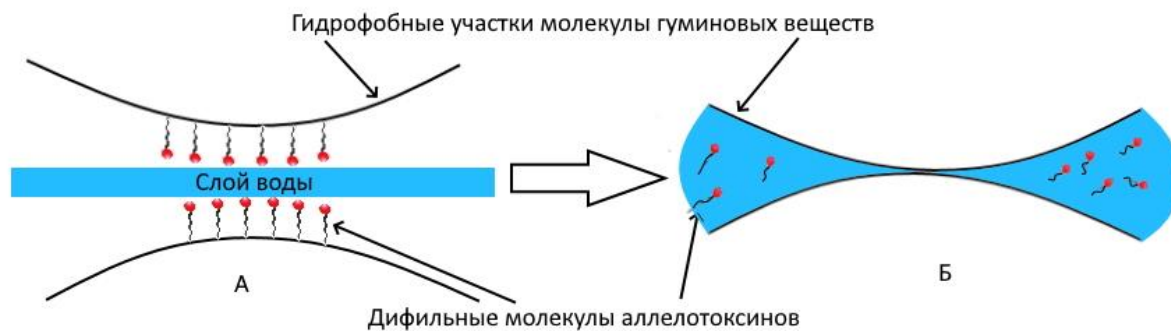


Рис. 12. Взаимодействие гидрофобных участков молекул гуминовых веществ и аллелотоксинов в дальнем (А) и ближнем (Б) минимумах агрегации

С рассматриваемых позиций переход из дальнего минимума агрегации в ближний для молекул ГВ должен сопровождаться выделением аллелотоксинов и других веществ из пространства между гидрофобными участками. Это предположение было подтверждено в ходе экспериментов по изучению электропроводности почвенных вытяжек из почв с различной пробоподготовкой (Таблица 11). Полученные результаты свидетельствуют о том, что в автоклавированных при 148°C и давлении 4,5 атмосферы образцах почв значительно возрастает электропроводность, что свидетельствует о переходе в почвенный раствор не только аллелотоксинов, но также ионов, повышающих электропроводность вытяжек.

Таблица 11. Влияние автоклавирования на электропроводность дерново-подзолистой почвы (9*)

| Почва | Электропроводность, мСм/см |
|-------------------|-------------------------------|
| Автоклавированная | $1,32 \pm 0,22$ |
| Исходная | $0,59 \pm 0,02$ |

Следует отметить, что повышенная аллелотоксичность автоклавированных образцов почв, полученная нами в ходе экспериментов, коррелирует с данными других исследователей (Blum et al., 1991), показавших, что фенольные кислоты при автоклавировании переходят из связанных в доступные для растений формы.

Таким образом, на основе экспериментальных и литературных данных можно сделать вывод о том, что аллелотоксины могут закрепляться на границе контакта гидрофобных участков молекул ГВ и воды, уменьшая избыточную поверхностную энергию на этой границе. При высушивании почвенных образцов происходит два процесса, способствующие увеличению уровня аллелотоксичности:

1) структурный переход, сопровождаемый повышением гидрофобности поверхности почвенных частиц и освобождением аллелотоксинов, находящихся на этих гидрофобных участках (они перестают снижать межфазное поверхностное натяжение на границе с водой);

2) переход частиц из дальнего минимума агрегации в ближний (т.е. непосредственный контакт), в результате чего почвенный раствор между гидрофобными участками с закрепленными аллелотоксинами выходит в почвенный раствор.

Кроме того, полученные результаты дают основание полагать, что снижение негативного влияния аллелотоксинов на растения может быть реализовано путём снижения активности данных веществ. Для этого целесообразно использовать гуматы и препараты на их основе.

3.5. Снижение негативного влияния аллелотоксинов при использовании сорбционных смесей²⁴

Из литературы известно (Котельников и др., 2022; Соколова, 2020), что сорбционной способностью к аллелотоксинам обладают глинистые минералы. Так, при изучении сорбции бензойной кислоты на монтмориллоните было выдвинуто предположение, что наиболее вероятными механизмами её закрепления являются мостиковые связи на внешних базальных гранях и электростатическое взаимодействие бензоата с положительно заряженными функциональными группами на боковых сколах кристаллитов (Котельников и др., 2022). При этом также установлено (Куликова, 1999; Fukushima et al., 2014; Li et al., 2003), что комплексы из гуматов и глинистых минералов лучше сорбируют органические вещества при совместном применении, поэтому для ограничения негативного влияния почвенных аллелотоксинов на прорастание семян использовали бентонитогуматовую смесь.

Полученные результаты свидетельствуют (Таблица 12, 13, Рисунок 13), что для яровой пшеницы сорта Лиза наибольшая величина стимуляции наблюдается при использовании кальциевого бентонита 40 г/л и 10 г/л гумата и расходе препарата 40 л/т семян (Таблица 12). В этом случае стимуляция прорастания семян достигает 30%.

При проверке состава на различных дерново-подзолистых почвах было показано (Рисунок 14), что эффект его применения прямо пропорционален аллелотоксичности почв. Это свидетельствует о том, что в основе действия

²⁴ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в работах:

Федотов Г.Н., Шоба С.А., **Горепекин И.В.** Аллелотоксичность почв и способы уменьшения ее негативного влияния на начальную стадию развития растений // Почвоведение – 2020. – №8. – С. 1007-1015. – DOI 10.1134/s0032180x19040051. – IF РИНЦ 2022: 10.31857/S0032180X20080067. – IF РИНЦ 2020: 2,429 (0,89/0,30)

Патент № 2724511 Российская Федерация МПК А01С 1/06 (2006.01) А01N 25/02 (2006.01) А01N 37/08 (2006.01) А01Р 21/00 (2006.01). Модифицированный кальциевым бентонитом гумусовый препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы : № 2019129714 : заявл. 20.09.2019 : опубл. 23.06.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., **Горепекин И.В.**

Патент № 2722727 Российская Федерация МПК А01С 1/06 (2006.01) А01N 25/02 (2006.01) А01N 37/08 (2006.01) А01Р 21/00 (2006.01). Модифицированный натриевым бентонитом гумусовый препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы : № 2019129712 : заявл. 20.09.2019 : опубл. 03.06.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., **Горепекин И.В.**

сорбционного препарата лежит закрепление аллелотоксинов и снижение их негативного влияния на семена.

Таблица 12. Влияние предпосевной обработки семян яровой пшеницы сорт Лиза суспензиями кальциевого бентонита с гуматом на прорастание семян в дерново-подзолистой почве (9)

| № | Концентрация бентонита, г/л | Концентрация гумата, г/л | Расход суспензии, л/т | Эффект, % |
|----|-----------------------------|--------------------------|-----------------------|-----------|
| 1 | 5-40 | 0 | 20 | 4-7±3 |
| 2 | 20 | 10 | 20 | 15±4 |
| 3 | 20 | 20 | 20 | 15±3 |
| 4 | 40 | 10 | 20 | 25±5 |
| 5 | 40 | 20 | 20 | 14±3 |
| 6 | 40 | 40 | 20 | 5±4 |
| 7 | 20 | 5 | 20 | 8±3 |
| 8 | 40 | 5 | 20 | 16±4 |
| 9 | 40 | 15 | 20 | 16±4 |
| 10 | 60 | 20 | 20 | - 3±3 |
| 11 | 60 | 10 | 20 | - 3±3 |
| 12 | 40 | 10 | 30 | 27±5 |
| 13 | 40 | 10 | 40 | 30±5 |

Таблица 13. Влияние предпосевной обработки семян яровой пшеницы сорт Лиза суспензиями натриевого бентонита с гуматом на прорастание семян в дерново-подзолистой почве (9)

| № | Концентрация бентонита, г/л | Концентрация гумата, г/л | Расход суспензии, л/т | Эффект, % |
|---|-----------------------------|--------------------------|-----------------------|-----------|
| 1 | 20 | 5 | 20 | 13±3 |
| 2 | 20 | 10 | 20 | 6±3 |

| № | Концентрация бентонита, г/л | Концентрация гумата, г/л | Расход суспензии, л/т | Эффект, % |
|----|-----------------------------|--------------------------|-----------------------|-----------|
| 3 | 40 | 5 | 20 | 13±3 |
| 4 | 40 | 10 | 20 | 11±3 |
| 5 | 40 | 20 | 20 | 21±4 |
| 6 | 40 | 40 | 20 | 16±4 |
| 7 | 40 | 30 | 20 | 9±3 |
| 8 | 60 | 20 | 20 | 6±3 |
| 9 | 60 | 30 | 20 | 1±3 |
| 10 | 60 | 40 | 20 | 2±3 |
| 11 | 50 | 20 | 20 | 16±4 |
| 12 | 50 | 20 | 30 | 18±5 |
| 13 | 50 | 20 | 40 | 13±3 |

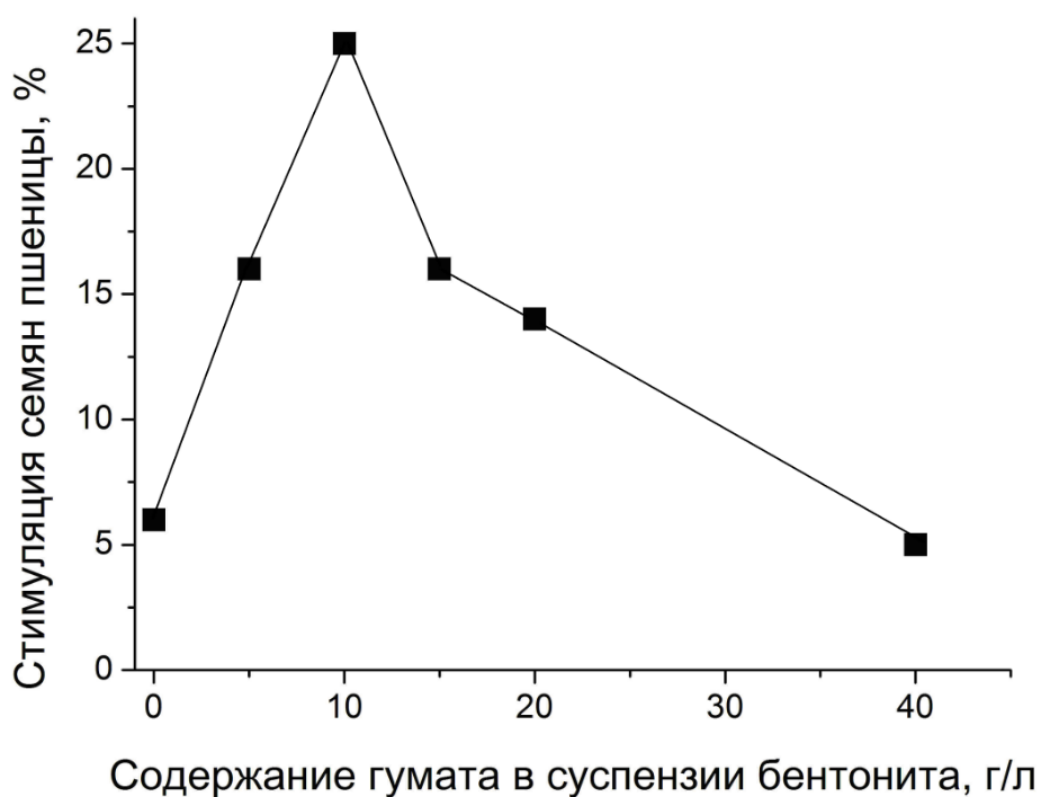


Рис. 13. Влияние содержания гумата в суспензии кальциевого бентонита с концентрацией 40 г/л на стимуляцию прорастания семян яровой пшеницы сорт Лиза

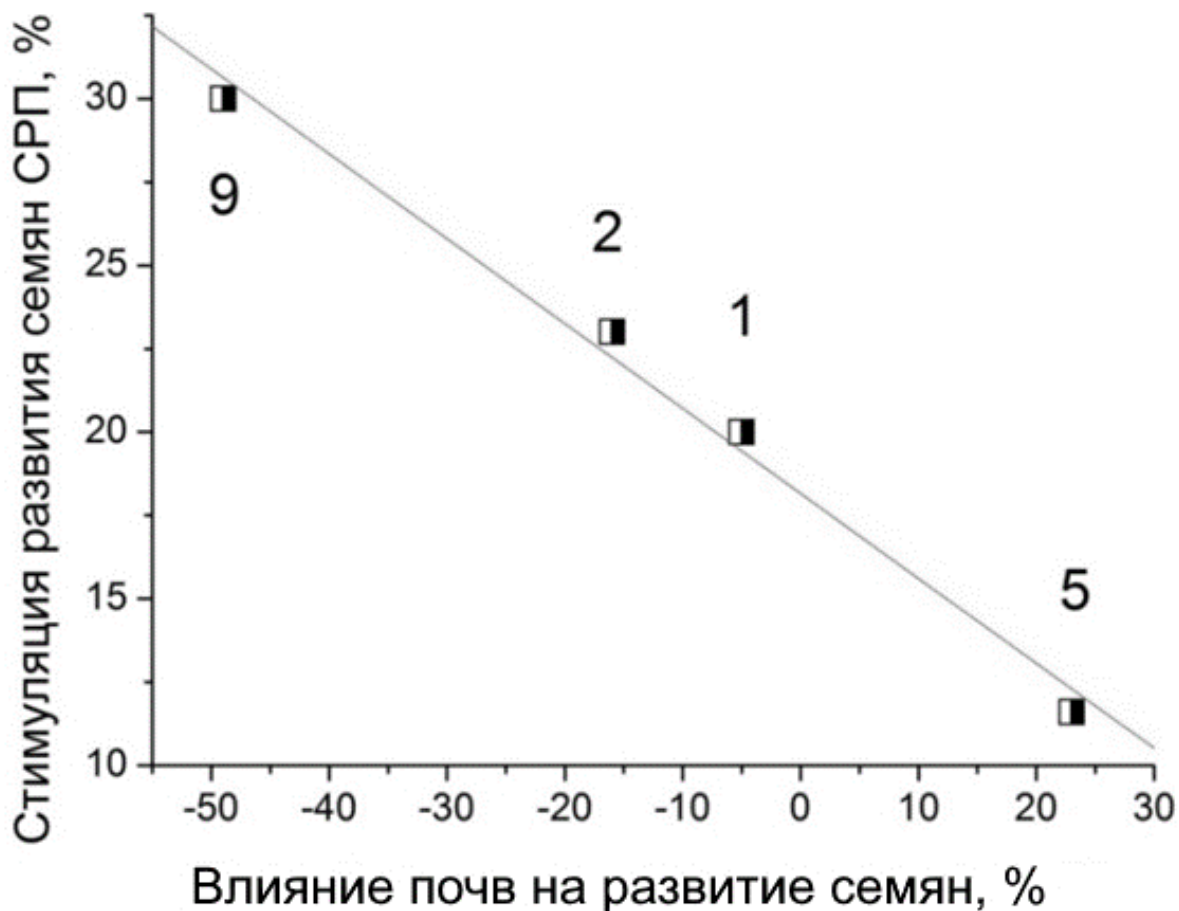


Рис. 14. Влияние аллелотоксичности почв на эффективность сорбционного препарата на основе кальциевого бентонита на прорастание семян яровой пшеницы сорт Лиза в дерново-подзолистых почвах. Цифрами указаны номера почв

Однако положительный эффект при применении СРП наблюдается только для сортов Лиза и Злата (+30 и +25%) (Таблица 14). Обработка семян яровой пшеницы сорта Агата практически не оказывает влияние на процесс прорастания (+4%), а сорта Любава, Эстер и РИМА замедляют своё развитие при применении СРП (-7%, -14% и -17% соответственно).

Для объяснения полученных данных было выдвинуто предположение, что семена могут потреблять из почв не только аллелотоксины, но и стимулирующие биологически активные вещества (БАВ). В этом случае использование сорбентов с широким набором активных центров для

предпосевной обработки может приводить к закреплению не только аллелотоксинов, но и почвенных БАВ, стимулирующих прорастание семян. Для проверки наблюдаемого явления, мы изучили влияние послеуборочного дозревания семян, в которых запас питательных веществ ещё не сформирован (Корячкина и Хмелева, 2014), на их прорастание в дерново-подзолистой почве (Таблица 15).

Таблица 14. Влияние предпосевной обработки семян препаратом на основе кальциевого бентонита (40 г/л) с гуматом (10 г/л) на дерново-подзолистой почве (9)

| Сорт яровой пшеницы | Эффект, % |
|---------------------|-----------|
| Лиза | + 30±5 |
| Злата | + 25±5 |
| Агата | + 4±3 |
| Любава | - 7±3 |
| Эстер | - 14±4 |
| РИМА | - 17±4 |

Из полученных данных можно сделать вывод (Таблица 15), что семена, не прошедшие послеуборочное дозревание, во всех случаях развивались на почвах лучше в сравнении с семенами после дозревания. Основное отличие между этими семенами состоит в том, что не прошедшие послеуборочное дозревание семена ещё не закончили формирование запаса биологически активных веществ (БАВ) (Корячкина и Хмелева, 2014), поэтому они потребляли их из почв.

С рассматриваемых позиций, использование глинистых минералов, обладающих широким набором активных центров (Шинкарев и др., 2007), в сочетании с ГВ приводит к образованию комплексов, способных сорбировать широкий спектр органических веществ, куда входят не только

аллелотоксины, но и другие БАВ, потребляемые семенами из почв при прорастании.

Таблица 15. Влияние дерново-подзолистой почвы (9) на прорастание и развитие семян пшеницы по сравнению с их развитием в песке, выраженное в процентах стимуляции (+) или ингибирования (-)

| Сорта яровой пшеницы | Время, прошедшее после сбора урожая | |
|----------------------|-------------------------------------|--------------|
| | 1-1,5 месяца | 2,5-3 месяца |
| Злата | + 17±4 | - 42±6 |
| РИМА | + 36±6 | - 36±6 |
| Эстер | +273±20 | - 65±7 |
| Агата | - 25±5 | - 52±6 |
| Лиза | - 12±3 | - 49±6 |
| Любава | + 2±3 | - 34±5 |

Для заполнения активных центров бентонито-гуматового комплекса, на которых могут закрепляться необходимые для прорастания БАВ из почв к СРП добавляли различные вещества: гидролизат казеина, пептон, но значимый эффект был получен только при введении автолизата пивных дрожжей (АПД), содержащий широкий спектр БАВ (Чичина, 2014) – витамины, аминокислоты, пептиды и др.

