

## АГРОХИМИЯ И ПЛОДОРОДИЕ ПОЧВ

УДК 631.4

### АЛЛЕЛОТОКСИЧНОСТЬ ПОЧВ (ОБЗОР)

© 2022 г. И. В. Горепекин<sup>а</sup>, \*, Г. Н. Федотов<sup>а</sup>, С. А. Шоба<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Факультет почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

\*e-mail: decembrist96@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.06.2022 г.

После доработки 20.06.2022 г.

Принята к публикации 29.06.2022 г.

Рассмотрены основные понятия, характеризующие накопление в почве аллелотоксичных соединений, обоснована необходимость изучения аллелотоксичности почв и способов уменьшения ее негативного влияния на растения. Показано, что основными источниками формирования почвенной аллелотоксичности выступают выделения растений, микроорганизмов, а также вещества, образующиеся при разложении растительных остатков. Рассмотрены различные классы веществ, являющиеся аллелотоксинами, приведены предполагаемые механизмы трансформации аллелотоксинов в почве, показаны возможности и ограничения существующих подходов к оценке почвенной аллелотоксичности. Сделан вывод о том, что в связи с трудностью получения информации о наличии аллелотоксинов методами химического анализа основными способами изучения этого явления должны служить методы биотестирования. На основе анализа литературных данных предложены пути снижения негативного влияния аллелотоксичности почв на растения, которые могут быть основаны на снижении концентрации аллелотоксинов (или их активности) в почвах или на границе семя–почва за счет закрепления аллелотоксинов на вносимых сорбентах или активизации потребления аллелотоксинов микроорганизмами.

*Ключевые слова:* источники аллелотоксинов, состав аллелотоксинов, устойчивость аллелотоксинов в почвах, определение аллелотоксичности почв, снижение аллелотоксичности почв

DOI: 10.31857/S0032180X22600809

#### ВВЕДЕНИЕ

При решении вопросов улучшения плодородия почв ключевое внимание уделяется их агрофизическим характеристикам, а также агрохимическим и физико-химическим свойствам. На оптимизации этих показателей основана значительная часть моделей управления плодородием почв и продукционными процессами в агроэкосистемах [8]. Однако почва выступает не только как субстрат, обеспечивающий растения водой и питательными веществами. Она является биологически активной средой и процессы, протекающие в ней, напрямую связаны с уровнем почвенного плодородия [8]. Биологически активные вещества (БВ), которые образуются в результате данных процессов и аккумулируются в почве, по своему влиянию на растения можно разделить на стимулирующие и ингибирующие. Последняя группа соединений известна в литературе как аллелотоксины [18, 62, 67].

В настоящее время существует несколько понятий, отражающих накопление в почвах аллелотоксичных соединений: токсикоз почв, аллелопатическое почвоутомление и аллелотоксичность почв [2, 6, 18].

Аллелотоксичность, как свойство почв, можно определить как способность замедлять развитие живых организмов за счет аккумуляции биологически активных соединений естественного происхождения: выделений растений и микроорганизмов, а также веществ, образующихся при разложении растительных остатков [2, 6, 18, 21, 29, 42, 58]. Именно это понятие, на наш взгляд, лучше всего отражает источники формирования почвенных аллелотоксинов, а также их воздействие на фитообъекты.

Понятие токсикоза почв во многом идентично аллелотоксичности почв, однако почвенный токсикоз может быть вызван поступлением веществ не только из природных, но из антропогенных источников [6].

Аллелопатическое почвоутомление представляет собой комплексный механизм, приводимый в действие аллелотоксинами и влияющий не только на скорость развития живых объектов, но и изменяющий саму почвенную среду посредством нарушения ее структуры, физико-химических свойств, сдвига рН, одностороннего выноса элементов питания и микроэлементов, наруше-

ния солевого баланса, накопления болезней и вредителей [2].

Однако очень трудно доказать, что накопление в почвах аллелотоксинов является непосредственной причиной почвоутомления [2]. Связано это с тем, что негативное влияние аллелотоксинов на растения происходит постепенно, и на начальном этапе его трудно заметить. Ослабленные растения теряют стойкость к холоду или засухе, в них резко снижается иммунитет к фитопатогенам и вредителям, а также уменьшается конкурентоспособность по отношению к сорнякам. В этих условиях болезни, вредители, сорняки начинают активно развиваться. Они хорошо заметны, поэтому именно их принимают за истинную причину почвоутомления, тогда как они являются лишь реакцией экосистемы на наличие почвенной аллелотоксичности. Подавление болезней и вредителей, борьба с сорняками часто не дают результата, так как причина – наличие в почве аллелотоксинов – сохраняется [2].

Формирование аллелотоксичности почв не всегда сопровождается замедлением развития произрастающих на почвах растений. Наряду с качественным и количественным составом аллелотоксинов важную роль играет восприимчивость самих растений к комплексу аллелотоксинов конкретной почвы [2, 9, 45, 52, 66]. Этот подход нашел отражение в классификации, предложенной А.М. Гродзинским, который выделил группы растений на основе их аллелопатической активности и толерантности к ингибирующим БАВ [2]: ауто толерантные, аутоинтолерантные, аллотолерантные и аллоинтолерантные.<sup>1</sup> Кроме того, даже в рамках одного вида реакция растений на аллелотоксичность почв неодинакова и зависит от стадии их развития. Наибольшей уязвимостью к действию аллелотоксинов обладают растения на начальных этапах развития: на стадии развития проростков и в ювенильной фазе [4, 5].

Данный факт имеет важное практическое значение, так как между скоростью развития растений на начальных этапах и конечной величиной получаемых урожаев отмечено существование тесной корреляции [8], которая делает необходимым снижение аллелотоксичности почв перед посевом и ее контроль для предотвращения потерь урожая. Эти потери в результате накопления

<sup>1</sup> Ауто толерантный, то есть переносящий сам себя, следовательно, не вызывающий почвоутомления. Аутоинтолерантный, то есть не переносящий сам себя, вызывающий резкое почвоутомление под своей же культурой. Аллотолерантный, то есть терпимый к различным аллелопатическим влияниям, таким образом, нечувствительный к почвоутомлению, вызванному другим видом растения. Аллоинтолерантный – не теряющий других видов в качестве соседей, предпочитающий быть в собственном окружении.

в почвах аллелотоксинов по данным ФАО, в отдельные годы достигают 25% [7].

Между тем неизвестно, что делать с этими токсинами, как можно регулировать их содержание в почве. Надежно обоснованных предложений по преодолению почвенной аллелотоксичности почти нет, и вопрос о накоплении фитотоксических веществ в почве и о мероприятиях по их удалению остается открытым. В настоящее время наиболее обычным общим мероприятием, направленным на преодоление почвоутомления, остается, как и в древние времена, перенос культуры на новое место, то есть плодосмен, культурооборот, севооборот [2, 7].

Следует подчеркнуть, что основные правила севооборотов, подбор предшествующих и последующих культур, агротехнические мероприятия сложились в результате многовекового опыта, эмпирически, и они снижают негативное влияние почвенной аллелотоксичности. Изучение механизмов снижения аллелотоксичности почв, несомненно, представляет весьма важный, но практически неиспользуемый резерв повышения плодородия почв и продуктивности сельского хозяйства.

Настоящая статья посвящена поиску перспективных направлений по снижению влияния почвенных аллелотоксинов на растения и возможных путей использования информации об аллелотоксичности почв в растениеводстве.

Для решения этой задачи необходимо рассмотреть:

- источники почвенных аллелотоксинов;
- состав аллелотоксинов и методы их определения;
- выбор подходов для снижения негативного влияния аллелотоксинов на растения.

## ИСТОЧНИКИ ПОЧВЕННЫХ АЛЛЕЛОТОКСИНОВ

Известны различные пути поступления аллелотоксинов в почву. Растения способны выделять токсины при наступлении любых неблагоприятных условий во внешней среде, препятствующих их жизнедеятельности.

К числу абиотических факторов, влияющих на производство аллелотоксинов, можно отнести обеспеченность растений водой [21, 22, 31, 35, 40, 58, 63], температурные условия [22, 35], освещенность и интенсивность ультрафиолетового облучения [1, 35, 40, 63], засоление [21].

При рассмотрении влияния биотических взаимодействий на производство аллелопатических соединений следует выделить: использование аллелотоксинов в конкуренции, а также в качестве сигнальных молекул.

Формирование аллелотоксичности в процессе конкурентных взаимодействий направлено на обеспечение преимуществ в потреблении ресурса, который находится в дефиците. Если таковыми являются питательные элементы, то растения способны выделять в почву вещества, повышающие их доступность [21, 22, 25, 40, 41, 43]. Одновременно с этим действие аллелотоксинов может иметь целью подавление развития видов, которые занимают с растением-донором аллелотоксинов сходную трофическую нишу [21, 40, 47], а также ассоциированных с ними видов микроорганизмов [32].

Сигнальную функцию аллелотоксинов можно подразделить на защитную и индикаторную. Защитная составляющая реализуется за счет собственных иммунных откликов растения и воздействия на атакующие растения организмы [13, 21, 25, 27, 34, 35, 46, 63, 67, 68]. Активаторами таких реакций, в частности, являются соединения группы элиситоров. Они способны [13, 34]:

- усиливать механические барьеры на пути проникновения вредителей, например, посредством лигнификации;

- создавать химические барьеры, которые способны подавлять рост и развитие патогенов, а также нейтрализовывать действие их токсинов;

- активировать гены устойчивости и вызывать быстрый некроз растительных клеток в области патогенного инфицирования.

Индикаторная функция аллелотоксинов проявляется при идентификации растением соседствующих видов. Значение этого механизма заключается как в контроле плотности собственной популяции [21, 31], так и во взаимодействии с другими видами растений, в частности, инвазивными [22, 28, 62] и сорными [22, 29, 31, 46, 62, 63, 68]. Кроме того, использование аллелопатических веществ может быть направлено на привлечение симбиотических микроорганизмов [46, 63, 68].

Выделение аллелотоксинов микроорганизмами во многом сходится по своим причинам с растениями, однако для некоторых из них растения сами служат источником питания: часть видов используют растения в качестве симбионтов, другие стремятся к паразитированию.

Стремление симбионтов к сохранению источника своего питания может выражаться:

- в выделении соединений, которые будут повышать доступность питательных элементов для растений-хозяев [22, 33, 38, 57, 70];

- в производстве БАВ, в частности фитогормонов, которые будут стимулировать развитие растений [19, 23, 38, 39, 57, 69];

- в выделении токсинов, предотвращающих развитие патогенов [19, 22, 38, 53, 64];

- в защите растения от производимых патогенами токсинов за счет потребления/преобразования этих веществ [29, 32, 44, 46–48, 67], либо за счет повышения устойчивости растения к этим веществам [32, 53, 59, 69].

Кроме того, симбиотические микроорганизмы способны использовать аллелопатические вещества для идентификации растения-хозяина [63, 68].

Яркими представителями группы симбионтов выступают эндофитные микроорганизмы, которые могут реализовывать описанные выше функции [19, 57].

Микроорганизмы, ведущие паразитический образ жизни, в свою очередь, также способны производить собственные токсины для ослабления защитных реакций растения-хозяина и предотвращения развития симбиотических видов [6, 50, 53, 59]. Известна способность к производству токсинов многих бактерий (*Bacterium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*), актиномицетов и грибов (*Penicillium* и *Fusarium*) [6]. Некоторые из веществ обладают избирательной токсичностью, подавляя рост корней или ростков. Паразитические микроорганизмы также могут использовать аллелотоксины для идентификации растения хозяина [50, 63].