Проведенные опыты на яровой пшенице сорт Любава, одном из ранее угнетаемых сортов, показали заметное повышение эффективности использования СРП: предпосевная обработка перестала замедлять прорастания семян, но стала стимулировать их (Рисунок 15), что подтвердило ранее выдвинутое предположение о поступлении стимулирующих БАВ из почв в развивающиеся семена.

При этом действие СРП на яровой пшенице сорта Лиза свидетельствовало о том (Рисунок 14), что использование стимуляторов для предпосевной обработки семян реализуется на фоне негативного влияния

почвенных аллелотоксинов, что, вероятно, приводило к их низкой эффективности и невоспроизводимости получаемых результатов.

В результате проведенных исследований был разработан состав (Бентонит кальция – Гумат – АПД), который не только закреплял почвенные аллелотоксины, но и в минимальной степени сорбировал БАВ, необходимые для прорастания семян. Этот препарат мог в полной мере реализовать потенциал существующих стимуляторов развития семян.

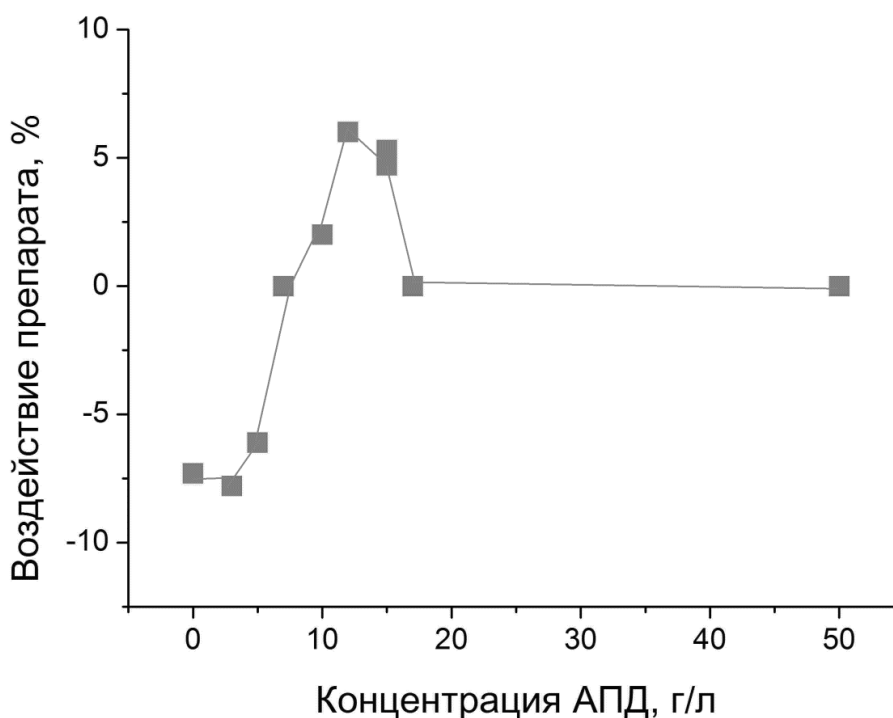


Рис. 14. Влияние содержания АПД в суспензии бентонита (40 г/л) с гуминовым препаратом (10 г/л) на прорастание семян яровой пшеницы сорт Любава

3.6. Повышение эффективности ранее известных стимуляторов при снижении негативного влияния почвенной аллелотоксичности²⁵

Сложно ожидать, что для всех существующих веществ стимуляторов будет наблюдаться повышение эффективности при их совместном использовании с разработанным препаратом (Бентонит кальция – Гумат – АПД). Закрепление на глино-гумусовых комплексах в условиях конкуренции за активные центры сорбента между различными молекулами представляет собой трудно прогнозируемую задачу, однако возможность повышения эффективности для некоторых стимуляторов была реальной, поэтому исследования были продолжены в этом направлении.

При использовании разработанного препарата в сочетании с добавками препарата Бутон, щавелевой, янтарной и фумаровой кислот, а также парааминобензойной кислоты (ПАБК) было обнаружено, что для всех этих веществ величина стимуляции резко возрастает с 4-9% для индивидуальных веществ до нескольких десятков процентов (Таблица 16, Рисунок 16-18).

Отметим, что применение сорбционных составов и веществ-стимуляторов без АПД приводила к заметному снижению их эффекта для семян изученных сортов (Таблица 16). Вероятно, это связано с тем, что наблюдаемый нами эффект является результатом суммарного воздействия БАВ-стимуляторов и аллелотоксинов, поступающих из почв в семена.

²⁵ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях:

Федотов Г.Н., Шоба С.А., Горепекин И.В. Аллелотоксичность почв и способы уменьшения ее негативного влияния на начальную стадию развития растений // Почвоведение – 2020. – №8. – С. 1007-1015. – DOI 10.1134/s0032180x19040051. – IF РИНЦ 2022: 10.31857/S0032180X20080067. – IF РИНЦ 2020: 2,429 (0,89/0,30)

Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Лысак Л.В., Потапов Д.И. Аллелотоксичность почв и разработка сорбционно-стимулирующего препарата для ускорения начальной стадии развития растений из семян яровой пшеницы // Почвоведение. – 2020. – №9. – С. 1121-1131. – DOI 10.31857/S0032180X2009004X. – IF РИНЦ 2020: 2,429 (1,04/0,26)

Шоба С. А., Горепекин И. В., Федотов Г. Н., Грачева Т. А. Повышение эффективности стимуляции развития проростков семян яровой пшеницы при предпосевной обработке гормонами роста растений // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. - 2020. - Т. 493. - № 4. - С. 404-407. DOI 10.31857/S2686738920040228. – IF РИНЦ 2021: 0,868 (0,45/0,11)

Таблица 16. Влияние предпосевной обработки семян яровых пшениц суспензиями препаратов на основе СРП на прорастания семян в дерново-подзолистых почвах²⁶

| Сорт пшеницы | Номер почвы | Состав препарата ²⁷ , г/л | Эффект, % |
|--------------|-------------|--------------------------------------|-----------|
| Лиза | 2 | БК-Г-ФК (40-10-1) | +12±3 |
| | | БК-Г-АПД-ФК (40-10-12-1) | +24±4 |
| | 2 | БК-Г-ЯК (40-10-0,06) | +8±3 |
| | | БК-Г-АПД-ЯК (40-10-12-0,06) | +23±4 |
| | 2 | БК-Г-ЩК (40-10-2) | +7±3 |
| | | БК-Г-АПД-ЩК (40-10-12-2) | +21±4 |
| | 2 | БК-Г-Бутон (40-10-2) | +8±3 |
| | | БК-Г-АПД-Бутон (40-10-12-2) | +34±5 |
| | 3 | БК-Г-ПАБК (40-10-0,75) | +28±5 |
| | | БК-Г-АПД-ПАБК (40-10-12-0,75) | +31±5 |
| Любава | 1 | БК-Г-ФК (40-10-1) | 0±3 |
| | | БК-Г-АПД-ФК (40-10-12-1) | +25±5 |
| | 1 | БК-Г-ЯК (40-10-0,06) | -9±3 |
| | | БК-Г-АПД-ЯК (40-10-12-0,06) | +20±4 |
| | 1 | БК-Г-ЩК (40-10-2) | -16±4 |
| | | БК-Г-АПД-ЩК (40-10-12-2) | +19±4 |
| | 9 | БК-Г-Бутон (40-10-2) | +2±3 |
| | | БК-Г-АПД-Бутон (40-10-12-2) | +25±5 |
| | 2 | БК-Г-ПАБК (40-10-0,75) | -2±3 |
| | | БК-Г-АПД-ПАБК (40-10-12-0,75) | +11±3 |

²⁶ Ряд составов, приведенных в таблице, защищен патентами:

Патент № 2728688 Российская Федерация МПК А01С 1/06 (2006.01). Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе щавелевой кислоты : № 2019140430 : заявл. 09.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., **Горепекин И.В.**

Патент № 2729111 Российская Федерация МПК А01N 25/02 (2006.01) А01N 31/06 (2006.01) А01N 31/08 (2006.01) А01N 35/02 (2006.01) А01N 37/10 (2006.01) А01P 21/00 (2006.01). Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе янтарной кислоты : № 2019139163 : заявл. 02.12.2019 : опубл. 04.08.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., **Горепекин И.В.**

²⁷ БК – бентонит кальциевый; Г – гумат; ФК – фумаровая кислота; ЯК – янтарная кислота; ЩК – щавелевая кислота; Бутон – препарат «Бутон»; ПАБК – парааминобензойная кислота.

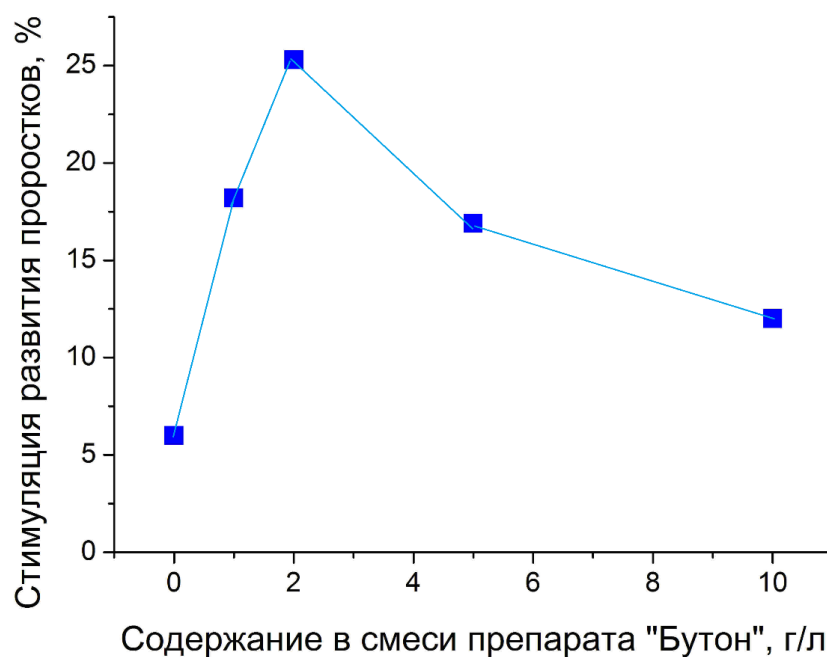


Рис. 16. Влияние концентрации препарата «Бутон» в суспензии бентонита (40 г/л) с гуминовым препаратом (10 г/л) и АПД (12 г/л) на прорастание семян яровой пшеницы сорт Любава

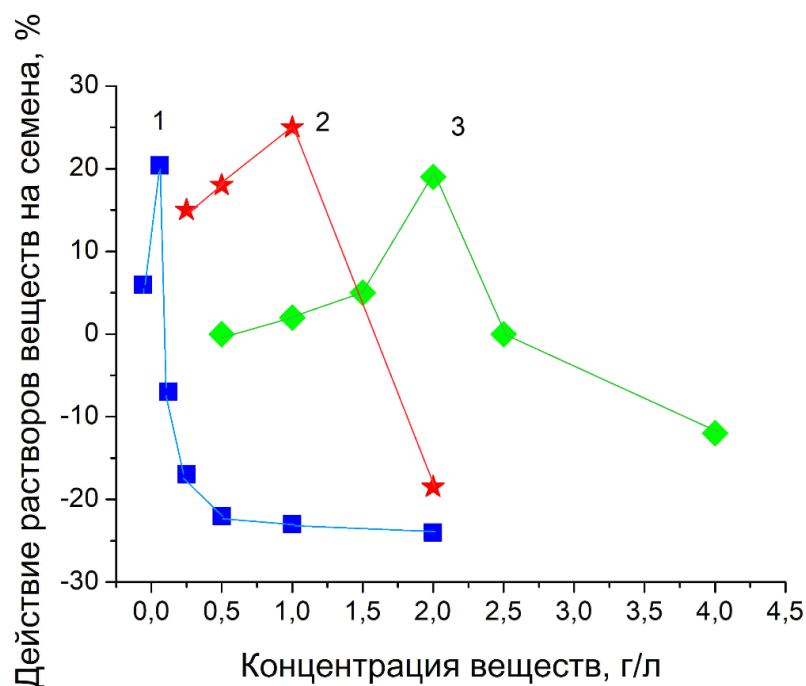


Рис. 17. Влияние содержания янтарной (1), фумаровой (2) и щавелевой (3) кислот в суспензии бентонита (40 г/л) с гуминовым препаратом (10 г/л) и АПД (12 г/л) на прорастание семян яровой пшеницы сорт Любава

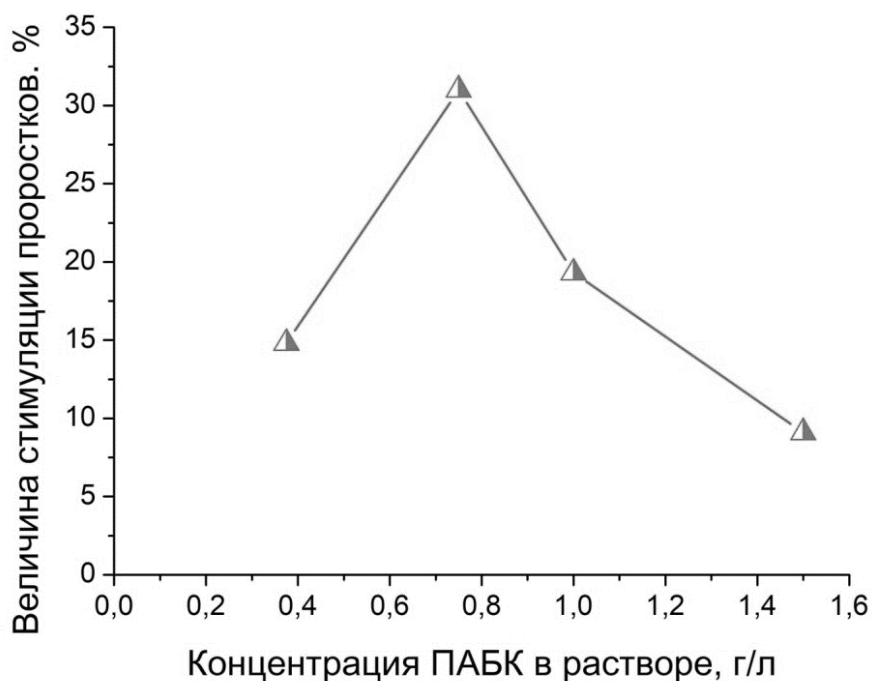


Рис. 18. Влияние содержания парааминобензойной кислоты (ПАБК) в суспензии бентонита (40 г/л) с гуминовым препаратом (10 г/л) и АПД (12 г/л) на прорастание семян яровой пшеницы сорт Лиза в дерново-подзолистой почве (3)

На следующем этапе исследования было изучено влияния совместного применения гормонов роста растений совместно с разработанным препаратом, содержащим бентонит кальция, гумат, АПД.

В ходе предварительных экспериментов по предпосевной обработке семян растворами индивидуальных гормонов было установлено, что величина стимуляции при их применении не превышает 5-8%.

В составе сорбционного препарата ситуация менялась (Рисунок 19-21). Для 6-бензиламинопурина стимуляция возросла с 8% до 47% (Рисунок 19), гиббереллина – с 5% до 23% (Рисунок 20), брассинолида – с 0% до 20% (Рисунок 21). Для диэтиламиноэтилгексаноата (Рисунок 21), а также кинетина и форхлорфенурона стимуляция отсутствовала. Для 3-индолилуксусной кислоты при малых концентрациях стимуляция также отсутствовала, а при более высоких наблюдалось заметное угнетение развития семян (Рисунок 21).

С целью усиления эффектов стимуляции в сорбционный препарат добавляли несколько БАВ-стимуляторов в оптимальных концентрациях. Было показано (Таблица 17), что в большинстве случаев их применение не повышает стимуляцию. Так, при совместном использовании фумаровой кислоты и препарата «Бутон» (опыт 7) величина стимуляции составляет 31%, а при индивидуальном применении указанных веществ 24% и 34% соответственно (опыты 2 и 3). При совместном применении препарата «Бутон» с 6-бензиламинопурином наблюдается аналогичная ситуация (опыты 3,5 и 8).