Другим важным источником формирования аллелотоксичности почв являются растительные остатки [2, 21, 22, 29, 41, 45, 47, 58, 61, 68], которые, с одной стороны, поставляют в почву токсины при гумификации [69] и минерализации, а с другой, служат субстратом для развития сапротрофных микроорганизмов, в частности фитопатогенных грибов, метаболиты которых вносят заметный вклад в формирование почвенной аллелотоксичности.

## СОСТАВ АЛЛЕЛОТОКСИНОВ И ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ АЛЛЕЛОТОКСИЧНОСТИ ПОЧВ

Природа естественных фитотоксинов весьма разнообразна. Среди них обнаружены [29]: простые водорастворимые органические кислоты, спирты с неразветвленной цепью, алифатические альдегиды и кетоны, простые ненасыщенные лактоны, жирные кислоты с длинной цепью, нафтохиноны, антрахиноны и сложные хиноны, терпеноиды и стероиды, простые фенолы, бензойная кислота и их производные, коричная кислота и ее производные, кумарины, флавоноиды, танины, аминокислоты и полипептиды, алколоиды и циангидрины, сульфиды и гликозиды горчичного масла, пурины и нуклеозиды – 14 групп химических соединений. Все эти вещества можно встретить при проявлении почвоутомления.

Аллелотоксины, имея разнообразную химическую природу, не остаются в почве в неизменном виде. Исходя из физико-химических свойств почв, можно предположить, что при взаимодействии аллелотоксинов с почвами могут происходить следующие процессы [2, 21, 24, 30, 36, 41, 42, 45, 46, 48, 58, 61, 65]:

– химические превращения активных соединений: гидролиз, окисление, восстановление, нейтрализация, нитрование, декарбоксилирование, амидирование, полимеризация и др.;

– сорбция на глинистых минералах и гумусовом комплексе;

– обменная сорбция;

– биологическое поглощение почвенной флорой и фауной с соответствующими превращениями;

– нахождение в свободном состоянии.

Период полураспада аллелотоксинов в почвах колеблется от нескольких часов до нескольких месяцев [29, 48, 55, 65]. Это связано с концентрацией аллелотоксинов, типом почвы, ферментами почвы, населенностью почвы микроорганизмами и структурой микробного сообщества [24, 29, 36, 55].

Ряд данных, полученных при изучении роли почвы, свидетельствует о том, что почва является не пассивным посредником, а активным участником химического взаимодействия растений. Так, при пропускании через слой почвы растительных экстрактов более чем в половине случаев их активность по отношению к биотестам не уменьшалась, а наоборот, возрастала. Данный факт может быть объяснен обменной сорбцией физиологически активных веществ, в результате которой освобождаются ранее поглощенные соединения. В результате токсичность такой вытяжки может стать выше, чем была у исходной [1].

На растения действуют аллелотоксины, которые могут быть поглощены корнями [45] или иным способом проникнуть в растения, а также аллелотоксины, способные воздействовать косвенно – через регулирование сопутствующих микроорганизмов [49]. Исходя из этого, при проведении экспериментов по оценке аллелотоксичности почв необходимо ответить на два основных вопроса:

1. Как извлекать из почв только те аллелотоксины, которые действуют на растения?

2. Какими методами оценивать влияние аллелотоксичности почв на растения?

Методическая сложность экстракции аллелотоксинов заключается в том, чтобы найти такой метод их извлечения, который бы хорошо моделировал растворяющую и поглощательную способность корней и микроорганизмов-симбионтов по отношению к закрепленным в почвах органическим веществам.

В связи с тем, что аллелотоксины имеют различную химическую природу [29] и закреплены в почвах связями с сильно отличающейся энергией [2, 10, 26, 65], экстракция каким-либо одним растворителем представляется маловероятной. В то же время часто используют изучение влияния водных вытяжек из почв на развитие семян тест-культур [14, 52] на инертных субстратах [2, 21, 22]. Такой упрощенный подход позволяет на качественном уровне судить о наличии в почвах аллелотоксинов. При этом даже при максимально узких соотношениях почва : вода – 1 : 1.5; 1 : 1 и 1 : 0.5, при которых воду приходится отжимать из почвы с помощью пресса или центрифугирования, извлекается небольшое количество органических соединений [2]. Поэтому результаты, полученные при проращивании семян на инертных субстратах с использованием почвенных вытяжек, часто могут не соответствовать воздействию аллелотоксинов на семена, прорастающие в почве, содержащей эти аллелотоксины. Связано это с тем, что семена и корни растений выделяют широкий спектр веществ (сахара, аминокислоты, витамины и др.) [12, 49, 58], которые могут вступать в обменную сорбцию с закрепленными в почвах соединениями. Дополнительные трудности экстрагирования аллелотоксинов из почв основаны на том, что органические вещества в почве связываются 2- и 3-валентными катионами, водородными мостиками карбоксильных или гидроксильных групп при фенольных или алифатических молекулах, а также аминогрупп с глинистыми или кремнеземными минералами [2, 21, 30, 44]. Ситуация осложняется тем, что в методике необходимо учитывать возможность работы с почвами различных типов [2].

Следует отметить, что аллелотоксины могут стабилизироваться закреплением в почве, а при выделении способны реагировать с растворителем, между собой, с кислородом воздуха и др. Поэтому различные способы извлечения аллелотоксинов могут вести к неодинаковым результатам и несопоставимости данных, полученных разными методами. Кроме того, не только способы экстракции, но и способы подготовки почвенного образца к исследованию будут влиять на доступность аллелотоксинов для растений. Так, почва, отобранная и сохраняемая во влажном состоянии до момента исследования, будет заметно отличаться по своей аллелотоксичности от почвы, содержащей такое же количество аллелотоксинов, но прошедшей предварительное высушивание до воздушно-сухого состояния и последующее увлажнение до влажности, соответствующей периоду ее отбора [10].

В результате практически невозможно определить, какая часть молекул аллелотоксинов, находящихся в почве, будет оказывать негативное влияние на растения, а к каким из них растения

будут нечувствительны. Как следствие, практически невозможно подобрать растворитель или раствор органического вещества, позволяющий количественно извлекать только те аллелотоксины, которые доступны растениям.

Однако даже если предположить, что такая экстракция возможна, возникает вопрос, каким образом следует оценивать аллелотоксичность. Для этого можно использовать два подхода: химический анализ и биотестирование.

При определении аллелотоксичности методами химического анализа результат экспериментов заключается в получении информации о наборе содержащихся в почве веществ и их концентрациях. Интерпретировать подобные данные сложно по ряду причин. Во-первых, известных соединений, которые могут ингибировать развитие растений, много.<sup>2</sup> Значительная часть информации о составе аллелопатических веществ получена при изучении вытяжек из растений, их частей или выделений микроорганизмов [2, 6, 21, 22, 31, 32, 67]. Почвы из-за высокой сорбционной способности выступают резервуаром для сотен и тысяч биологически активных веществ. Количественный анализ всего массива возможных аллелотоксинов и веществ, способных оказать влияние на аллелотоксичность, исчисляемых по меньшей мере сотнями, представляется маловероятным в силу ограничений приборно-инструментальной базы. При этом порог чувствительности обнаружения вещества может быть выше его действующей концентрации. Это означает, что при проявлении эффекта ингибирования технически выявить ответственные за него вещества не представляется возможным. Во-вторых, аллелотоксины во многих случаях являются смесью различных веществ. Причем эти вещества не действуют независимо друг на друга, а практически каждое вещество способно влиять на другие вещества, усиливая или ослабляя суммарный эффект действия смеси [35, 47, 61]. Возможны случаи, когда при концентрации каждого из компонентов ниже порога ингибирования суммарное угнетение может быть очень сильным [21, 61]. В-третьих, некоторые из веществ сами по себе не являются токсичными (сахара, нитрат-ионы), но значительно усиливают действие аллелотоксинов [21]. В-четвертых, одни и те же аллелотоксины в зависимости от концентрации могут как стимулировать, так и угнетать растения [68].

Таким образом, даже определение содержания в почвах веществ-аллелотоксинов совместных с концентрациями стимулирующих или нейтральных веществ не позволит установить корреляцию

с аллелотоксичностью почв из-за синергетических взаимных влияний этих веществ друг на друга и невозможности учесть все эти влияния. Эта мысль была выражена А.М. Гродзинским в работе [2]: “Даже в случаях, когда химическая природа одного или даже многих компонентов определена и концентрация их известна, биологический эффект предсказать невозможно”.

Важное значение при изучении аллелотоксичности почв имеет получение ответов на следующие вопросы:

1. Как связана аллелотоксичность почв и урожайность произрастающих на них растений?
2. Можно ли оценивать эффективность применяемых агротехнических мероприятий, используя в качестве показателя выделение растениями аллелотоксинов?
3. Какие приемы можно использовать для снижения аллелотоксичности почв?

В связи с трудностью получения однозначных ответов при помощи методов химического анализа на первый план при изучении аллелотоксичности почв выходят методы биотестирования (табл. 1).

Биотестирование, в отличие от методов химического анализа, позволяет судить об аллелотоксичности смеси – основном вопросе, на который требуется получить ответ при оценке качества почв, не изучая состава аллелотоксинов.

Однако некоторые методы биотестирования, основанные на обработке семян вытяжками из почв [14, 52], имеют большой недостаток – в вытяжку переходят только свободные аллелотоксины. А в реальных условиях семена и корни выделяют молекулы веществ [12, 49, 58], которые путем обмена вытесняют молекулы аллелотоксинов, находящиеся в почве в сорбированном состоянии. Поэтому необходимо использовать методы биотестирования, которые основаны на прорастивании семян тест-объектов в почве. В этом случае аллелотоксины поступают из почв в растения естественным путем.

Наряду с этим, биотестирование не лишено некоторых ограничений. Связано это с тем, что растения отличаются по своей восприимчивости к аллелотоксинам [2, 9, 45, 52, 66]. Установив степень аллелотоксичности почв на тест-объектах, однозначно предсказать поведение на этих почвах всех культур трудно. Хотя для зерновых такая возможность имеется [16], так как в лабораторных экспериментах наблюдается корреляция в ответной реакции разных культур и сортов зерновых с аллелотоксичностью почв, в которых проводят биотестирование.

Следует отметить, что степень угнетения аллелотоксинами растений зависит не только от их вида или сорта, но также от стадии развития. Эффекты ингибирования аллелотоксинами особен-

<sup>2</sup> В работах [1, 11] приводятся данные о том, что несколько тысяч химических соединений производных фенолов обладают биологической активностью. Сходная ситуация отмечена для флавоноидов [68].