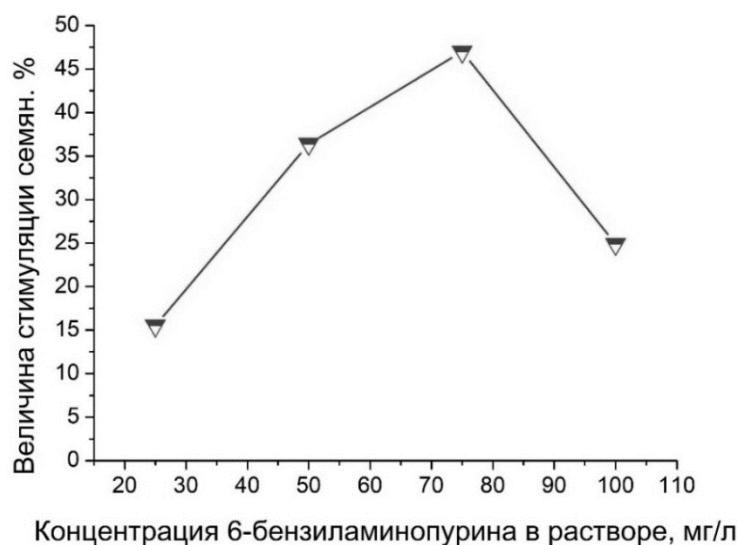


Рис. 19. Влияние содержания 6-бензиламинопурина в суспензии бентонита (40 г/л) с гуминовым препаратом (10 г/л) и АПД (12 г/л) на прорастание семян яровой пшеницы сорт Лиза в дерново-подзолистой почве (2)

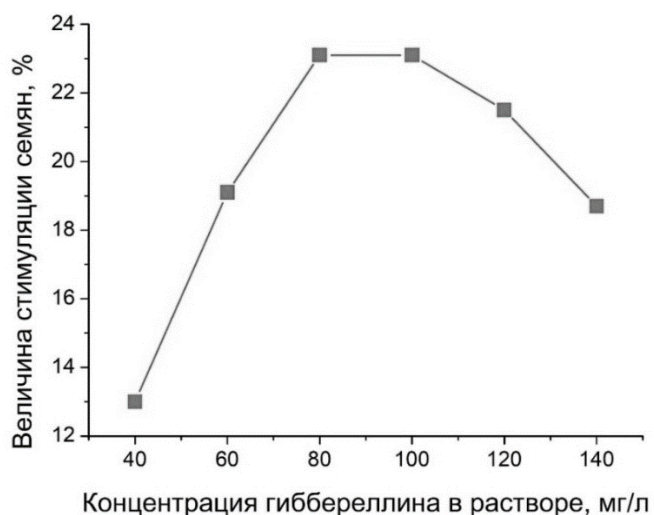


Рис. 20. Влияние содержания 90-% гиббереллиновой кислоты в суспензии бентонита (40 г/л) с гуминовым препаратом (10 г/л) и АПД (12 г/л) на проращивание семян яровой пшеницы сорт Лиза в дерново-подзолистой почве (5)

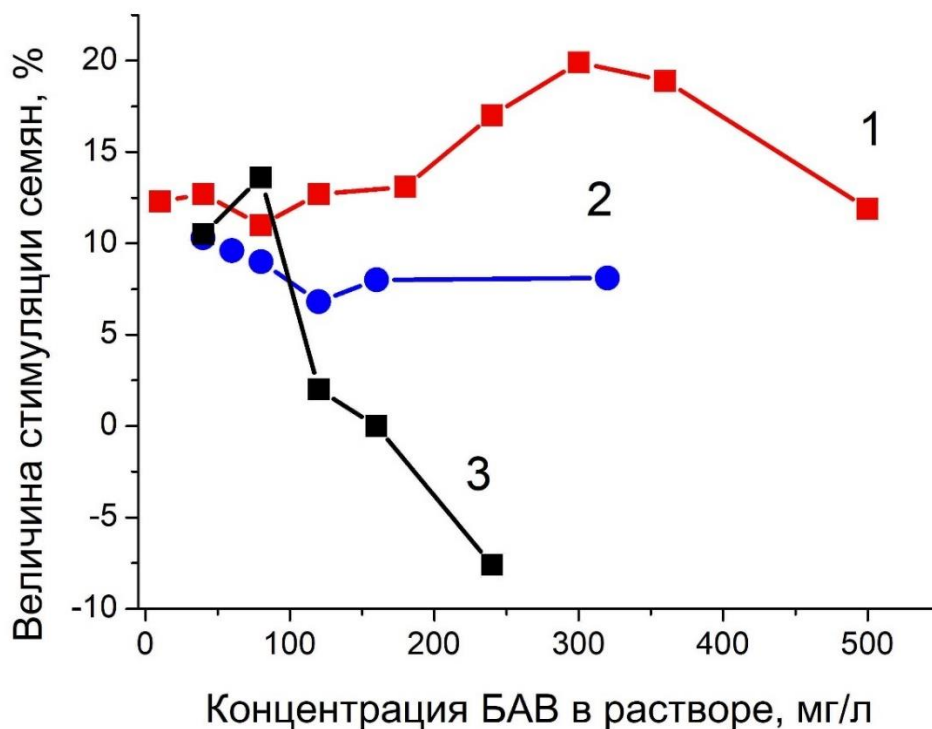


Рис. 21. Влияние содержания гормонов растений (БАВ) в суспензии бентонита (40 г/л) с гуминовым препаратом (10 г/л) и АПД (12 г/л) на проращивание семян яровой пшеницы сорт Лиза в дерново-подзолистой почве (9). 1 – брасинолид; 2 – диэтиламиноэтилгексаноат; 3 – 3-индолилуксусная кислота

Таблица 17. Влияние предпосевной обработки семян яровой пшеницы сорт Лиза суспензиями сорбционного препарата (БК-Г-АПД) с добавками различных БАВ на проращивание семян в дерново-подзолистых почвах

| Номер опыта | Номер почвы и год отбора образца | Аллелотоксичность почвы, % | Состав препарата, г/л | Эффект % | Примечание |
|-------------|----------------------------------|----------------------------|--|----------|---------------------|
| 1 | 3 – ВУ – 2018 | - 20 | <u>БК-Г-АПД</u> (40-10-12) | +32±4 | |
| 2 | 2 – ВУ – 2018 | - 16 | <u>БК-Г-АПД-ФК</u> (40-10-12-1) | +24±3 | Патент РФ № 2731581 |
| 3 | 2 – ВУ – 2018 | - 16 | <u>БК-Г-АПД-Бутон</u> (40-10-12-2) | +34±4 | |
| 4 | 3 – ВУ – 2018 | - 20 | <u>БК-Г-АПД-ПАБК</u> (40-10-12-0,75) | +31±4 | Патент РФ № 2728687 |
| 5 | 3 – ВУ – 2018 | - 20 | <u>БК-Г-АПД-6-БАП</u> (40-10-12-0,075) | +47±5 | |
| 6 | 3 – ВУ – 2018 | - 20 | <u>БК-Г-АПД-Бутон-ПАБК</u> (40-10-12-2-0,75) | +37±4 | |
| 7 | 1 – ВУ – 2018 | - 5 | <u>БК-Г-АПД-Бутон-ФК</u> (40-10-12-2-1) | +31±4 | |
| 8 | 3 – ВУ – 2018 | - 20 | <u>БК-Г-АПД-Бутон-6-БАП</u> (40-10-12-2-0,075) | +46±5 | |
| 9 | 3 – ВУ – 2018 | - 20 | <u>БК-Г-АПД-ФК-6-БАП</u> (40-10-12-1-0,075) | +47±6 | |
| 10 | 3 – ВУ – 2018 | - 20 | <u>БК-Г-АПД-ПАБК-6-БАП</u> (40-10-12-0,75-0,075) | +55±6 | Патент РФ № 2728691 |
| 11 | 2 – ВУ – 2018 | - 16 | <u>БК-Г-АПД-ФК-ПАБК</u> (40-10-12-1-0,75) | +21±3 | |
| 12 | 2 – ВУ – 2018 | - 16 | <u>БК-Г-АПД-ФК-ПАБК-6-БАП</u> (40-10-12-1-0,75-0,075) | +53±6 | |

| Номер опыта | Номер почвы и год отбора образца | Аллелотоксичность почвы, % | Состав препарата, г/л | Эффект % | Примечание |
|-------------|----------------------------------|----------------------------|--|----------|---------------------|
| 13 | 3 – ВУ – 2018 | - 20 | <u>БК-Г-АПД-Бутон-ФК-ПАБК-6-БАП</u> (40-10-12-2-1-0,75-0,075) | +35±4 | |
| 14 | 1 – ВУ – 2018 | - 5 | <u>БК-Г-АПД-Бутон-ПАБК-6-БАП</u> (40-10-12-2-0,75-0,075) | +38±5 | |
| 15 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-П-20</u> (40-10-12-0,12) | +17±2 | Патент РФ № 2728698 |
| 16 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-Гибб</u> (40-10-12-0,1) | +23±3 | |
| 17 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-Гибб-П-20</u> (40-10-12-0,1-0,12) | +31±3 | |
| 18 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-ПЭГ</u> (40-10-12-0,3) | +17±2 | Патент РФ № 2728697 |
| 19 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-Гибб-ПЭГ</u> (40-10-12-0,1-0,3) | +36±4 | Патент РФ № 2728686 |
| 20 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-Бр</u> (40-10-12-0,3) | +20±3 | Патент РФ № 2728677 |
| 21 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-Бр-П-20</u> (40-10-12-0,3-0,12) | +14±2 | |
| 22 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-Бр-ПЭГ</u> (40-10-12-0,3-0,3) | +22±3 | |
| 23 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-Бр-Гибб</u> (40-10-12-0,3-0,1) | +32±4 | |
| 24 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-Бр-Гибб-П-20</u> (40-10-12-0,3-0,1-0,12) | +30±4 | Патент РФ № 2728680 |
| 25 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-6-БАП</u> (40-10-12-0,075) | +15±2 | Патент РФ № 2730645 |
| 26 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-6-БАП-П-20</u> (40-10-12-0,075-0,12) | +15±2 | |

| Номер опыта | Номер почвы и год отбора образца | Аллелото ксичность почвы, % | Состав препарата, г/л | Эффект % | Примечание |
|-------------|----------------------------------|-----------------------------|---|----------|------------|
| 27 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-ПАБК-6-БАП</u> (40-10-12-0,75-0,075) | +25±3 | |
| 28 | 9* – И – 2019 | + 23 | <u>БК-Г-АПД-ПАБК-6-БАП-П-20</u> (40-10-12-0,75-0,075-0,12) | +10±2 | |

БК – бентонит кальциевый; Г – гумат; ФК – фумаровая кислота; ЯК – янтарная кислота; ЩК – щавелевая кислота; Бутон – препарат «Бутон»; ПАБК – парааминобензойная кислота; 6-БАП – 6-бензиламинопурин; Гибб – 90-% гиббереллиновая кислота; П-20 – Полисорбат-20; ПЭГ – полиэтиленгликоль; Бр - Брассинолид.

При использовании трех биологически активных веществ ситуация не изменяется (опыты 2, 4, 5, 10 и 12). ПАБК и 6-БАП в составе сорбционного препарата дают стимуляцию на уровне 55%, а при добавлении к ним фумаровой кислоты – 53%.

Таким образом, в большинстве случаев суммации от использования нескольких БАВ не происходит. Это подтверждает известный в биохимии растений факт, что для благоприятного развития растения необходимо не увеличение концентрации отдельного гормона, но наличие баланса между гормонами и другими БАВ (Муромцев и др., 1987). Можно предположить, что по этой причине не все изученные препараты стимулировали прорастание семян. Если их содержание в семенах находилось на уровне, близком к оптимальному, то дополнительное количество гормонов уже не могло стимулировать их развитие.

Однако путем подбора вариантов удалось найти БАВ, дающие больший суммарный эффект при совместном применении. Так, ПАБК и 6-БАП дают в составе сорбционного препарата стимуляцию на уровне 55%, тогда как при отдельном использовании 31% и 47%.

Ранее было показано (Рисунок 14), что на величину стимуляции предпосевной обработки сорбционными составами влияет аллелотоксичность почв – чем она выше, тем больше величина стимуляции. С этих позиций целесообразно изучать влияние стимуляторов на почвах, которые не угнетают, а стимулируют развитие семян, поскольку на почвах с высокой аллелотоксичностью разрабатываемый состав будет работать лучше.

В связи с этим последующие опыты по поиску стимулирующих составов проводили на дерново-подзолистой почве 9*, которая стимулирует развитие семян. Проведенные опыты свидетельствуют о том (Таблица 17), что стимуляция составом становится заметно ниже. Так, отмеченная нами ранее высокая стимуляция ПАБК и 6-БАП на уровне 55% (опыт 10), при переходе на почву 9* даёт стимуляцию только на уровне 25% (опыт 27).

В ходе последующих экспериментов было обнаружено, что добавление к сорбционному препарату гиббереллина и Полисорбата 20 (опыт 17) приводит к повышению стимулирующего эффекта.

Наилучшего эффекта (36%) на данной почве удалось достичь при использовании состава, содержащий бентонит кальция, гумат, АПД, гиббереллин и полиэтиленгликоль (ПЭГ) (опыт 19).

Таким образом, в результате проведенных экспериментов разработан сорбционно-стимулирующий препарат (ССП), включающий в свой состав бентонит кальция, гумат калия, автолизат пивных дрожжей, гиббереллин и полиэтиленгликоль, который оказывает статистически значимое стимулирующее влияние на прорастание семян яровой пшеницы.

Однако механизм влияния неионогенных поверхностно активных веществ (ПАВ), таких как Полисорбат 20 и ПЭГ, в составе препарата оставался не ясен. Выяснение природы данного явления представлялось важной задачей, так как могло обеспечить резерв для повышения эффективности разрабатываемого состава.

3.7. Природа повышения эффективности стимуляции прорастания семян сорбционно-стимулирующими препаратами при их совместном использовании с неионогенными ПАВ²⁸

Было изучено влияния добавления ряда неионогенных ПАВ в состав, содержащий бентонит кальция, гумат, АПД, гиббереллин. В качестве неионогенных ПАВ применяли Полисорбаты 20, 60 и 80 (П-20; П-60; П-80) и полиэтиленгликоль (ПЭГ) молекулярной массой 400; 1000; 4000 и 20000 (Таблица 18).

Таблица 18. Влияние состава препарата для предпосевной обработки семян яровой пшеницы сорт Лиза, на развитие проростков в дерново-подзолистой почве (9*)

| Серия | Состав препарата стимулятора и концентрации компонентов | Величина эффекта, % |
|-------|--|---------------------|
| 1 | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + П-20 (120 мг/л) | +17±2 |
| | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) | +23±3 |
| | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + П-20 (120 мг/л) | +31±4 |
| | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + П-60 (120 мг/л) | +11±2 |
| | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + П-80 (120 мг/л) | +20±3 |
| 2 | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + ПЭГ-400 (120 мг/л) | +32±4 |
| | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + ПЭГ-1000 (120 мг/л) | +32±4 |
| | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + ПЭГ-4000 (120 мг/л) | +32±4 |
| | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + ПЭГ-20000 (120 мг/л) | +32±4 |

²⁸ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в статье:

Горепекин И.В., Федотов Г.Н. Оценка возможности разработки высокоэффективного универсального стимулятора для предпосевной обработки семян зерновых культур // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. – 2021. – №2. – С. 38-44. – IF РИНЦ 2021: 0,453 (0,69/0,0,35)

| Серия | Состав препарата стимулятора и концентрации компонентов | Величина эффекта, % |
|-------|--|---------------------|
| 3 | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + ПЭГ-400 (200 мг/л) | +34±4 |
| | БК (40 г/л) – Г (10 г/л) - АПД (12 г/л) + Гибб (100 мг/л) + ПЭГ-400 (300 мг/л) | +36±4 |

Из представленных данных можно сделать вывод, что не все изученные ПАВ (Таблица 18, серии 1 и 2) повышают эффективность ССП. Среди исследованных ПАВ сопоставимые с Полисорбатом 20 результаты по величине стимуляции прорастания семян получены только при использовании ПЭГ. Причем его молекулярная масса не влияла на эффективность стимуляции (Таблица 18, серия 2), а увеличение концентрации до 300 мг/л повышало эффективность (Таблица 17, серия 3), что не было отмечено для Полисорбата 20.

На следующем этапе исследования при помощи растрового электронного микроскопа (РЭМ) была изучена поверхность семян, обработанных ССП, который не содержал Полисорбат 20 (Рисунок 22, а) и содержал его (Рисунок 22, б).

На полученных снимках видно, что бентонит в составе препарата, не содержащего Полисорбат 20, находится на поверхности семян в виде агрегатов частиц, имеющих размер порядка 10 мкм (Рисунок 22, а). Ситуация меняется при введении в состав препарата Полисорбата 20. В этом случае на поверхности семян агрегатов практически не остается, так как происходит их распад, сопровождаемый равномерным покрытием зерновок (Рисунок 22, б) и, как следствие, созданием более плотного защитного сорбционного слоя, снижающего поступление в семена аллелотоксинов.

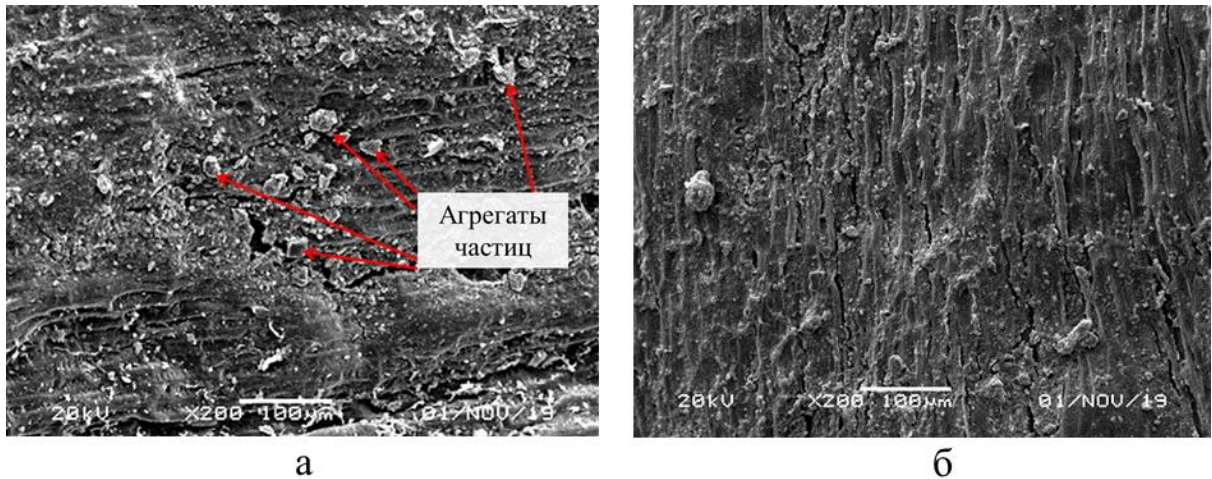


Рис. 22. Морфология поверхности зерновок пшеницы сорт Лиза, обработанных сорбционно-стимулирующим препаратом, не содержащим Полисорбат-20 (а) и содержащим Полисорбат-20 (б)

Следует отметить, что разрушение агрегатов бентонита могло увеличивать его активную сорбционную поверхность. Это повлечет за собой лучшее закрепление гиббереллина в ССП и, как следствие, смещению его оптимальной концентрации в большую сторону. Данное предположение было проверено экспериментально. В состав, содержащий бентонит кальция, гумат, АПД и ПЭГ вводили гиббереллин в концентрациях от 100 мг/л (ранее найденный оптимум) до 400 мг/л (Рисунок 23).