**Таблица 1.** Причины необходимости использования биотестирования при изучении аллелотоксичности почв

Фактор	Комментарий
Большое разнообразие веществ-аллелотоксинов (сотни и тысячи) [1, 11, 68]	Сложность количественного определения большого числа химических веществ в малых концентрациях
Неоднозначность воздействия аллелотоксинов на растения [68]	В зависимости от концентрации аллелотоксины могут как стимулировать, так и угнетать растения
Нелинейность суммарных эффектов воздействия аллелотоксинов [35, 47, 61]	При одновременном воздействии разных аллелотоксинов предсказать эффект практически невозможно
Нелинейность эффектов воздействия аллелотоксинов и некоторых питательных веществ [21]	Эффект от действия аллелотоксинов может заметно возрастать в присутствии нейтральных веществ (глюкозы, нитрат-ионов и др.)
Выделение аллелотоксинов из почв за счет обменной сорбции [61]	Аллелотоксины в большинстве не могут перейти в раствор путем растворения из-за закрепленности на частицах почвы
Отсутствие однозначной связи между составом и содержанием аллелотоксинов в почве и ее аллелотоксичностью [10, 26]	Из-за изменения закрепления аллелотоксинов в образцах почвы с разной предысторией (высушивание, автоклавирование, без воздействий) аллелотоксичность почвы изменяется в разы

но сильно проявляются при прорастании семян и развития из них растений [4, 5, 21, 22, 30], поэтому аллелотоксичность почв исследуют, как правило, ориентируясь на прорастание семян [66]. При этом из фитометрических показателей прорастания семян и развития из них растений наиболее значимым является величина ингибирования роста корней и ростков (проростков). Уже при 8–10%-ном уровне угнетения следует ожидать появление признаков почвоутомления на уровне продуктивности и состояния агрофитоценозов [8].

Усложняет проведение биотестирования наличие у семян разнокачественности [12], учет которой при определении средней длины проростков требует использовать сотни и тысячи семян.

На наш взгляд именно отсутствие высокопроизводительной методики, позволяющей путем измерения суммарной длины проростков больших массивов семян получать количественные результаты методом биотестирования, долго сдерживало изучение аллелотоксичности почв.

Появление методики основанной на существовании линейной зависимости между суммарной длиной проростков массивов семян зерновых культур и насыпным объемом проросших семян (с ростками и корешками) в воде [18] сняло эти ограничения и позволило ускорить исследования по изучению аллелотоксичности почв.

### СНИЖЕНИЕ НЕГАТИВНОГО ВЛИЯНИЯ ПОЧВЕННЫХ АЛЛЕЛОТОКСИНОВ НА РАСТЕНИЯ

К настоящему времени можно выделить следующие направления по устранению или минимизации негативного влияния почвенных аллелотоксинов на растения:

1. Подбор культур/сортов, которые обладают наибольшей устойчивостью к комплексу аллелотоксинов конкретной почвы, которые остались от предшествующей культуры.

2. Удаление аллелотоксинов из почв путем промывки.

3. Активизация микробиологической активности для ускорения переработки аллелотоксичных соединений.

4. Использование сорбционных составов для ограничения доступности для растений аллелотоксинов, находящихся в почве.

Следует отметить, что только первое направление, реализуемое за счет использования севооборотов, получило широкое распространение в сельскохозяйственной практике. При этом существующие схемы севооборотов ориентированы, в первую очередь, на подбор предшественника, не угнетающего следующие за ним культуры. Между тем, реакция растений на комплекс аллелотоксинов конкретной почвы проявляется даже на уровне сортов [16], поэтому подбор наиболее толерантных из них к аллелотоксинам может способствовать повышению урожайности. Еще одним потенциальным приемом для преодоления негативного влияния почвенных аллелотоксинов в рамках севооборотов является подбор сидератов [54, 55].

Второе направление – удаление аллелотоксинов из почв путем промывки различными веществами: водой [6], органическими растворителями [51], 2%-ными растворами щелочи и серной кислоты с последующим насыщением кальцием [6] предпринимали в лабораторных экспериментах. Однако невоспроизводимость получаемых результатов, а также высокая стоимость внедрения и поддержания рабочих систем делают этот

вариант наименее предпочтительным для реализации в полевых условиях.

В ряде работ отмечали влияние микроорганизмов на снижение аллелотоксичности почв [2, 20, 21, 42, 48, 55] за счет использования ими аллелотоксинов в качестве источников углерода [46, 67]. Применение этого эффекта в практике возможно путем:

– подбора способов обработки почвы, которые создают оптимальные водно-воздушные условия для развития микроорганизмов, снижающих почвенную аллелотоксичность;

– целенаправленного внесения в почвы микроорганизмов, потребляющих аллелотоксины в качестве источника углерода. Эти микроорганизмы могут быть внесены как в чистом виде, так и в сочетании с органическими удобрениями [15, 20].

Четвертым направлением по снижению негативного влияния почвенных аллелотоксинов на растения является использование сорбентов, которые будут закреплять аллелотоксины и снижать их активность. Это направление можно реализовать как за счет предпосевной обработки ими семян, так и путем внесения сорбционных препаратов в почвы.

Следует отметить, что попытки использовать сорбенты для закрепления аллелотоксинов в последние годы предпринимали неоднократно [17, 37, 56]. При этом авторы ставили своей целью пролонгировать эффект аллелотоксинов, чтобы использовать полученные смеси в качестве биогербицидов [37, 56].

К сорбентам добавляли и стимулирующие вещества [17], которые могут активировать как развитие симбиотических микроорганизмов в зоне контактирующей с растением, так и непосредственно воздействовать на само растение. При этом использование сорбентов с высокой сорбционной емкостью позволяло ограничить поступление в растения аллелотоксинов, уже присутствующих в почве, и усилить действие препаратов стимуляторов.

Таким образом, рассмотренные направления использования аллелопатических эффектов (их минимизации или усиления) изучены в различной мере, и практическая реализация некоторых из них возможна лишь при дальнейшем исследовании процессов, происходящих на границе почва–растение. Однако все они представляют собой перспективные способы повышения урожайности и качества сельскохозяйственной продукции:

– выбор оптимальных условий проведения яблечной вспашки для активизации микробиологических процессов разложения опада с целью минимизации весенней аллелотоксичности почв перед посевом;

– выбор сидератов, запашка которых, увеличив содержание в почве органических веществ, не повысит аллелотоксичность почв;

– введение в почву сорбентов для снижения активности в них аллелотоксинов, что особенно актуально для тепличных хозяйств, в которых напряженность биологических процессов намного выше по сравнению с открытым грунтом;

– внесение в почвы сорбентов для аллелотоксинов при ожидающихся стрессах для растений – пересадка (посадка) деревьев и кустарников;

– снижение негативного влияния аллелотоксичности почв на прорастание семян и развитие из них растений путем создания на границе почва–зерновка защитного слоя, способного сорбировать аллелотоксины.