Полученные результаты подтвердили выдвинутое предположение – оптимальная концентрация гиббереллина возросла в 3 раза (до 300 мг/л), а стимулирующий эффект повысился с 36% до 55%.

Таким образом, использование неионогенных ПАВ в составе ССП позволило увеличить удельную поверхность бентонита и создать более равномерный защитный слой на поверхности зерновок, который лучше ограничивает поступление в них аллелотоксинов.

При проверке эффективности данного состава на других сортах было обнаружено снижение величины стимуляции для сортов Любава и Злата и практически полное её отсутствие для сорта Агата (Таблица 19, столбец 2).

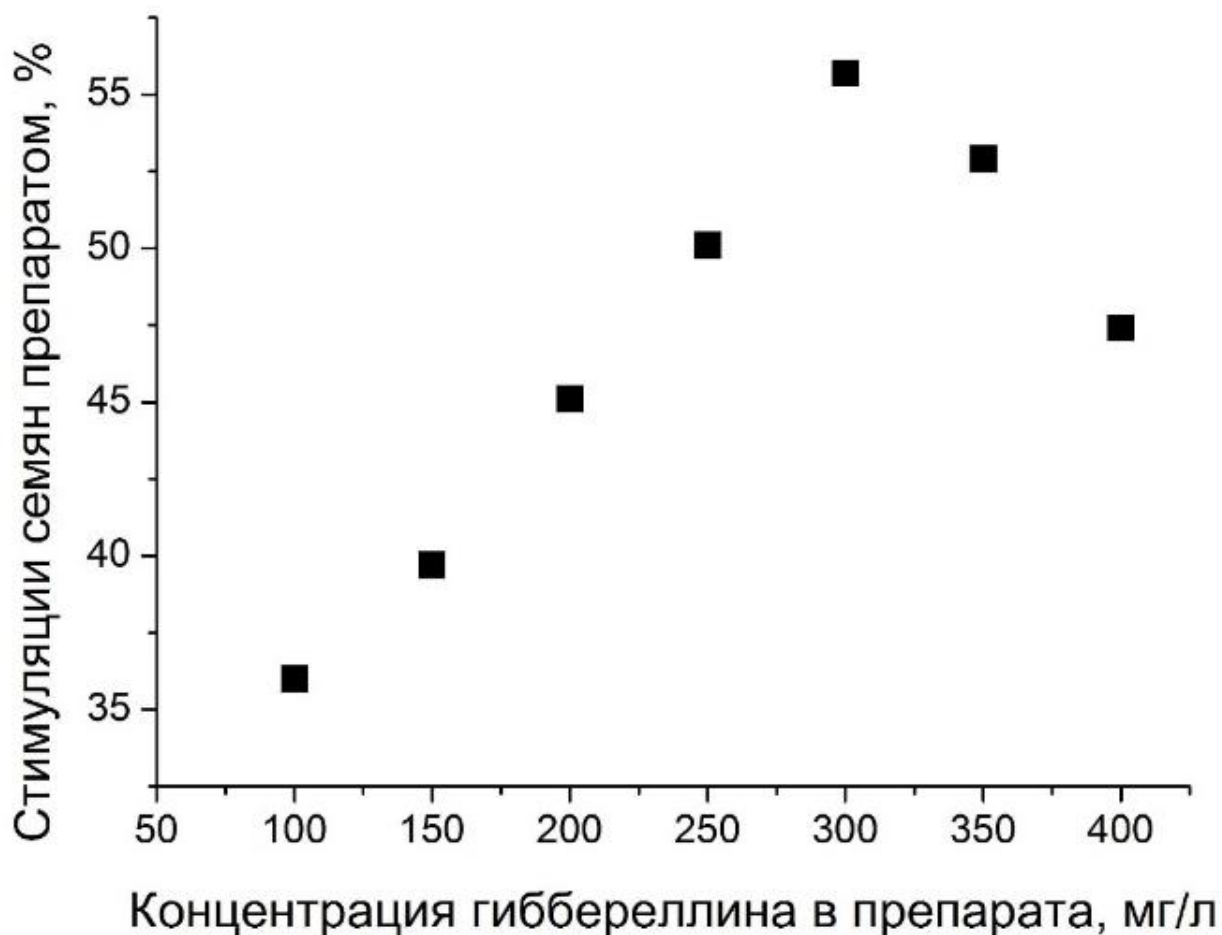


Рис. 23. Влияние увеличения содержания 90-% гиббереллиновой кислоты в сорбционно-стимулирующем препарате БК, Г, АПД, ПЭГ-400 на эффективность стимуляции прорастания семян яровой пшеницы сорт Лиза на дерново-подзолистой почве (9*)

В соответствии с теорией лимитирующего фактора, ограничивает развитие семян вещество, концентрация которого в наибольшей степени отклоняется от оптимальной. Принимая во внимание, что АПД, входящий в препарат, содержит витамины, аминокислоты, пептиды и другие полезные вещества (Чичина, 2014), их нехватка не может лимитировать прорастание семян. Поэтому было изучено влияние добавления различных фитогормонов в состав препарата на стимуляцию яровой пшеницы сорта Агата.

Таблица 19. Эффективность различных стимуляторов прорастания семян яровой пшеницы на дерново-подзолистой почве (9)*, %. Контроль – длина проростков семян, необработанных стимуляторами.

| Сорт | Бентонит кальция, гумат, автолизат пивных дрожжей, полиэтиленгликоль, 90-% гиббеллиновая кислота | Бентонит кальция, гумат, автолизат пивных дрожжей, полиэтиленгликоль, 90-% гиббеллиновая кислота 3-индолилуксусная кислота, 6-бензиламинопурин |
|--------|--|--|
| Лиза | 56±5 | 32±3 |
| Любава | 32±3 | 5±2 |
| Злата | 33±4 | 19±3 |
| Агата | 4±2 | 34±4 |

При подборе веществ и их концентраций был получен состав, который наряду с бентонитом кальция, гуматом, АД, ПЭГ и гиббереллиновой кислотой, также содержал 3-индолилуксусную кислоту и 6-бензиламинопурин (Таблица 19). Его эффективность в сравнении с ранее разработанным составом была улучшена на 30%.

Таблица 20. Влияние добавок к сорбционно-стимулирующему препарату (БК – 40 г/л, Г – 10 г/л, АД – 12 г/л, Гибб – 0.3 г/л, ПЭГ⁴⁰⁰ – 0.3 г/л) 3-ИУК и 6-БАП на стимуляцию прорастания семян яровой пшеницы сорт Агата в дерново-подзолистой почве (9)

| Номер опыта | Содержание 6-БАП в препарате, мг/л | Содержание 3-ИУК в препарате, мг/л | Величина стимуляции, % |
|-------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------|
| 1 | 11 | 25 | 0±2 |
| 2 | 11 | 23 | 10±2 |

| Номер опыта | Содержание 6-БАП в препарате, мг/л | Содержание 3-ИУК в препарате, мг/л | Величина стимуляции, % |
|-------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------|
| 3 | 9 | 23 | 14±2 |
| 4 | 11 | 21 | 0±2 |
| 5 | 9 | 21 | 14±2 |
| 6 | 10 | 21 | 18±3 |
| 7 | 9 | 22 | 31±4 |
| 8 | 9.5 | 22 | 34±4 ²⁹ |
| 9 | 10 | 22 | 18±3 |
| 10 | 10 | 20 | 16±3 |

Однако при проверке действия полученного состава на других сортах (Лиза, Любава и Злата) было обнаружено, что величины стимуляции для них заметно снижались (Таблица 19, столбец 3).

На основе представленных результатов можно сделать вывод, что семена изученных сортов яровой пшеницы отличаются по своему балансу фитогормонов, что, наряду с аллелотоксичностью почв, оказывает значимое влияние на эффективность стимуляторов прорастания семян.

Так как гиббереллин стимулирует развитие семян значительно чаще других фитогормонов, состав, содержащий бентонит, гумат, АПД, ПЭГ и гиббереллиновую кислоту, был проверен на других сортах и культурах (яровой ячмень, озимая пшеница, озимая рожь) (Таблица 21).

Проведенные лабораторные эксперименты показали, что более чем в 80% случаев при применении состава отмечены статистически значимые эффекты стимуляции. На следующем этапе исследования принцип действия разработанного состава был изучен более детально.

²⁹ Состав, показавший наилучший эффект был запатентован:

Патент № 2751247 Российская Федерация. Комплексный препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе полиэтиленгликоля и фитогормонов : № 2020121766 : заявл. 30.06.2020 : опубл. 12.07.2021 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.

Таблица 21. Влияние предпосевной обработки семян различных культур и сортов ССП-5 на основе гиббереллина на стимуляцию прорастания и начальную фазу развития растений на дерново-подзолистой почве (9*)

| Культура | Сорт | Эффект, % |
|----------------|-----------------|-----------|
| Яровая пшеница | Лиза | 56±5 |
| | Любава | 32±3 |
| | Злата | 33±4 |
| | Агата | 4±2 |
| | Эстер | 3±2 |
| Яровой ячмень | Златояр | 17±2 |
| | Эльф | -4±2 |
| | Яромир | 25±3 |
| | Московский-86 | 31±4 |
| | Владимир | 28±3 |
| Озимая пшеница | Московская-56 | 21±2 |
| | Немчиновская-17 | 24±3 |
| Озимая рожь | Московская-15 | 11±2 |
| | Московская-12 | 15±2 |
| | Татьяна | 15±2 |

3.8. Уточнение принципа действия сорбционно-стимулирующих препаратов на прорастание семян³⁰

С целью уточнения механизма поступления почвенных аллелотоксинов в растения было изучено влияние действия почвенной аллелотоксичности на эффективность действия ССП. Для получения почвы, отличающейся по аллелотоксичности, но сходной по другим свойствам в исследовании использовали дерново-подзолистую почву 9*, 9, а также образец почвы 9*, прошедшей автоклавирование (Таблица 6, Таблица 9). Тестируемой культурой была яровая пшеница сортов Лиза и Любава (Рисунок 24).

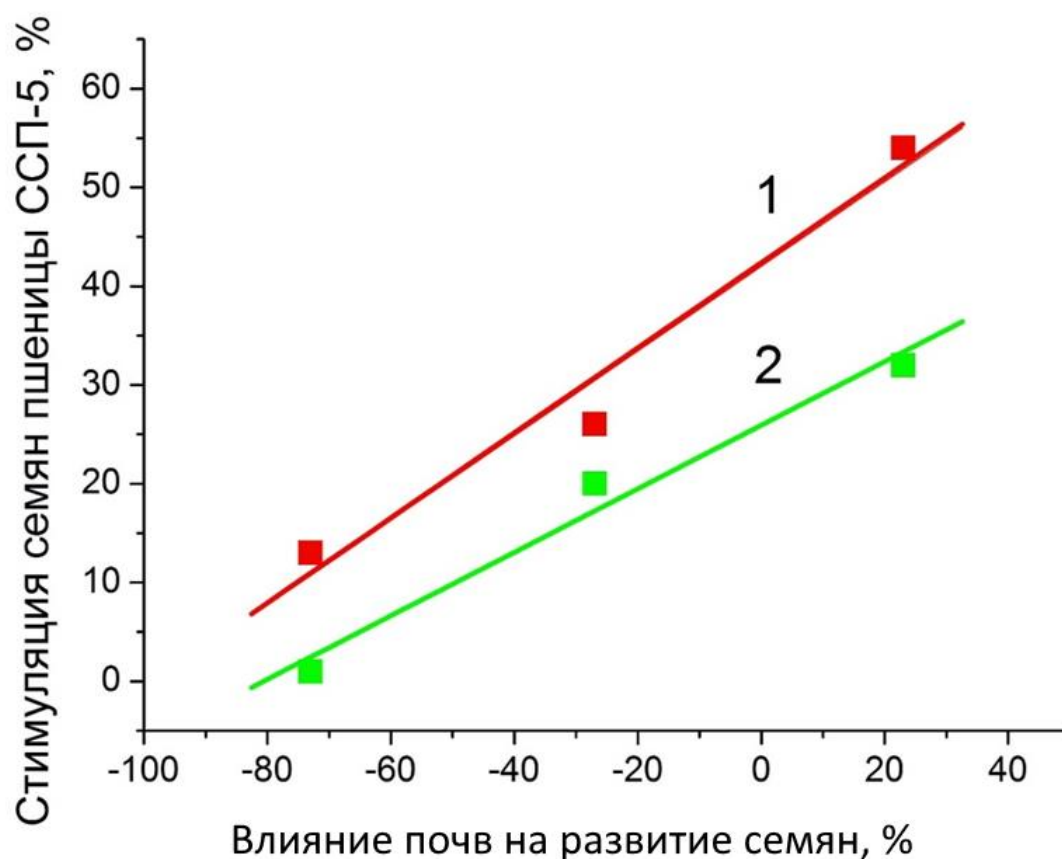


Рис. 24. Влияние аллелотоксичности образцов дерново-подзолистой почвы на действие стимулятора ССП при обработке им семян яровой пшеницы сортов Лиза (1) и Любава (2)

³⁰ Основные результаты, представленные в данной главе, опубликованы в статье:

Шоба С. А., Федотов Г. Н., Горепекин И. В., Потапов Д.И., Грачева Т.А. О действии сорбционно-стимулирующих препаратов на прорастание семян Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2021. – Т. 499. – №. 1. – С. 360-363. DOI 10.31857/S2686738921040235– IF РИНЦ 2021: 0,868 (0,48/0,10).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что действие ССП с ростом аллелотоксичности почв монотонно снижается (Рисунок 24). Наличие монотонной зависимости свидетельствует о том, что не только попадание аллелотоксинов лимитирует прорастание семян, так как в противном случае при достижении предельной величины сорбции мы наблюдали бы скачкообразное изменение эффективности ССП. Это позволяет предположить, что поток поступающих аллелотоксинов сопоставим с сорбционной емкостью ССП.

Для того, чтобы понять порядок величин поступающих в почву аллелотоксинов, проведем следующий расчёт. Для обработки 7,5 г семян необходимо 18 мг сухого препарата. В вегетационных опытах указанное количество семян высевают в 20 кг почвы с влажностью 20%. При пересчёте на кумарин (Гродзниский и др., 1979), почвенный раствор должен содержать не менее 500-1000 мг аллелотоксинов для того, чтобы вызывать угнетение растений, т.е. в 20 кг почвы указанной влажности должно содержаться от 1500 до 4000 мг аллелотоксинов. Сравнение количества применяемого препарата и содержания аллелотоксинов в почвенном растворе свидетельствует о том, что ССП не может закрепить указанное количество ингибирующих веществ.

Однако результаты вегетационных опытов (Рисунок 25) подтверждают эффективность ССП. В контроле из 20 семян яровой пшеницы сорта Лиза проросло только 17, тогда как в опыте проросли все 20. Кроме того, вегетативная масса проростков семян, обработанных составом, примерно на 40% превышает контрольное значение (1,65 и 1,19 г), что хорошо заметно на фото (Рисунок 25).

В результате появляется противоречие, состоящее в том, что ССП не может стимулировать прорастание семян путём закрепления всех аллелотоксинов, однако стимулирующий эффект есть.

Это противоречие удастся преодолеть, если предположить, что не все аллелотоксины, содержащиеся в почве, оказывают негативное воздействие на

семена, а только часть из них. При этом количество ингибирующих веществ сопоставимо с сорбционной емкостью ССП. В таком случае процесс поступления аллелотоксинов должен быть ограничен каким-либо фактором, наиболее вероятным из которых представляется обменная сорбция (Tharayil et al., 2006), которая происходит между выделениями растений и закрепленными в почвах веществами. В таком случае эти процессы могут происходить в области ризосферы или зоны, примыкающей к зерновкам, что позволяет объяснить наблюдаемые результаты.



Рис. 25. Яровая пшеница сорт Лиза, выросшая в дерново-подзолистой почве (9) за 6 суток из необработанных семян (1) и семян обработанных сорбционно-стимулирующими препаратом (2) (БК-Г-АПД-Гибб-ПЭГ)

Из этого следует, что необходимым условием эффективности действия сорбционных препаратов является их способность закреплять аллелотоксины в области, примыкающей к растениям. Причем, если стимулирующая способность препаратов снижается при повышении аллелотоксичности почв, должно быть достаточно поднять расход препарата для обеспечения необходимого поглощения аллелотоксинов.

Для проверки последнего предположения яровую пшеницу сорта Лиза на дерново-подзолистой почве (9) расход препарата увеличили с 40 до 60 литров на тонну семян, что позволило увеличить стимуляцию с 25 до 50%.

В результате проведенных опытов было показано, что эффективность действия сорбционных препаратов в условиях негативного влияния почвенной аллелотоксичности основана на их способности закреплять вещества-ингибиторы в области почвенных частиц, примыкающих к зерновкам.

3.9. Влияние технологических параметров на эффективность использования сорбционно-стимулирующего препарата³¹

Возможность внедрения препарата для предпосевной обработки семян в сельскохозяйственную практику зависит от ряда вопросов, которые могут влиять на эффективность его применения:

- жесткость воды;
- время между приготовлением препарата и предпосевной обработкой семян;
- длительность хранения семян, обработанных препаратом.
- использование препарата совместно с фунгицидами.

В ходе экспериментов показано (Таблица 22), что ни жесткость воды, ни длительность хранения обработанных семян не влияет на эффективность применения препарата. Последний факт имеет важное практическое значение, так как это позволяет проводить заблаговременную обработку семян.

Отметим, что после приготовления раствора обрабатывать семена необходимо не сразу, а спустя несколько часов (Таблица 22). При этом, готовый состав может храниться в течение недели без потери эффекта.

Использование фунгицидов с ССП не влияет на стимуляцию в сравнении с обработанным фунгицидом семенами (Таблица 23). Причем состав сохраняет свою эффективность как при совместном применении с биологическими, так и химическими фунгицидами.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что разработанный состав имеет значительный потенциал для внедрения в сельскохозяйственную практику.

³¹ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в статьях:

Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Лысак Л.В., Потапов Д.И. Аллелотоксичность почв и разработка сорбционно-стимулирующего препарата для ускорения начальной стадии развития растений из семян яровой пшеницы // Почвоведение. – 2020. – №9. – С. 1121-1131. – DOI 10.31857/S0032180X2009004X. – ИФ РИНЦ 2020: 2,429 (1,04/0,26)

Таблица 22. Влияние различных параметров обработки семян яровой пшеницы сорт Лиза ССП (БК-Г-АПД-Гибб-ПЭГ) при прорастании в дерново-подзолистой почве (9)

| Исследуемый параметр | Величина параметра, мг/л по Ca^{2+} (характеристика жесткости) | Величина эффективности стимуляции, % |
|--|--|---|
| Жесткость воды | 130 (вода средней жесткости) | 36±3 |
| | 250 (вода очень жесткая) | 36±5 |
| Время, прошедшее после приготовления раствора до обработки семян | 1 час | 23±3 |
| | 2 часа | 31±3 |
| | 4 часа | 36±5 |
| | 6 часов | 36±4 |
| | 1 сутки | 36±4 |
| | 4 суток | 36±5 |
| | 8 суток | 36±4 |
| Длительность хранения обработанных семян перед посевом | 0-6 часов | 36±5 |
| | 3 суток | 36±4 |
| | 7 суток | 36±5 |
| | 1 месяц | 36±4 |
| | 2 месяца | 36±4 |

Таблица 23. Влияние обработки фунгицидами и ССП (БК-Г-АПД-Гибб-ПЭГ) семян яровой пшеницы сорт Лиза при посеве в дерново-подзолистую почву (9)

| Фунгицид | Семена, обработанные стимулятором и фунгицидами, в сравнении с семенами, обработанными стимулятором, % | Семена, обработанные фунгицидами, в сравнении с необработанными семенами, % | Семена, обработанные стимулятором и фунгицидами, в сравнении с семенами, обработанными только фунгицидами, % |
|---------------|--|---|--|
| Тебу 60 | - 35±4 | - 43±5 | 31±4 |
| Раксил ультра | - 21±3 | - 26±3 | 33±4 |
| Ламадор | - 26±3 | - 37±4 | 37±4 |
| Иншур перформ | - 36±4 | - 45±5 | 31±4 |
| Баритон | - 55±6 | - 71±7 | 32±4 |
| Фитоспорин М | + 3±2 | 0±2 | 37±4 |
| Алирин | 0±2 | +4±2 | 33±4 |
| Гамаир | 0±2 | +6±2 | 31±4 |
| Глиокладин | +6±2 | +5±2 | 38±5 |

3.10. Проверка влияния разработанного сорбционно-стимулирующего препарата на полевую всхожесть семян

Для проверки эффективности сорбционно-стимулирующего препарата были проведены мелкоделяночные опыты (Рисунок 26) на яровой пшенице сорт Гранни.



Рис. 26. Схема опыта для проверки влияния разработанного сорбционно-стимулирующего препарата на улучшение полевой всхожести (опытные образцы выделены желтым)

Статистическая обработка полученных данных, проведенная в программном обеспечении RStudio, выявила наличие значимой разницы по критериям Тьюки и НСР при 95% доверительной вероятности для полевой всхожести и проективного покрытия при 90% доверительной вероятности.

Таким образом, учет почвенной аллелотоксичности при воздействии стимуляторов на семена и сформировавшиеся представления о процессах, происходящих при прорастании в почвах семян, обработанных стимуляторами, позволили разработать эффективный препарат-стимулятор для улучшения полевой всхожести растений.

Выводы

1. Проведенное изучение существующих подходов к оценке почвенной аллелотоксичности показало, что методы химического анализа почв не позволяют оценить совместное влияние комплекса аллелотоксинов на растения, поэтому основным подходом для изучения данного свойства является биотестирование.
2. Аллелотоксичность изученных дерново-подзолистых почв во всех вариантах опыта с сортами яровой пшеницы снижает скорость развития семян зерновых культур даже в образцах залежных почв. Минимальное влияние аллелотоксичности отмечено на каштановой почве под залежью. При этом замедление развития семян почвами зависит от их сорта, т.е. сорт, проявляющий наибольшую устойчивость к комплексу аллелотоксинов одной почвы, будет сохранять это свойство относительно других сортов при переходе к другой почве.
3. Использование сорбционных составов для стимуляции семян за счёт закрепления аллелотоксинов эффективно для яровой пшеницы сортов Лиза и Злата. Добавление автолизата пивных дрожжей в бентонитогуматовую смесь позволяет повысить универсальность препарата за счёт заполнения активных центров сорбента, которые могут закреплять стимулирующие вещества, поступающие из почв в семена.
4. Совместное применение состава на основе бентонита кальция, гумата и автолизата пивных дрожжей в сочетании с субстратами дыхательного метаболизма, гормонами роста растений, стимуляторами широкого спектра действия, исследованными в работе, позволяет значительно увеличить эффективность их использования для предпосевной обработки семян исследованных зерновых культур в лабораторных и полевых условиях.

Список литературы

1. Алтухов И.В. Взаимодействие ИК-излучения различных длин волн на семена пшеницы / И.В. Алтухов, В.А. Федотов // Ползуновский вестник. - 2011. - №1. - С. 156-159.
2. Апаева Н. Н. Влияние технологических приемов возделывания на поражение ячменя корневыми гнилями и урожайность / Н. Н. Апаева, В. А. Максимов, С. А. Замятин, Г. П. Мартынова, Е. В. Стрельникова // Вестник Казанского государственного аграрного университета. - 2011.- Т. 6. - №. 4. - С. 108-111.
3. Артемова Е. И. Экономическая эффективность инновационной (ресурсосберегающей) технологии при производстве гибридов подсолнечника в промышленном семеноводстве / Е. И. Артемова, К. Н. Плачинда // Масличные культуры. - 2013. - №. 2 (155-156). - С. 144-154.
4. Борисенко В.В. Биологическая активность гуминового комплекса различного происхождения и его влияние на рост и развитие растений / В.В. Борисенко, С.Б. Хусид, Ю.А. Лысенко, Б.В. Фолиянц // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. - 2015. - №110. - С. 1167-1177.
5. Бухаров А. Ф. Разнокачественность семян: теория и практика (обзор) / А. Ф Бухаров // Овощи России. - 2020. - №. 2. - С. 23-31.
6. Волынец А.П. Фенольные соединения в жизнедеятельности растений / А.П. Волынец. - Минск: Беларус. Навука., 2015. - 286 с.
7. Высоцкая Е. А. Анализ технологических приемов и технических средств предпосевной обработки семян биопрепаратами / Е. А. Высоцкая, М. А. Кречотень // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. - 2015. - №. 4-2. - С. 100-104.
8. Гапонько Е. А. Оценка влияния стимуляторов на энергию прорастания и всхожесть семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) / Е. А.

- Гапонько, Л. В. Каницкая //Успехи современного естествознания. - 2018. - №. 8. - С. 46-51.
9. Гаузе Г.Ф. Определитель актиномицетов / Г.Ф. Гаузе, Т.П. Преображенская, М.А. Свешникова, Л.П. Терехова, Т.С. Максимова. - 1983. М.: Наука. - 245 с.
10. Глинушкин А.П. Влияние протравителей на развитие болезней и формирование урожайности в агрофитоценозе яровой пшеницы / А.П. Глинушкин, С.М. Кудин // Нива Поволжья. - 2010. - №2. - С. 11-14.
11. Горепекин И.В. Оценка возможности разработки высокоэффективного универсального стимулятора для предпосевной обработки семян зерновых культур / И.В. Горепекин, Г.Н. Федотов // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. – 2021. – №2. – С. 38-44.
12. Горепекин И.В. Снижение аллелотоксичности почвенных субстратов / И. В. Горепекин, Г. Н. Федотов, Д. И. Потапов и др. // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. - 2022. - Т. 26. - № 4. - С. 46–52.
13. Горепекин И. В. Аллелотоксичность почв (обзор) / И.В. Горепекин, Г. Н. Федотов, Шоба С. А. // Почвоведение. - 2022. - № 12. - С. 1530–1539.
14. ГОСТ Р 52325-2005 Семена сельскохозяйственных растений. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. Дата введения 01.01.2006. 20 с.
15. Гродзинский А.М. Аллелопатическое почвоутомление / А.М. Гродзинский, Г.П. Богдан, Э.А. Головки и др.- Киев: Наук. Думка, 1979. - 248 с.
16. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление: Избранные труды // А.М. Гродзинский; [Вступ. ст. Э.А. Головки, В.В. Кваши]. - Киев: Наук. Думка, 1991. - 432с.
17. Дерягин Б.В. Поверхностные силы. / Б.В. Дерягин, Н.В. Чураев, В.М. Муллер. - М.: Наука, 1987. - 398 с.

18. Дудкин И. В. Сорные растения в бессменных посевах сельскохозяйственных культур / И. В. Дудкин // Защита и карантин растений. - 2010. - №. 6. - С. 17-19.
19. Жученко А. А. Обеспечение продовольственной безопасности России в XXI веке на основе адаптивной стратегии устойчивого развития АПК (теория и практика) / А.А. Жученко // Трибуна Академии наук. - Киров, 2009. Т. 5. 97 с.
20. Зацепкин Е. Е. Фитосанитарное состояние и урожайность озимой пшеницы при технологии прямого посева на черноземе выщелоченном Центрального Предкавказья: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.07. / Зацепкин Евгений Евгеньевич. – Саратов, 2016. - 226 с.
21. Зерновые культуры (Выращивание, уборка, доработка и использование) / Под ред. Д. Шпаара. - М.: DLV АГРОДЕЛО, 2008. - 656 с.
22. Елизаров В. П. Порядок разработки машинных технологий производства сельскохозяйственных культур / В. П. Елизаров, В. М. Бейлис // Сельскохозяйственные машины и технологии. - 2013. - №. 1. - С. 8-11.
23. Игнатьев Н.Н. Особенности стимулирующей и ингибирующей активности тепличного грунта при применении регуляторов роста растений / Н.Н. Игнатьев, О.В. Селицкая, А.О. Бирюков // Известия ТСХА. - 2005. - №4. - С. 3-10.
24. Исмаилов В. Я. Фитосанитарное конструирование агроценозов как основа бесpestицидной защиты озимой пшеницы от комплекса доминантных вредителей в системе органического земледелия / В.Я. Исмаилов, Ж.А. Ширинян, М.В. Пушня, А.О. Умарова // Вестник защиты растений. - 2016. - Т. 89. - №. 3. - С. 79-80.
25. Колесова Т.К. Приемы повышения посевных качеств семян пшеницы: дис. ... канд. с-х. наук: 06.01.09. / Колесова Татьяна Кимовна. – Новосибирск, 2003. - 149 с.

26. Коношина С. Н. Влияние физиолого-активных веществ высших растений на формирование аллелопатической активности почвы / С. Н. Коношина // Современные проблемы науки и образования. - 2015. - №. 3. - С. 617-617.
27. Корячкина С.Я. Общие принципы переработки сырья и введение в технологии производства продуктов питания: конспект лекций для высшего профессионального образования / С.Я. Корячкина, Е.В. Хмельёва. - Орел: ФГБОУ ВПО «Госуниверситет - УНПК», 2014. - 145 с.
28. Костин В.И. Влияние регуляторов роста на фотосинтетическую активность растений и урожайность тепличного огурца и томата / В.И. Костин, П. В. Смирнов, Н. И. Епифанов // Гавриш. - 2013. - №. 4. - С. 17-19.
29. Котельников Н.А. Содержание бензойной кислоты в подзолистой почве и её сорбция на монтмориллоните / Н. А. Котельников, Т. А. Соколова, И. И. Толпешта, Е. И. Караванова, Ю. Г. Изосимова, Ю. А. Завгородняя // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2022. - №. 1. - С. 34-41.
30. Кравченко Л. В. Роль корневых экзометаболитов в интеграции микроорганизмов с растениями: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.07 / Кравченко Лев Витальевич. - М., 2000. - 51 с.
31. Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения / Н. А. Красильников. - М.: Изд. АН СССР, 1958. - 464 с.
32. Кубеев Е. И. Повышение эффективности технологического процесса предпосевной обработки семян сельскохозяйственных культур за счет совершенствования методов и технических средств нанесения искусственных оболочек: дис. ... докт. техн. наук: 05.20.01 / Кубеев Ермат Ишбаевич. - Спб., 2015. - 348 с.
33. Куликова Н.А. Связывающая способность и детоксицирующие свойства гумусовых кислот по отношению к атразину: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.27 / Куликова Наталья Александровна. – М., 1999. - 171 с.

34. Ламмас М. Е. Влияние биостимуляторов роста на энергию прорастания, всхожесть и интенсивность прорастания семян ярового ячменя / М. Е. Ламмас, А. В. Шитикова // Плодородие. - 2021. - №. 5 (122). - С. 61-64.
35. Ларикова Ю. С. Современные представления об эколого-физиологической роли корневых экссудатов растений (обзорная статья) / Ю.С. Ларикова, О. Г. Волобуева // Зернобобовые и крупяные культуры. - 2021. - №. 4 (40). - С. 93-101.
36. Левин В. И. Агроэкологические эффекты воздействия на семена растений электромагнитных полей различной модальности: автореф. дис... докт. с.-х. наук: 06.01.15 / Левин Виктор Иванович. - М., 2000. - 65 с.
37. Лобков В.Т. Использование почвенно-биологического фактора в земледелии: монография / В.Т. Лобков. - Орел: Изд-во ФГБОУ ВО Орловский ГАУ, 2017. - 166 с.
38. Лошаков В. Г. Развитие учения о севообороте в РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева / В. Г. Лошаков // Земледелие. - 2017. - №. 2. - С. 3-9.
39. Лукомец В. М. Интегрированная защита подсолнечника / В. М. Лукомец, В. Т. Пивень, Н. М. Тишков // Защита и карантин растений. - 2011. - №. 2. - С. 50-56.
40. Лукьянов А. А. Характеристика некоторых аспектов продукционного потенциала основных почв Таманского полуострова / А. А. Лукьянов // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. - 2015. - №. 112. - С. 334-345.
41. Лысак Л.В. Методы оценки бактериального разнообразия почв и идентификации почвенных бактерий / Л.В. Лысак, Т.Г. Добровольская, И.Н. Скворцова. - М.: МАКС Пресс, 2003. - 120 с.
42. Максимов И.В. Стимулирующие рост растений микроорганизмы как альтернатива химическим средствам защиты от патогенов (обзор) / И.В.

- Максимов, Р.Р. Абыльзгильдина, Л.И. Пусенкова // Прикладная биохимия и микробиология. - 2011. - Т. 47. - №4. - С. 373-385.
43. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под. ред. Д.Г. Звягинцева. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. - 304 с.
44. Милановский Е.Ю. Гумусовые вещества почв как природные гидрофобно-гидрофильные соединения / Е. Ю. Милановский. - М.: ГЕОС, 2009. - 186 с.
45. Михеева Г. А. Влияние биологических препаратов на рост и развитие растений лука и биологическую активность почвы / Г. А. Михеева, Л. А. Сомова // Агрохимия. - 2009. - №. 2. - С. 60-65.
46. Млечко Е.А. Аллелопатическое действие водного экстракта шалфея эфиопского (*Salvia Aethiopsis* L.) на прорастание семян тест-растений / Е.А. Млечко, А.В. Мотренко // Вестник ВолГУ. - 2015. - Т. 9. - №13. - С. 10-14.
47. Муромцев Г.С. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений / Г. С. Муромцев, Д. И. Чкаников, О. Н. Кулаева, К. З. Гамбург. - М.: Агропромиздат, 1987. - 383 с.
48. Назарова А.А. Особенности роста и развития кукурузы гибрида «Обский 140» при обработке семян препаратами на основе наночастиц железа, кобальта и их сочетания / А.А. Назарова, С.Д. Полищук // Плодоводство и ягодоводство России. - 2017. - Т. 48. - №1. - С. 174-177.
49. Никульчев К. А. Влияние культур севооборота на микробиологическую активность, агрофизические свойства почвы и урожайность сои / К. А. Никульчев, Е. В. Банецкая // Земледелие. - 2020. - №. 1. - С. 11-14.
50. Обручева Н. В. Физиология инициации прорастания семян / Н.В. Обручева, О. В. Антипова // Физиология растений. - 1997. - Т. 44. - №. 2. - С. 287-302.
51. Панин М. С. Динамика содержания меди и цинка в почве прикорневой зоны ячменя и пшеницы в период вегетации / М. С. Панин, Е. Н. Бирюкова // Агрохимия. - 2005. - №. 8. - С. 39-44.