Можно с уверенностью сказать, что это не полный перечень возможностей практического использования снижения аллелотоксичности почв.

Необходимо отметить осуществимость изучения реакции растений на использование различных агроприемов (внесение удобрений, известкование, обработка растений пестицидами, способы обработки почвы и др.), определяя аллелотоксичность почвы после применения того или иного воздействия. Увеличение аллелотоксичности будет свидетельствовать о величине стресса растений как реакции на применяемый прием.

Направления применения сведений об аллелотоксичности почв и ее влияния на растения многообразны, не требуют больших экспериментальных усилий, и могут дать важную дополнительную информацию для трактовки получаемых результатов. Имеет смысл проводить исследования совместно с селекционерами или агрономами, отбирая для изучения образцы почв до посева и после сбора ими урожая. В результате информации об урожае (его величине и качестве) можно связывать с аллелотоксичностью почв.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Аллелотоксичность – свойство почв, которое формируется в результате накопления в почве БАВ-ингибиторов – аллелотоксинов. В природных условиях растения постоянно выделяют в среду подобные вещества для обеспечения конкурентных преимуществ или в качестве сигнальных молекул, однако именно в стрессовых условиях активность аллелотоксинов оказывает критическое влияние на рост и развитие растений и микроорганизмов.

Эффект почвенной аллелотоксичности на растения определяется степенью закрепления веществ-ингибиторов, их совместным действием на растение, а также чувствительностью самого растения к аллелотоксинам. Поэтому на данный момент единственным количественным методом

выражения эффекта аллелотоксичности является биотестирование.

Изучение данного свойства даст возможность решать прикладные задачи по повышению урожайности сельскохозяйственных растений путем разработки методов снижения негативного влияния на растения аллелотоксичности почв. Кроме того, полученные результаты можно использовать в почвоведении для получения дополнительной информации и расширения наших представлений о функционировании системы почва—растение.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках проекта РНФ № 22-14-00107 “Методологические основы оценки продукционного потенциала почв на федеральном, региональном и локальном уровнях”.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вольнец А.П.* Фенольные соединения в жизнедеятельности растений. Минск: Беларус. Навука, 2015. 286 с.
2. *Гродзинский А.М., Богдан Г.П., Головки Э.А.* Аллелопатическое почвоутомление. Киев: Наукова думка, 1979. 248 с.
3. *Игнатъев Н.Н., Селицкая О.В., Бирюков А.О.* Особенности стимулирующей и ингибирующей активности тепличного грунта при применении регуляторов роста растений // Известия ТСХА. 2005. № 4. С. 3–10.
4. *Коношина С.Н.* Влияние различных способов использования почвы на ее аллелопатическую активность. Дис. ... канд. с.-х. наук. Орел, 2000. 145 с.
5. *Коношина С.Н.* Влияние физиолого-активных веществ высших растений на формирование аллелопатической активности почвы // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 3. С. 617–617.
6. *Красильников Н.А.* Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 464 с.
7. *Лобков В.Т.* Использование почвенно-биологического фактора в земледелии. Орел, 2017. 166 с.
8. *Лобков В.Т.* Почвоутомление при выращивании полевых культур. М.: Колос, 1994. 112 с.
9. *Млечко Е.А., Мотренко А.В.* Аллелопатическое действие водного экстракта шалфея эфиопского (*Salvia Aethiopsis* L.) на прорастание семян тест-растений // Вестник ВолГУ. 2015 Т. 9. № 13. С. 10–14.
10. *Потапов Д.И., Шваров А.П., Горепекин И.В., Салимгареева О.А., Федотов Г.Н.* Влияние пробоподготовки почвенных образцов на их теплогидрофизические свойства и аллелотоксичность // Почвоведение. 2022. № 3. С. 315–325. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2203011X>
11. *Прусакова Л.Д., Кефели В.И., Белопухов С.Л., Вакуленко В.В., Кузнецова С.А.* Роль фенольных соединений в растениях // Агрехимия. 2008. Т. 7. С. 86–96.
12. *Сечняк Л.К., Киндрук Н.А., Слюсаренко О.К., Иващенко В.Г., Кузнецов Е.Д.* Экология семян пшеницы. М.: Колос, 1983. 349 с.
13. *Соколов Ю.А.* Элиситоры и их применение в растениеводстве. Минск: Беларуская навука, 2016. 201 с.
14. Способ оценки почвоутомления. Пат. 2181238 РФ. Оpubл. 2002.04.20.
15. *Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Лысак Л.В.* Возможность снижения аллелотоксичности почв для зерновых культур // Почвоведение. 2020. № 1. С. 102–109.
16. *Федотов Г.Н., Горепекин И.В., Позднякова А.Д., Загородняя Ю.А., Исакова С.А.* Взаимосвязь предистории использования и химических свойств почв с их аллелотоксичностью // Почвоведение. 2020. № 3. С. 379–386.
17. *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.
18. *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.
19. *Чеботарь В.К., Щербаков А.В., Щербакова Е.Н., Масленникова С.Н., Заплаткин А.Н., Мальфанова Н.В.* Эндوفитные бактерии как перспективный биотехнологический ресурс и их разнообразие // Сельскохозяйственная биология. 2015. № 5. С. 648–654.
20. *Шоба С.А., Грачева Т.А., Степанов А.Л., Федотов Г.Н., Горепекин И.В.* О природе влияния некоторых мителлиальных актинобактерий на прорастание семян яровой пшеницы в почвах // Докл. РАН. Наука о жизни. 2021. Т. 498. С. 275–278. <https://doi.org/10.31857/S2686738921030136>
21. Allelopathy: a physiological process with ecological implications / Eds. The Netherlands: Springer Science & Business Media, 2006. 637 p.
22. Allelopathy: current trends and future applications / Eds. Z.A. Cheema, M. Farooq, A. Wahid. Berlin Heidelberg: Springer Science & Business Media, 2013. 513 p.
23. *Barea J.M., Navarro E., Montoya E.* Production of Plant Growth Regulators by Rhizosphere Phosphate-solubilizing Bacteria // J. Appl. Bacteriol. 1976. V. 40. № 2. P. 129–134.
24. *Belz R.G.* Allelopathy in crop/weed interactions—an update // Pest Management Science: formerly Pesticide Science. 2007. V. 63. № 4. P. 308–326.
25. *Bertin C., Yang X., Weston L.A.* The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere // Plant and soil. 2003. V. 256. № 1. P. 67–83.
26. *Blum U., Wentworth T.R., Klein K., Worsham A.D., King L.D., Gerig T.M., Lyu S.W.* Phenolic acid content of soils from wheat-no till, wheat-conventional till, and fallow-