52. Патент № 2181238 Российская федерация, МПК А01G 7/00. Способ оценки почвоутомления : № 2000125132/13 : заявл. 04.10.2000 : опубл. 20.04.2002 / А.П. Стаценко, Г.Е. Гришин, В.Е. Чернышов
53. Патент № 2683504 Российская Федерация МПК А01С 1/00 (2006.01) А01N 25/00 (2006.01). Способ определения стимулирующей активности препаратов-стимуляторов для предпосевной обработки семян зерновых культур : № 2018109404 : заявл. 16.03.2018 : опубл. 28.03.2019 / Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Ковалева Н.О., Салимгареева О.А.
54. Патент № 2690639 Российская Федерация МПК А01С 1/00 (2006.01) А01G 7/00 (2006.01). Способ выбора зерновых культур для посева на конкретных почвах : № 2018124849 : заявл. 06.07.2018 : опубл. 04.06.2019 / Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Ковалева Н.О., Салимгареева О.А.
55. Патент № 2696440 Российская Федерация МПК С09К 17/14 (2006.01) С09К 17/32 (2006.01) G01N 33/24 (2006.01). Способ оценки снижения токсикоза почв при внесении молочной сыворотки или навоза : № 2018143688 : заявл. 10.12.2018 : опубл. 01.08.2019 / Федотов Г.Н., Шоба С.А., Федотова М.Ф., Горепекин И.В., Ковалева Н.О., Салимгареева О.А.
56. Патент № 2704100 Российская Федерация МПК А01G 7/00 (2006.01) G01N 33/24 (2006.01). Способ оценки аллелопатического почвоутомления для конкретных культур : № 2018124850 : заявл. 06.07.2018 : опубл. 23.10.2019 / Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Ковалева Н.О., Салимгареева О.А.
57. Патент № 2722727 Российская Федерация МПК А01С 1/06 (2006.01) А01N 25/02 (2006.01) А01N 37/08 (2006.01) А01P 21/00 (2006.01). Модифицированный натриевым бентонитом гумусовый препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы : № 2019129712 :

- заявл. 20.09.2019 : опубл. 03.06.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
58. Патент № 2724511 Российская Федерация МПК А01С 1/06 (2006.01) А01N 25/02 (2006.01) А01N 37/08 (2006.01) А01Р 21/00 (2006.01). Модифицированный кальциевым бентонитом гумусовый препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы : № 2019129714 : заявл. 20.09.2019 : опубл. 23.06.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
59. Патент № 2728677 Российская Федерация МПК А01N 25/02 (2006.01) А01N 63/00 (2006.01) С05G 3/00 (2006.01). Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе brassinosteroidов : № 2019144375 : заявл. 27.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
60. Патент № 2728680 Российская Федерация МПК А01N 25/02 (2006.01) А01N 37/08 (2006.01) А01Р 21/00 (2006.01). Комплексный препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе gibberellinов и brassinosteroidов : № 2019144376 : заявл. 27.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
61. Патент № 2728686. Комплексный препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе gibberellinов и полиэтиленгликоля : № 2019144374 : заявл. 27.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
62. Патент № 2728687 Российская Федерация МПК А01С 1/06 (2006.01). Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе парааминобензойной кислоты : № 2019143590 : заявл. 24.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.

63. Патент № 2728688 Российская Федерация МПК A01C 1/06 (2006.01). Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе щавелевой кислоты : № 2019140430 : заявл. 09.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
64. Патент № 2728691 Комплексный препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе 6-бензиламинопурина и парааминобензойной кислоты : № 2019141385 : заявл. 13.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
65. Патент № 2728697. Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе полиэтиленгликоля : № 2019143591 : заявл. 24.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
66. Патент № 2728698 Российская Федерация МПК A01N 25/02 (2006.01) A01N 63/00 (2006.01) C05G 3/00 (2006.01). Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе Полисорбата-20 : № 2019143593 : заявл. 24.12.2019 : опубл. 30.07.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
67. Патент № 2729111 Российская Федерация МПК A01N 25/02 (2006.01) A01N 31/06 (2006.01) A01N 31/08 (2006.01) A01N 35/02 (2006.01) A01N 37/10 (2006.01) A01P 21/00 (2006.01). Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе янтарной кислоты : № 2019139163 : заявл. 02.12.2019 : опубл. 04.08.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
68. Патент № 2730645 Российская Федерация МПК A01N 25/00 (2006.01) A01N 25/02 (2006.01). Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе 6-

- бензиламинопурина : № 2019141382 : заявл. 13.12.2019 : опубл. 24.08.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
69. Патент № 2731581 Сорбционно-стимулирующий препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе фумаровой кислоты : № 2019141381 : заявл. 13.12.2019 : опубл. 04.09.2020 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
70. Патент № 2751247 Российская Федерация. Комплексный препарат для предпосевной обработки семян яровой пшеницы на основе полиэтиленгликоля и фитогормонов : № 2020121766 : заявл. 30.06.2020 : опубл. 12.07.2021 / Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шоба С.А., Горепекин И.В.
71. Пентелькина Н. В. Проблема прорастания семян хвойных пород при длительном их хранении / Н. В. Пентелькина, Ю. С. Пентелькина // Актуальные проблемы лесного комплекса. - 2004. - №. 9. - С. 29-33.
72. Потапов Д.И. Влияние влажности на гидрофильно-гидрофобные свойства почв различных типов / Д. И. Потапов // Экологический Вестник Северного Кавказа. - 2022. - Т. 18. - № 1. - С. 17-22.
73. Потапов Д.И. Влияние пробоподготовки почвенных образцов на их теплогидрофизические свойства и аллелотоксичность / Д. И. Потапов, А. П. Шваров, И. В. Горепекин, О.А. Салимгареева, Г.Н. Федотов // Почвоведение. — 2022. — № 3. — С. 315–325.
74. Практикум по агрохимии / Под ред. В.Г. Минеева. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. - 304 с.
75. Пронько В.В. Эффективность гумата калия-натрия на черноземных почвах Поволжья / В.В. Пронько, К.В. Корсаков, Т.С. Гатаулин // Плодородие. - 2010. - №2. - С. 18-19.
76. Рыбась И. А. Повышение адаптивности в селекции зерновых культур / И. А. Рыбась // Сельскохозяйственная биология. - 2016. - Т. 51. - №. 5. - С. 617-626.

77. Савченко В.В. Изменение биопотенциала и урожайности сельскохозяйственных культур при предпосевной обработке семян в магнитном поле / В.В. Савченко, А.Ю. Синявский // Вестник ВИЭСХ. - 2012. - №2. - С. 33-37.
78. Сечняк Л.К. Экология семян пшеницы / Л. К. Сечняк, Н. А. Киндрук, О. К. Слюсаренко и др. - М.: Колос, 1983. - 349 с.
79. Силаев А. И. Защита зерновых культур от болезней, вредителей и сорных растений в Поволжье / А. И. Силаев, Л. Д. Гришечкина, В. Б. Лебедев // Вестник защиты растений. - 2014. - №. 1. - С. 3-12.
80. Сластя И.В. Использование соединений кремния для повышения продуктивности сортов ярового ячменя в условиях водного стресса / И.В. Сластя // Сельскохозяйственная биология. - 2013. - №2. - С. 109-119.
81. Соколов Ю.А. Элиситоры и их применение в растениеводстве / Ю.А. Соколов. - Минск: Беларуская навука, 2016. - 201 с.
82. Соколова Т. А. Специфика свойств почв в ризосфере: анализ литературы / Т.А. Соколова // Почвоведение. - 2015. - №. 9. - С. 1097-1097.
83. Соколова Т. А. Низкомолекулярные органические кислоты в почвах: источники, состав, содержание, функции в почвах (обзор) / Т.А. Соколова // Почвоведение. - 2020. - №. 5. - С. 559-575.
84. Стребко Е.С. Влияние гиббереллина на активность гидролитических ферментов и некоторые стороны энергетического обмена растений ячменя и пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.00 / Стребко Елена Семеновна. - М., 1971. - 25 с.
85. Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Л.А. Воробьевой. - М.: ГЕОС, 2006. - 400 с.
86. Торопова Е. Ю. Влияние культурных растений на сапротрофные микроорганизмы и супрессивность почвы / Е. Ю. Торопова, М. П.

- Селюк, С. Н. Посажеников //Достижения науки и техники АПК. - 2018. - Т. 32. - №. 7. - С. 17-20.
- 87.Торопова Е. Ю. Предпосевное протравливание семян (методические аспекты) / Е. Ю. Торопова, Г. Я. Стецов //Защита и карантин растений. - 2018. - №. 2. - С. 3-7.
- 88.Трифонова М.Ф. Морфофизиологические основы действия физических факторов на продуктивность растений / М.Ф. Трифонова // Аграрный вестник Урала. - 2005. - №6. - С. 3-5.
- 89.Фаизова В. И. Влияние сельскохозяйственного использования черноземов Центрального предкавказья на численность и разнообразие микромицетов / В. И. Фаизова, В. С. Цховребов, А. М. Никифорова, А. А. Новиков, А. Н. Марьин //Агрехимический вестник. - 2017. - №. 4. - С. 38-42.
- 90.Федотов Г.Н. Возможность снижения аллелотоксичности почв для зерновых культур / Г.Н. Федотов, И.В. Горепекин, Л.В. Лысак. // Почвоведение. – 2020. – №1. – С. 102-109.
91. Федотов Г.Н. Аллелотоксичность почв и разработка сорбционно-стимулирующего препарата для ускорения начальной стадии развития растений из семян яровой пшеницы / Г.Н. Федотов, И.В. Горепекин, Л.В. Лысак, Д.И. Потапов // Почвоведение. – 2020. – №9. – С. 1121-1131.
- 92.Федотов Г.Н. Взаимосвязь предыстории использования и химических свойств почв с их аллелотоксичностью / Г.Н. Федотов, И.В. Горепекин, А.Д. Позднякова, Ю.А., Завгородняя, С.А. Исакова // Почвоведение. – 2020. – №3. – С. 379-386.
93. Федотов Г.Н. Методика для оценки эффективности действия стимуляторов прорастания семян / Г. Н. Федотов, В. С. Шалаев, Ю. П. Батырев, И. В. Горепекин // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. - 2018. - Т. 22. - № 6. - С. 95–101.

94. Федотов Г.Н. Влияние аллелотоксичности почв на прорастание семян зерновых культур / Г.Н. Федотов, С.А. Шоба, М.Ф. Федотова, И.В. Горепекин // Почвоведение. – 2019. – №4. – С. 489-496.
95. Федотов Г.Н. Аллелотоксичность почв и способы уменьшения ее негативного влияния на начальную стадию развития растений / Г.Н. Федотов, С.А. Шоба, И.В. Горепекин // Почвоведение – 2020. – №8. – С. 1007-1015.
96. Федотов Г.Н. Структурный переход в гумусовой матрице почвенных гелей и его влияние на свойства почв / Г.Н. Федотов, С.А. Шоба, А.И. Поздняков, А.Е. Пузанова // Почвоведение. - 2014. - № 9. - С. 1056–1067.
97. Фризен Ю. В. Влияние метеорологических факторов на посевные качества семян яровой твердой пшеницы / Ю. В. Фризен, Е. В. Кислицина // Вестник Омского государственного аграрного университета. - 2016. - №. 3 (23). - С. 18-22.
98. Хасанов Э. Р. Научное обоснование и разработка технологических процессов и технических средств предпосевной обработки семян сельскохозяйственных культур: автореф. дис. ... докт. техн. наук: 05.20.01 / Хасанов Эдуард Рифович. - Уфа., 2015. - 40 с.
99. Хачидзе А. С. Влияние сортовых особенностей и технологии выращивания зерновых культур на вынос питательных веществ и окупаемость удобрений / А. С. Хачидзе, М. Г. Мамедов // Агрохимия. - 2009. - №. 5. - С. 42-48.
100. Цыганова Н.А. Влияние янтарной кислоты на фотосинтетическую активность яровой мягкой пшеницы / Н. А. Цыганова, Н. А. Воронкова, В. Д. Дороненко, Н. Ф. Балабанова // Вестник ОмГАУ. - 2019. - №. 3 (35). - С. 13-20.
101. Чичина Т.В. Разработка технологии белковых ингредиентов на основе остаточных пивных дрожжей с использованием холодильной

- обработки: дис. ... канд. тех. наук: 05.18.04 / Чичина Татьяна Викторовна. - СПб., 2014. - 126 с.
102. Чурюкин Р. С. Проявление эффекта гормезиса у растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в контрастных условиях произрастания при γ -облучении семян/ Р. С. Чурюкин, С. А. Гераськин //Сельскохозяйственная биология. - 2017. - Т. 52. - №. 4. - С. 820-829.
103. Шапошников А. И. Влияние корневой экссудации сахаров на развитие фузариоза у растений пшеницы и ячменя / А. И. Шапошников, О. К. Струнникова, Н. М. Макарова, Н. А. Вишневская, В. Ю. Шахназарова, А. А. Белимов // Биомика. - 2018. - Т. 10. - №. 1. - С. 020-023.
104. Шапошников А. И. Ароматические карбоновые кислоты корневых экссудатов ячменя и их влияние на рост *Fusarium culmorum* и *Pseudomonas fluorescens* / А. И. Шапошников, В. Ю. Шахназарова, Н. А. Вишневская, Е. В. Бородина, О. К. Струнникова //Прикладная биохимия и микробиология. - 2020. - Т. 56. - №. 3. - С. 292-300.
105. Шеин Е. В. Курс физики почв. : Учебник. М.: Изд-во МГУ, 2005. 432 с.
106. Шинкарев А.А. Органические компоненты глино-металлоорганического комплекса почв лесостепи (теоретические и экспериментальные аспекты изучения) / А.А. Шинкарев, К.Г. Гиниятуллин, Л.В. Мельников, Г.А. Кринари, С.Г. Гневашев. - Казань: Казанский гос. ун-т, 2007. - 248 с.
107. Шоба С.А. Повышение эффективности стимуляции развития проростков семян яровой пшеницы при предпосевной обработке гормонами роста растений / С. А. Шоба, И. В. Горепекин, Г. Н. Федотов, Т. А. Грачева // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. - 2020. - Т. 493. - № 4. - С. 404–407.
108. Шоба С. А. О природе влияния некоторых мицелиальных актинобактерий на прорастание семян яровой пшеницы в почвах / С. А.

- Шоба, Т.А. Грачева, А.Л. Степанов, Г.Н. Федотов, И.В. Горепекин // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2021. – Т. 498. – №. 1. – С. 275-278.
109. Шоба С.А. О действии сорбционно-стимулирующих препаратов на прорастание семян / С. А. Шоба, Г. Н. Федотов, И. В. Горепекин, Д.И. Потапов, Т.А. Грачева // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2021. – Т. 499. – №. 1. – С. 360-363
110. Югов А. В. Плодородие почвы в зависимости от возделываемых культур / А. В. Югов, А. В. Сисо // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. - 2008. - №. 35. - С. 142-152.
111. Яхин О. И. Биостимуляторы в агротехнологиях: проблемы, решения, перспективы / О. И. Яхин, А. А. Лубянов, И. А. Яхин // Агрехимический вестник. - 2016. - №. 1. - С. 15-21.
112. Adedeji A. A. Secondary metabolites as plant defensive strategy: a large role for small molecules in the near root region / A. A. Adedeji, O. O. Babalola // *Planta*. - 2020. - Vol. 252. - №. 4. - P. 1-12.
113. Allelopathy: a physiological process with ecological implications / Eds. M.J. Reigosa, N. Pedrol, L. González. - Netherlands: Springer Science & Business Media, 2006. - 637 p.
114. Allelopathy: current trends and future applications / Eds. Z. A. Cheema, M. Farooq, A. Wahid. - Berlin Heidelberg: Springer Science & Business Media, 2013. - 513 p.
115. Altieri M. A. The ecological role of biodiversity in agroecosystems / M. A. Altieri // *Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes*. Elsevier. - 1999. - P. 19-31.
116. Altieri M. A. Vegetational designs to enhance biological control of insect pests in agroecosystems / M. A. Altieri, C. I. Nicholls // *Natural Enemies of Insect Pests in Neotropical Agroecosystems: Biological Control and Functional Biodiversity*. - 2019. - P. 3-13.

117. Araújo S.D.S. Physical methods for seed invigoration: advantages and challenges in seed technology / S. D. S. Araujo, S. Paparella, D. Dondi, A. Bentivoglio, D. Carbonera, A. Balestrazzi //Frontiers in plant science. - 2016. - Vol. 7. - P. 1-12.
118. Astolfi S. Single and combined Fe and S deficiency differentially modulate root exudate composition in tomato: A double strategy for Fe acquisition? / S. Astolfi, Y. Pii, T. Mimmo et al. //International journal of molecular sciences. - 2020. - Vol. 21. - №. 11. - P. 4038.
119. Ben-Hammouda M. Autotoxicity of barley / M. Ben-Hammouda, H. Ghorbal, R. J. Kremer, O. Oueslatt //Journal of Plant Nutrition. - 2002. - Vol. 25. - №. 6. - P. 1155-1161.
120. Blum U. Phenolic acid content of soils from wheat-no till, wheat-conventional till, and fallow-conventional till soybean cropping systems / Blum, U, T. R. Wentworth, K. Klein, A. D. Worsham, L. D. King, T. M. Gerig, S. W. Lyu // Journal of Chemical Ecology. - 1991. - Vol. 17. - №. 6. - P. 1045-1068.
121. Bouhaouel I. Identification of barley (*Hordeum vulgare* L. subsp. *vulgare*) root exudates allelochemicals, their autoallelopathic activity and against *Bromus diandrus* Roth. Germination / I. Bouhaouel, G. Richard, M. L. Fauconnier, M. et al. //Agronomy. - 2019. - Vol. 9. - №. 7. - P. 345.
122. Cesarano G. Soil sickness and negative plant-soil feedback: A reappraisal of hypotheses / G. Cesarano, M. Zotti, V. Antignani, R. Marra, F. Scala, G. Bonanomi //Journal of plant pathology. - 2017. - P. 545-570.
123. Cipollini D. Microbes as targets and mediators of allelopathy in plants / D. Cipollini, C. M. Rigsby, E. K. Barto //Journal of chemical ecology. - 2012. -V. 38. - №. 6. - P. 714-727.
124. Chen B.M. Role of allelopathy in plant invasion and control of invasive plants / B. M. Chen, H. X. Liao, W. B. Chen, H. J. Wei, S. L. Peng // Allelopathy J. - 2017. - Vol. 41. - P. 155–166.

125. Chen J. The phytopathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum* detoxifies plant glucosinolate hydrolysis products via an isothiocyanate hydrolase / J. Chen, C. Ullah, M. Reichelt et al. // Nature communication. - 2020. - Vol. 11. - №. 1. - P. 1-12.
126. Cheng F. Research progress on the use of plant allelopathy in agriculture and the physiological and ecological mechanisms of allelopathy / F. Cheng, Z. Cheng // Front. Plant Sci. - 2015. - Vol. 6. - P. 1–16.
127. Cheng H. H. A conceptual framework for assessing allelochemicals in the soil environment / H. H. Cheng // Allelopathy. Springer, Dordrecht. - 1992. -P. 21-29.
128. Chou C.H. Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture / C.H. Chou // Critical Reviews in Plant Sciences. - 1999. - Vol. 18. - № 5. - P. 609-636.
129. De Corato U. et al. Soil management under tomato-wheat rotation increases the suppressive response against Fusarium wilt and tomato shoot growth by changing the microbial composition and chemical parameters / U. De Corato, L. Patruno, N. Avella, R. Salimbeni, G. Lacolla, G. Cucci, C. Crecchio, //Applied Soil Ecology. - 2020. - Vol. 154. - P. 103601.
130. De Vries F. T. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production / F. T. De Vries, R. I. Griffiths, C. G. Knight, O. Nicolitch, A. Williams // Science. - 2020. - Vol. 368. - №. 6488. - P. 270-274.
131. Dinkelaker B., Römheld V., Marschner H. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.) / B. Dinkelaker, V. Römheld, H. Marschner //Plant, cell & environment. - 1989. Vol 12. - №. 3. - P. 285-292.
132. Eder J., Cosio E.G. Elicitors of plant defense responses / J. Eder, E.G. Cosio // Int. Rev. Cytology. - 1994. - Vol. 148. - P. 1–36.
133. Einhellig F. A. Interactions involving allelopathy in cropping systems / F. A. Einhellig // Agronomy Journal. - 1996. - Vol. 88. - №. 6. - P. 886-893.

134. Fomsgaard I. S. Microbial transformation products of benzoxazolinone and benzoxazinone allelochemicals—a review / I. S. Fomsgaard, A. G. Mortensen, S. C. K. Carlsen // *Chemosphere*. - 2004. - Vol. 54. - №. 8. - P. 1025-1038.
135. Fragasso M., Iannucci A., Papa R. Durum wheat and allelopathy: toward wheat breeding for natural weed management / M. Fragasso, A. Iannucci, R. Papa // *Frontiers in plant science*. - 2013. - Vol. 4. - P. 375.
136. Fukushima M. Adsorption of pentachlorophenol to a humin-like substance–bentonite complex prepared by polycondensation reactions of humic precursors / M. Fukushima, R. Okabe, R. Nishimoto, S. Fukuchi, T. Sato, M. Terashima // *Appl. Clay Sci*. - 2014. - Vol. 87. - P. 136-141.
137. Galán-Pérez J.A. Determining the effect of soil properties on the stability of scopoletin and its toxicity to target plants / J.A. Galán-Pérez, B. Gámiz, R. Celis // *Biol. Fertility Soils*. - 2021.- Vol. 57. - № 5. - P. 643–655.
138. Gawęda D. et al. Weed infestation and health of the soybean crop depending on cropping system and tillage system / D. Gawęda, M. Haliniarz U. Bronowicka-Mielniczuk, J. Łukasz // *Agriculture*. - 2020. - Vol. 10. - №. 6. - P. 208.
139. Gu Y. Pathogen invasion indirectly changes the composition of soil microbiome via shifts in root exudation profile / Y. Gu, Z. Wei, X. Wang // *Biology and Fertility of Soils*. - 2016. - Vol. 52. - P. 997-1005.
140. Guerrieri A. Role and exploitation of underground chemical signaling in plants / A. Guerrieri, L. Dong, H. J. Bouwmeester // *Pest management science*. - 2019. - Vol. 75. - №. 9. - P. 2455-2463.
141. Hayat R. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review / R. Hayat, S. Ali, U. Amara, R. Khalid, I. Ahmed // *Annals of microbiology*. - 2010. - Vol. 60. - №. 4. P. 579-598.
142. Huang L. F. et al. Plant-soil feedbacks and soil sickness: from mechanisms to application in agriculture // *Journal of chemical ecology*. 2013. V. 39. P. 232-242.

143. Inderjit. Plant phenolics in allelopathy/ Inderjit // The Botanical Review. 1996. Vol. 62. P. 186-202.
144. Jabran K. Wheat allelopathy for weed control / K. Jabran //Manipulation of Allelopathic Crops for Weed Control. Springer. Cham. - 2017. - P. 13-20.
145. Jilani G. Allelochemicals: sources, toxicity and microbial transformation in soil—a review / G. Jilani, S. Mahmood, A. N. Chaudhry, I. Hassan, M. Akram // Ann. Microbiol. - 2008. - Vol. 58. - № 3. - P. 351–357.
146. Kang Y. et al. Soil microbial communities changed with a continuously monocropped processing tomato system / Y. Kang, F. Jing, W. Sun, J. Liu, G. Jiang //Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science. - 2018. - Vol 68. - №. 2. - P. 149-160.
147. Kobayashi K. Factors affecting phytotoxic activity of allelochemicals in soil / K. Kobayashi // Weed biology and management. - 2004. - Vol. 4. - №. 1. - P. 1-7.
148. Kong C.H. Allelochemicals and signaling chemicals in plants / C. H. Kong, T. D. Xuan, T. D. Khanh, H. D. Tran, N. T. Trung // Molecules. - 2019. - Vol. 24. - № 15. - P. 2737.
149. Lanoue A. De novo biosynthesis of defense root exudates in response to Fusarium attack in barley / A. Lanoue, V. Burlat, G. J. Henkes, I. Koch, U. Schurr, U. S. Röse //New Phytologist. - 2010. - Vol. 185. - №. 2. - P. 577-588.
150. Latif S. Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence / S. Latif, G. Chiapusio, L. A. Weston //Advances in botanical research. Academic Press. - 2017. - Vol. 82. - P. 19-54.
151. Lee J. H. Root-Associated Bacteria Are Biocontrol Agents for Multiple Plant Pests / J. H. Lee, A. J. Anderson, Y. C. Kim //Microorganisms. - 2022. - Vol. 10. - №. 5. - P. 1053.
152. Leggett M. Maize yield response to a phosphorus-solubilizing microbial inoculant in field trials / M. Leggett, N. K. Newlands, D.

- Greenshields, L. West, S. Inman, M. E. Koivunen //The Journal of agricultural science. - 2015. - Vol. 153. - №. 8. - P. 1464-1478.
153. Li H. Sorption and Desorption of Pesticides by Clay Minerals and Humic Acid-Clay Complexes / H. Li, G. Sheng, B. J. Teppen, C. T. Johnston, S. A. Boyd // Soil Sci. Soc. Am. J. - 2003. - Vol.67. - P. 122-131.
154. Li H. Effects of consecutive monoculture of sweet potato on soil bacterial community as determined by pyrosequencing / H. Li, J. Wang, Q. Liu, Z. Zhou, F. Chen, D. Xiang //Journal of Basic Microbiology. - 2019. - Vol. 59. - №. 2. - P. 181-191.
155. Li Y.P. Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants / Y. P. Li, Y. L. Feng, Y. J. Chen, Y. H. Tian // Sci. Bull. - 2015. - Vol. 60. - P. 1083-1091.
156. Li X. G. Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy / C. F. Ding, K. Hua, T. L. Zhang // Soil Biology and Biochemistry. - 2014. - Vol. 78. - P. 149-159.
157. Masaoka Y. Dissolution of ferric phosphate by alfalfa (*Medicago sativa* L.) root exudates / Y. Masaoka, M. Kojima, S. Sugihara, T. Yoshihara, M. Koshino, A. Ichihara //Plant Nutrition—from Genetic Engineering to Field Practice. Springer, Dordrecht, 1993. - P. 79-82.
158. Meena M. *Alternaria* host-specific (HSTs) toxins: An overview of chemical characterization, target sites, regulation and their toxic effects / M. Meena, S. Samal // Toxicology reports. - 2019. - Vol. 6. - P. 745-758.
159. McCalla T. M. Phytotoxic substances from soil microorganisms and crop residues / T. M. McCalla, F. A. Haskins // Bacteriological Reviews. - 1964. - Vol 28. - №. 2. - P. 181-207.
160. Mushtaq W. Allelopathy in Solanaceae plants / W. Mushtaq, M. B. Siddiqui // Journal of Plant Protection Research. - 2018. - Vol. 58. - №. 1.
161. Muzell Trezzi M. Allelopathy: driving mechanisms governing its activity in agriculture / M. Muzell Trezzi, R. A. Vidal, A. A. Balbinot Junior,

- H. von Hertwig Bittencourt, Da Silva Souza Filho //Journal of Plant Interactions. - 2016. - Vol. 11. - №. 1. - P. 53-60.
162. Naveed M. Plant exudates may stabilize or weaken soil depending on species, origin and time / M. Naveed, L. K. Brown, A. C. Raffan //European Journal of Soil Science. - 2017. - Vol. 68. - №. 6. - P. 806-816.
163. Neal A. L. Benzoxazinoids in root exudates of maize attract *Pseudomonas putida* to the rhizosphere / A. L. Neal, S. Ahmad, R. Gordon-Weeks, J. Ton //PloS one. - 2012. - Vol. 7. - №. 4. - P. e35498.
164. Osterberg R. Fractal dimension of humic acids. A small angle neutron scattering study / R. Osterberg, K. Mortensen // European Biophysics J. - 1992. - Vol. 21(3). - P. 163-167.
165. Oueslati O. Barley autotoxicity as influenced by varietal and seasonal variation / O. Oueslati, M. Ben-Hammouda, M. H. Ghorbal, M. Guezzah, R. J. Kremer //Journal of agronomy and Crop science. - 2005. - Vol. 191. - №. 4. - P. 249-254.
166. Pavliuchenko N. A., Dovhaliuk N. I. Phytotechnological foundations of fighting with allelopathic soil sickness in *Syringa vulgaris* L. monocultural plantings / N. A. Pavliuchenko, N. I. Dovhaliuk // Plant Introduction. - 2019. - Vol. 82. - P. 77-84.
167. Pérez-Brandán C. Soybean fungal soil-borne diseases: a parameter for measuring the effect of agricultural intensification on soil health / C. Pérez-Brandán, J. Huidobro, B.vGrümberg, M. M. Scandiani, A. G. Luque, J. M. Meriles, S. Vargas-Gil //Canadian Journal of Microbiology. - 2014. - Vol. 60. №. 2. - P. 73-84.
168. Proctor R. H. Evolution of structural diversity of trichothecenes, a family of toxins produced by plant pathogenic and entomopathogenic fungi / R. H. Proctor, S. P. McCormick, H. S. Kim et al. //PLoS pathogens. - 2018. - Vol. 14. - №. 4. - P. e1006946.
169. Punia A. Effect of daidzein on growth, development and biochemical physiology of insect pest, *Spodoptera litura* (Fabricius) / A. Punia, N. S.

- Chauhan //Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology. - 2022. - Vol. 262. - P. 109465.
170. Real M. Sorption and dissipation of the allelochemicals umbelliferone and salicylic acid in a Mediterranean soil environment: Effect of olivemill waste addition / M. Real, G. Facenda, R. Celis // *Sci. Total Environ.* - 2021. - Vol. 774. - P. 145027.
171. Sairam R.K. Effects of homobrassinolide application on plant metabolism and grain yield under irrigated and moisture-stress conditions of two wheat varieties / R.K. Sairam // *Plant Growth Regulation.* - 1994. - Vol. 14. - №2. - P. 173-181.
172. Sampietro D. A. Alfalfa soil sickness and autotoxicity / D. A. Sampietro, M. A. Sgariglia, J. R. Soberon // *Allelopathy Journal.* - 2006. - Vol. 18. - №. 1. - P. 81-92.
173. Santi Ferrara F.I. Endophytic and rhizospheric enterobacteria isolated from sugar cane have different potentials for producing plant growth-promoting substances / F.I. Santi Ferrara, Z.M. Oliveira, H.H.S. Gonzales, E.I.S. Floh, H.R. Barbosa // *Plant and Soil.* - 2012. - Vol. - 353. - № 1. - P. 409–417.
174. Scavo A. Plant allelochemicals: Agronomic, nutritional and ecological relevance in the soil system / A. Scavo, C. Abbate, G. Mauromicale // *Plant and Soil.* 2019. V. 442. № 1. P. 23–48.
175. Scavo A., Restuccia A., Mauromicale G. Allelopathy: principles and basic aspects for agroecosystem control / A. Scavo, A. Restuccia, G. Mauromicale // *Sustainable agriculture reviews 28.* Springer, Cham. - 2018. - P. 47-101.
176. Singh A. A. Synthesis and extraction routes of allelochemicals from plants and microbes: A review / A. A. Singh, G. Rajeswari, L. A. Nirmal, S. Jacob // *Reviews in Analytical Chemistry.* - 2021. - Vol. 40. - №. 1. - P. 293-311.

177. Song R. Effect of soybean root exudates on soil aggregate size and stability / R. Song, L. Liu, C. Wu, L. Ma // *Journal of Northeast Forestry University*. - 2009. - Vol. 37. - №. 7. - P. 84-86.
178. Strom N. et al. Interactions between soil properties, fungal communities, the soybean cyst nematode, and crop yield under continuous corn and soybean monoculture / N. Strom, W Hu, D. Haarith, S. Chen, K. Bushley // *Applied Soil Ecology*. - 2020. - Vol. 147.- P. 103388.
179. Sugiyama A. The soybean rhizosphere: Metabolites, microbes, and beyond—A review / A. Sugiyama // *Journal of Advanced Research*. - 2019. - Vol. 19. - P. 67-73.
180. Tajmiri P. Effect of strip-intercropping potato and annual alfalfa on populations of *Leptinotarsa decemlineata* Say and its predators / P. Tajmiri, S. A. A. Fathi, A. Golizadeh, G. Nouri-Ganbalani // *International Journal of Pest Management*. - 2017. - Vol. 63. - №. 4. - P. 273-279.
181. Tomilov A. Chemical signalling between plants / A. Tomilov, N. Tomilova, D. H. Shin // *Chem. Ecology: From Gene to Ecosystem*. The Netherlands: Springer. - 2006. - P. 55–69.
182. Tharayil N. Preferential sorption of phenolic phytotoxins to soil: implications for altering the availability of allelochemicals / N. Tharayil, P. C. Bhowmik, B. Xing // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. - 2006. - Vol. 54. - №. 8. - P. 3033-3040.
183. Tharayil N. Bioavailability of allelochemicals as affected by companion compounds in soil matrices / N. Tharayil, P. C. Bhowmik, B. Xing // *J. Agricultural Food Chem*. - 2008. - Vol. 56. - № 10. - P. 3706–3713.
184. Treutter D. Significance of flavonoids in plant resistance: a review / D. Treutter // *Environ. Chem. Lett*. - 2006. - Vol. 4. №3. P. 147–157.
185. Vinken R. Abiotic association of soilborne monomeric phenols with humic acids / R. Vinken, A. Schäffer, R. Ji // *Org. Geochem*. - 2005. - Vol. 36. - № 4. - P. 583–593.

186. Volosciuc L. Ecological agriculture to mitigate soil fatigue / L. Volosciuc, V. Josu // *Soil as World Heritage*. Springer, Dordrecht. - 2014. - P. 431-435.
187. Vyvyan J. R. Allelochemicals as leads for new herbicides and agrochemicals / J. R. Vyvyan // *Tetrahedron*. - 2002. - Vol. 58. - №. 9. - P. 1631-1646.
188. Weir T.L. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals / T.L. Weir, S. Park, J.M. Vivanco // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2004. - Vol. 7. - № 4. - P. 472–479.
189. Wen X. Wheat, maize and sunflower cropping systems selectively influence bacteria community structure and diversity in their and succeeding crop's rhizosphere / X. Y. Wen, E. Dubinsky, W. U. Yao, Y. Rong, C. Fu // *Journal of integrative agriculture*. - 2016. - Vol. 15. - №. 8. - P. 1892-1902.
190. Weston L.A. Flavonoids: their structure, biosynthesis and role in the rhizosphere, including allelopathy / L.A. Weston, U. Mathesius // *J. Chem. Ecology*. - 2013. - Vol. 39. - № 2. - P. 283–297.
191. Wu H. Allelochemicals in wheat (*Triticum aestivum* L.): variation of phenolic acids in shoot tissues / H. Wu, T. Haig, J. Pratley, D. Lemerle, M. An // *Journal of Chemical Ecology*. - 2001. - Vol. 27. - №. 1. - P. 125-135.
192. Wu H. Autotoxicity of wheat (*Triticum aestivum* L.) as determined by laboratory bioassays / H. Wu, J. Pratley, D. Lemerle, M. An, D. L. Liu // *Plant and Soil*. - 2007. - Vol. 296. - №. 1. - P. 85-93.
193. Xianwen L. I. U. Effects of potato and maize compound planting on soil allelochemicals and soil bacterial community structure / L. I. U. Xianwen, G. U. O. Huachun // *Chinese Journal of Eco-Agriculture*. - 2020. – Vol. 28. - №. 6. - P. 794-802.
194. Yu J. Q. Effects of root exudates of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedlings / J. Q. Yu, Y. Matsui // *Journal of Chemical Ecology*. - 1997. - Vol. 23. - №. 3. - P. 817-827.