- conventional till soybean cropping systems // *J. Chem. Ecol.* 1991. V. 17. № 6. P. 1045–1068.
27. *Carvalhais L.C., Dennis P.G., Badri D.V., Tyson G.W., Vivanco J.M., Schenk P.M.* Activation of the jasmonic acid plant defence pathway alters the composition of rhizosphere bacterial communities // *PLoS One.* 2013. V. 8. № 2. P. e56457.
  28. *Chen B.M., Liao H.X., Chen W.B., Wei H.J., Peng S.L.* Role of allelopathy in plant invasion and control of invasive plants // *Allelopathy J.* 2017. V. 41. P. 155–166.
  29. *Cheng F., Cheng Z.* Research progress on the use of plant allelopathy in agriculture and the physiological and ecological mechanisms of allelopathy // *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 1–16.
  30. *Cheng H.H.* A conceptual framework for assessing allelochemicals in the soil environment // *Allelopathy.* Springer, Dordrecht. 1992. P. 21–29.
  31. *Chou C.H.* Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture // *Critical Reviews in Plant Sciences.* 1999. V. 18. № 5. P. 609–636.
  32. *Cipollini D., Rigby C.M., Barto E.K.* Microbes as Targets and Mediators of Allelopathy in Plants // *J. Chem. Ecol.* 2012. V. 38. № 6. P. 714–727.
  33. *Dodd J.C.* The role of arbuscular mycorrhizal fungi in agro- and natural ecosystems // *Outlook Agriculture.* 2000. V. 29. № 1. P. 55–62.
  34. *Eder J., Cosio E.G.* Elicitors of plant defense responses // *Int. Rev. Cytology.* 1994. V. 148. P. 1–36.
  35. *Einhellig F.A.* Interactions involving allelopathy in cropping systems // *Agronomy J.* 1996. V. 88. № 6. P. 886–893.
  36. *Galán-Pérez J.A., Gámiz B., Celis R.* Determining the effect of soil properties on the stability of scopoletin and its toxicity to target plants // *Biol. Fertility Soils.* 2021. V. 57. № 5. P. 643–655.
  37. *Gámiz B., Facenda G., Celis R.* Nanoengineered sorbents to increase the persistence of the allelochemical carvone in the rhizosphere // *J. Agricultural Food Chem.* 2018. V. 67. № 2. P. 589–596.
  38. *Hayat R., Ali S., Amara U., Khalid R., Ahmed I.* Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review // *Annals Microbiol.* 2010. V. 60. № 4. P. 579–598.
  39. *Hussain A., Vančura V.* Formation of biologically active substances by rhizosphere bacteria and their effect on plant growth // *Folia Microbiologica.* 1970. V. 15. № 6. P. 468–478.
  40. *Inderjit Moral D.R.* Is separating resource competition from allelopathy realistic? // *Botanical Rev.* 1997. V. 63. № 3. P. 221–230.
  41. *Inderjit Weiner J.* Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 2001. V. 4. № 1. P. 3–12.
  42. *Jilani G., Mahmood S., Chaudhry A. N., Hassan I., Akram M.* Allelochemicals: sources, toxicity and microbial transformation in soil—a review // *Ann. Microbiol.* 2008. V. 58. № 3. P. 351–357.
  43. *Johnson J.F., Allan D.L., Vance C.P.* Phosphorus stress-induced proteoid roots show altered metabolism in *Lupinus albus* // *Plant Physiology.* 1994. V. 104. № 2. P. 657–665.
  44. *Kaur H., Kaur R., Kaur S., Baldwin I. T.* Taking 63ic effects of released metabolites // *PLoS One.* 2009. V. 4. № 3. P. 1–6.
  45. *Kobayashi K.* Factors affecting phytotoxic activity of allelochemicals in soil // *Weed Biol. Managem.* 2004. V. 4. № 1. P. 1–7.
  46. *Kong C.H. Xuan T.D., Khanh T.D., Tran H.D., Trung N.T.* Allelochemicals and signaling chemicals in plants // *Molecules.* 2019. V. 24. № 15. P. 2737.
  47. *Latif S., Chiapusio G., Weston L.A.* Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence // *Adv. Botanical Res.* 2017. V. 82. P. 19–54.
  48. *Li Y.P., Feng Y.L., Chen Y.J. et al.* Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants // *Sci. Bull.* 2015. V. 60. P. 1083–109.
  49. *Li X.G., Ding C.F., Hua K., Zhang T.L., Zhang Y.N., Zhao L., Yang Y.R., Liu J.G., Wang X.X.* Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy // *Soil Biol. Biochem.* 2014. V. 78. P. 149–159.
  50. *Mattner S.W.* The impact of pathogens on plant interference and allelopathy // *Allelochemicals: Biological control of plant pathogens and diseases* / Ed. Inderjit M. Springer, 2006. P. 79–101.
  51. *McCalla T.M., Haskins F.A.* Phytotoxic substances from soil microorganisms and crop residues // *Bacteriological Rev.* 1964. V. 28. № 2. P. 181–207.
  52. *Mushtaq W., Siddiqui M.B.* Allelopathy in Solanaceae plants // *J. Plant Protection Res.* 2018. V. 58. № 1.
  53. *Pal K.K., Gardener B.M.* Biological Control of Plant Pathogens // *Plant Health Instructor.* 2006. P. 1–25.
  54. *Pavliuchenko N.A., Dovhaliuk N.I.* Phytotechnological foundations of fighting with allelopathic soil sickness in *Syringa vulgaris* L. monocultural plantings // *Plant Introduction.* 2019. V. 82. P. 77–84.
  55. *Real M., Facenda G., Celis R.* Sorption and dissipation of the allelochemicals umbelliferone and salicylic acid in a Mediterranean soil environment: Effect of olive-mill waste addition // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 774. P. 145027.
  56. *Real M., Gámiz B., López-Cabeza R., Celis R.* Sorption, persistence, and leaching of the allelochemical umbelliferone in soils treated with nanoengineered sorbents // *Scientific Rep.* 2019. V. 9. № 1. P. 1–11.
  57. *Santi Ferrara F.I., Oliveira Z.M., Gonzales H.H.S., Floh E.I.S., Barbosa H.R.* Endophytic and rhizospheric enterobacteria isolated from sugar cane have different potentials for producing plant growth-promoting substances // *Plant and Soil.* 2012. V. 353. № 1. P. 409–417.
  58. *Scavo A., Abbate C., Mauromicale G.* Plant allelochemicals: Agronomic, nutritional and ecological relevance in the soil system // *Plant and Soil.* 2019. V. 442. № 1. P. 23–48.
  59. *Schrey S.D., Tarkka M. T.* Friends and foes: streptomycetes as modulators of plant disease and symbiosis // *Antonie Van Leeuwenhoek.* 2008. V. 94. № 1. P. 11–19.
  60. *Shen Y., Tang H., Wu W., Shang H., Zhang D., Zhan X., Xing B.* Role of nano-biochar in attenuating the allelopathic effect from *Imperata cylindrica* on rice seedlings // *Environ. Science: Nano.* 2020. V. 7. № 1. P. 116–126.