195. Zhao D. Response of soil nematode community structure and function to monocultures of pumpkin and melon / D. Zhao, Y. Wang, L. Wen et al. //Life. - 2022. - Vol. 12. - №. 1. - P. 102.
196. Zhou X. Changes in soil chemical characters and enzyme activities during continuous monocropping of cucumber (*Cucumis sativus*) / X. Zhou, F. Wu //Pak. J. Bot. - 2015. - Vol. 47. - №. 2. - P. 691-697.
197. Zhou X. Soil microbial communities in cucumber monoculture and rotation systems and their feedback effects on cucumber seedling growth / X. Zhou, J. Liu, F. Wu //Plant and Soil. - 2017. - Vol. 415. - P. 507-520.
198. Zhou X. p-Coumaric acid influenced cucumber rhizosphere soil microbial communities and the growth of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* Owen / X. Zhou, F. Wu //PloS one. - 2012. - Vol. 7. - №. 10. - P. e48288.

Приложение

Приложение А. Снижение аллелотоксичности тепличных субстратов³²

Полеводство представляет собой не единственное направление, в котором снижение негативного влияния аллелотоксинов может представлять интерес. Исходя из количества урожая, приходящегося на единицу субстрата, можно заключить, что в тепличных хозяйствах почвенные субстраты используют гораздо интенсивнее, что должно приводить к более активному накоплению аллелотоксинов. Это должно отражаться на качестве субстратов и ухудшать рост и развитие произрастающих на них растений (Бирюков, 2009). С рассматриваемых позиций использование препаратов, направленных на снижение аллелотоксичности почв и субстратов (Бирюков, 2009; Михеева, Сомова, 2009), может быть перспективно в условиях тепличных хозяйств.

В качестве модельного субстрата при проведении опытов была выбрана дерново-подзолистая почва (9), аллелотоксичность которой составляла -27%. Данное значение брали за точку отсчёта, относительно которой рассчитывали ускорение прорастания семян.

Снижение аллелотоксичности субстратов проводили, внося в них компоненты ранее разработанных сорбционно-стимулирующих препаратов для предпосевной обработки.

Для проверки возможности снижения аллелотоксичности почв при внесении в них сорбционных составов использовали компоненты разработанного ранее сорбционного препарата: бентонита кальция, гумата, автолизата пивных дрожжей, полиэтиленгликоля. Готовили водную суспензию в подобранных концентрациях, после чего её выдержали в течение суток. Затем воду из препарата удаляли испарением при 70°C до образования твердого образца, который измельчали на мельнице ударного типа. Полученный порошок вносили в почву, имеющей влажность около

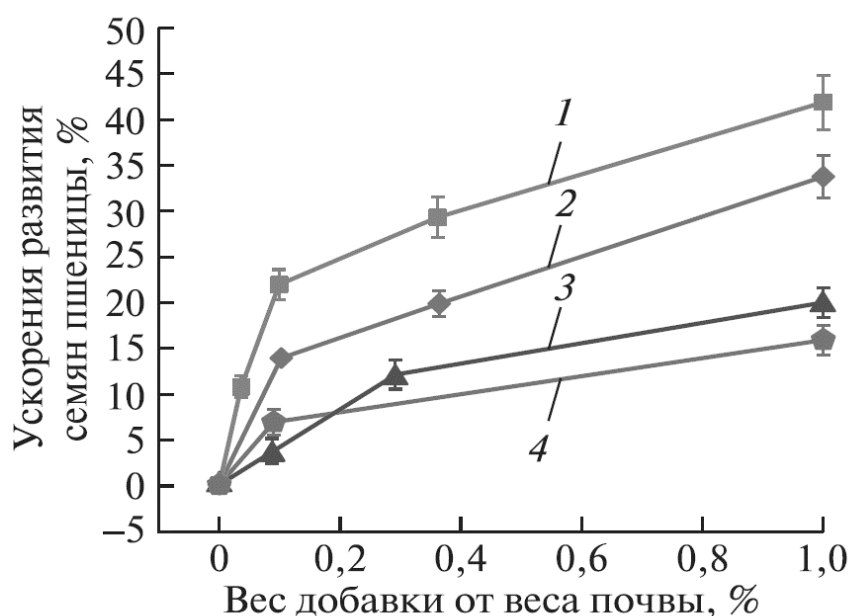
³² Результаты, представленные в разделе, опубликованы в статье:

И. В. Горепекин, Г. Н. Федотов, Д. И. Потапов, Ю.П. Батырев, В.С. Шалаев. Снижение аллелотоксичности почвенных субстратов // Вестник Московского государственного университета леса - Лесной вестник. - 2022. - Т. 26. - № 4. - С. 46–52. DOI 10.18698/2542-1468-2022-4-46-52. – IF РИНЦ 2021: 0,461 (0,85/0,17)

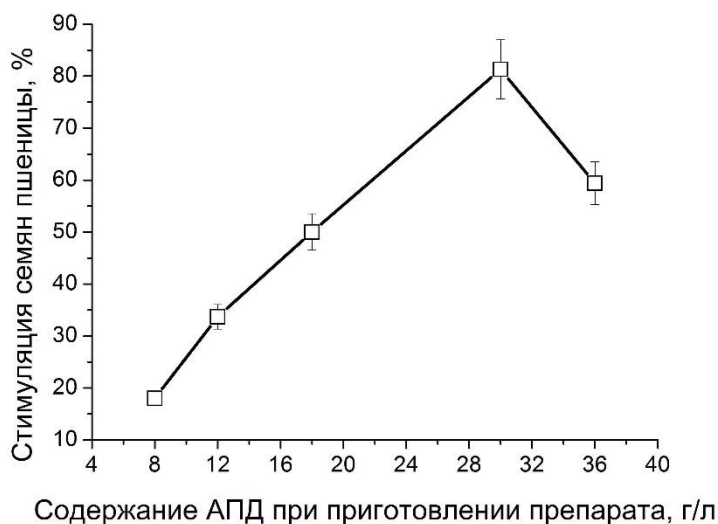
18%, тщательно перемешивали и выдерживали не менее 3 суток. Затем в почву, содержащую препарата, высевали тест-культуру (яровую пшеницу).

Результаты по влиянию внесения различных составов на величину почвенной аллелотоксичности свидетельствуют (Приложение А1), что наиболее эффективным является препарат, включающий в свой состав бентонит кальция, гумат, АПД и ПЭГ.

Отметим, что соотношение компонентов, подобранное для обработки семян, не могло гарантировать наилучший результат при внесении препарата в почву для снижения её аллелотоксичности. Поэтому были проведены дополнительные эксперименты для уточнения оптимального соотношения компонентов. Было установлено, что соотношение между бентонитом кальция и гуматом, равное 4:1 сохраняется, однако оптимальная концентрация АПД в препарате возросла до 30 г/л (Приложение А2).

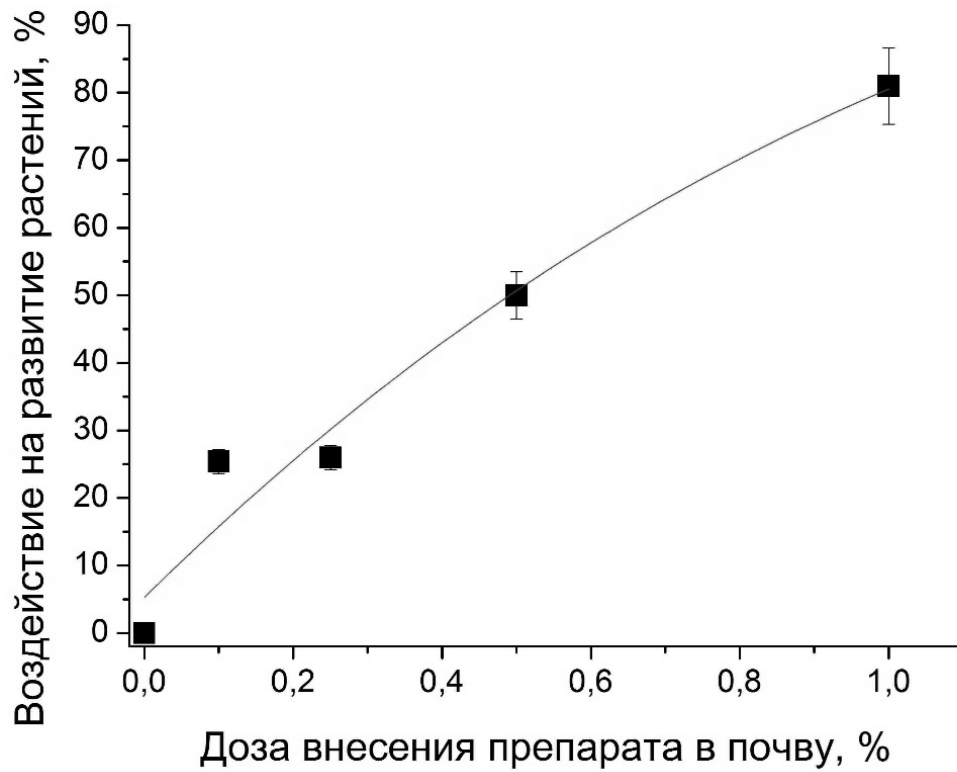


Приложение А1. Влияние внесения в дерново-подзолистую почву различных количеств сорбционно-стимулирующих препаратов на изменение её аллелотоксичности, определенное на семенах яровой пшеницы сорт Лиза. 1 — БК-Г-АПД-ПЭГ; 2 — БК-Г; 3 — БК-Г-АПД; 4 — БК-Г-ПЭГ

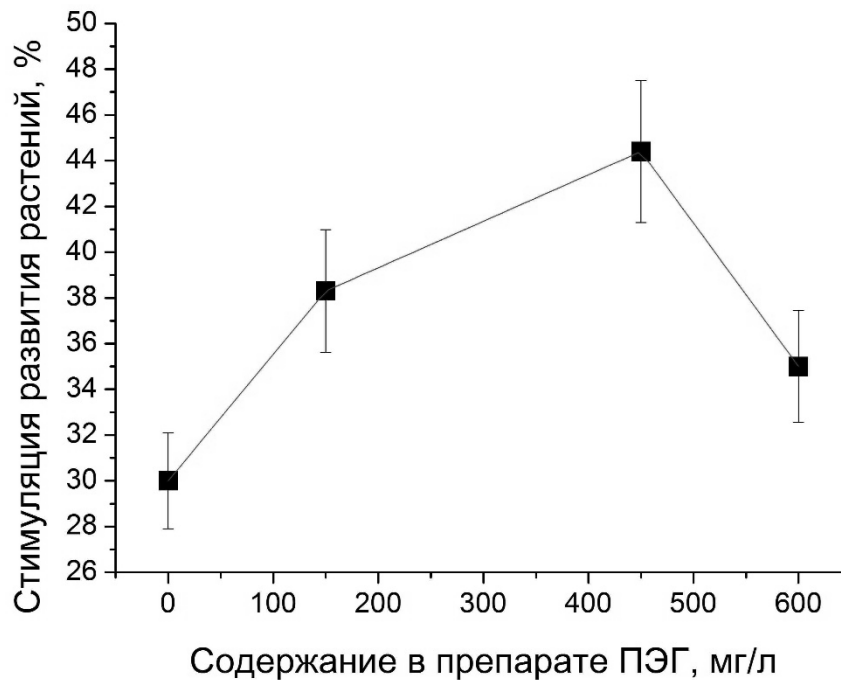


Приложение А2. Влияние содержания автолизата пивных дрожжей (АПД) в сорбционном препарате (бентонит кальция – гумат) на снижение аллелотоксичности в дерново-подзолистой почве при внесении 1 %препарата от массы почвы

При дальнейшем уточнении компонентов состава возникла методическая сложность, заключающаяся в том, что при внесении состава в количестве 1% от веса почвы его эффективность составляет порядка 80%, в результате чего вклад каждого нового компонента в величину стимуляции становится менее заметным. Данная задачи была решена в два этапа. Сперва была построена зависимость величины стимуляции препаратом от дозы его внесения в почву (Приложение А3), а затем был проведен подбор оптимального содержания ПЭГ при дозе внесения 0,25% препарата от веса почвы (Приложение А4). В результате был разработан состав, содержащий 40 г/л бентонита кальция, 10 г/л гумата, 30 г/л АПД и 450 мг/л.



Приложение А3. Влияние расхода препарата БК-Г-АПД при его внесении в дерново-подзолистую почву на снижение ее аллелотоксичности



Приложение А4. Влияние содержания ПЭГ в препарате БК-Г-АПД на снижение аллелотоксичности в дерново-подзолистой почве при внесении 0,25 % препарата от массы почвы

Для экспериментальной проверки актуальности снижения негативного влияния аллелотоксичности субстратов на развитие растений были отобраны образцы тепличных субстратов из-под овощей (томатов, огурцов и перца) с хорошей и плохой вегетацией. Для этих субстратов была определена аллелотоксичность, а также содержание микроорганизмами (Приложение А5, А6).

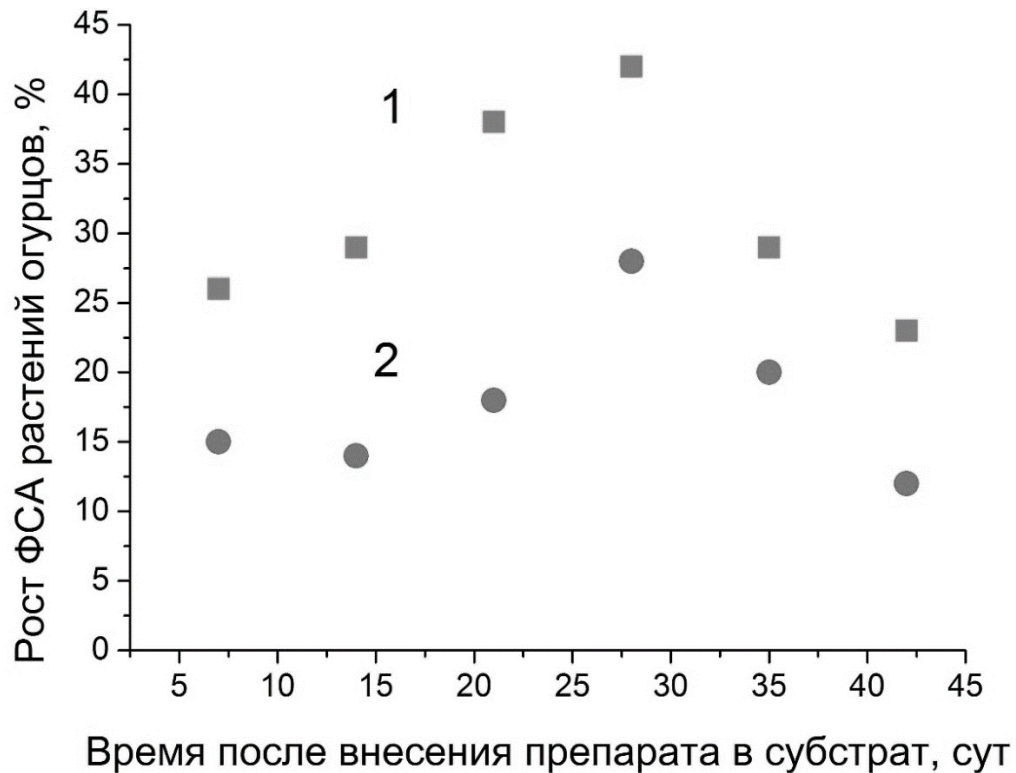
Приложение А5. Аллелотоксичность образцов тепличного субстрата и численность в них бактерий

| Предыстория почвенных образцов | Аллелотоксичность, % | Численность бактерий ($\times 10^9$ кл/г) |
|--|----------------------|--|
| Тепличный субстрат, контроль | 0 ± 3 | $2,0 \pm 0,2$ |
| Тепличный субстрат после <u>хорошо</u> ³³ растущих <u>огурцов</u> | $- 11 \pm 3$ | $5,4 \pm 0,4$ |
| Тепличный субстрат после <u>плохо</u> растущих <u>огурцов</u> | $- 48 \pm 5$ | $2,7 \pm 0,2$ |
| Тепличный субстрат после <u>хорошо</u> растущих <u>томатов</u> | $- 57 \pm 6$ | $2,4 \pm 0,2$ |
| Тепличный субстрат после <u>плохо</u> растущих <u>томатов</u> | $- 92 \pm 9$ | $1,3 \pm 0,1$ |
| Тепличный субстрат после <u>хорошо</u> растущих <u>перцев</u> | 0 ± 3 | $3,9 \pm 0,3$ |

³³ Разница между хорошо и плохо растущими огурцами составляла порядка 30% в единицах фотосинтетической активности

| | | | | | | | |
|--|-----|-----|------|-----|------|-----|-----|
| Общая численность прокариот, тыс. КОЕ/г | 738 | 311 | 1170 | 270 | 2817 | 354 | 502 |
| Доля актиномицетов в прокариотном комплексе, % | 16 | 10 | 28 | 4 | 31 | 8 | 9 |
| Количество выделенных для исследования культур | 7 | 8 | 10 | 6 | 6 | 7 | 11 |

Проверку эффективности гумата в условиях теплиц проверяли на двух сортах огурцов – Мамлюк и Эстафета, а в качестве измеряемого параметра использовали фотосинтетическую активность растений (**Приложение А7**).



Приложение А7. Влияние внесения в зону корнеобитания растений растворов гуматов (12 г/л) на увеличение фотосинтетической активности огурцов сортов Эстафета (1) и Мамлюк (2)

На основе полученных данных можно сделать вывод (Приложение А7), что оба сорта улучшают своё развитие при использовании гуматов. При этом сорт Эстафета стабильно демонстрирует более высокие значения фотосинтетической активности. Возможное объяснение данного явления состоит в том, что площадь листьев сорта Мамлюк в 1,5 раза ниже, а фотосинтетическая активность, напротив, в 1,5 раза выше, чем для сорта Эстафета. При увеличении фотосинтетической активности листьев, концентрация хлорофилла в них повышается сильнее для сорта, в котором его содержание ниже.

Таким образом, проведенные исследования показали, что аллелотоксичность субстратов является одним из ключевых параметров, определяющих вегетацию растений в теплицах. При этом закрепление

аллелотоксинов при применении гуматов позволяет значительно улучшить вегетацию произрастающих на этих субстратах растений.