61. *Tharayil N., Bhowmik P.C., Xing B.* Bioavailability of allelochemicals as affected by companion compounds in soil matrices // *J. Agricultural Food Chem.* 2008. V. 56. № 10. P. 3706–3713.
62. *Tomilov A., Tomilova N., Shin D.H., Jamison D., Torres M., Reagan R., McGray H., Horning T., Truong R., Nava A., Nava A., Yoder J.I.* Chemical signalling between plants // *Chem. Ecology: From Gene to Ecosystem.* The Netherlands: Springer. 2006. P. 55–69.
63. *Treutter D.* Significance of flavonoids in plant resistance: a review // *Environ. Chem. Lett.* 2006. V. 4. № 3. P. 147–157.
64. *Tyc O., Song C., Dickschat J.S., Vos M., Garbeva P.* The ecological role of volatile and soluble secondary metabolites produced by soil bacteria // *Trends Microbiol.* 2017. V. 25. № 4. P. 280–292.
65. *Vinken R., Schäffer A., Ji R.* Abiotic association of soil-borne monomeric phenols with humic acids // *Org. Geochem.* 2005. V. 36. № 4. P. 583–593.
66. *Vyvyyan J.R.* Allelochemicals as leads for new herbicides and agrochemicals // *Tetrahedron.* 2002. V. 58. № 9. P. 1631–1646.
67. *Weir T.L., Park S., Vivanco J.M.* Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2004 V. 7. № 4. P. 472–479.
68. *Weston L.A., Mathesius U.* Flavonoids: their structure, biosynthesis and role in the rhizosphere, including allelopathy // *J. Chem. Ecology.* 2013. V. 39. № 2. P. 283–297.
69. *Zavarzina A.G., Danchenko N.N., Demin V.V., Artemyeva Z.S., Kogut B.M.* Humic substances: hypotheses and reality (a review) // *Eurasian Soil Science.* 2021. V. 54. № 12. P. 1826–1854.  
<https://doi.org/10.1134/S1064229321120164>
70. *Zahir Z.A., Arshad M., Frankenberger W.T.* Plant growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture // *Adv. Agronomy.* 2004. V. 81. P. 97–168.

### Allelotoxicity of Soils (Review)

I. V. Gorepekin<sup>1</sup> \*, G. N. Fedotov<sup>1</sup>, and S. A. Shoba<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Faculty of Soil Science of Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

*\*e-mail: decembrist96@yandex.ru*

The review considers the basic terms characterizing the accumulation of allelotoxic compounds in the soil, and justifies the need to study soil allelotoxicity and approaches to reduce its negative impact on plants. It is shown that the main sources of soil allelotoxicity formation are plant and microorganism secretions and substances released during the decomposition of plant residues. The various classes of substances that present allelotoxins and possible mechanisms of allelotoxins transformation in soil and possibilities and limitations of existing approaches to the assessment of soil allelotoxicity are listed. Due to the difficulty of obtaining meaningful information by chemical analysis methods, the main methods of studying soil allelotoxicity should be bioassay methods. Based on literature analyses, practically significant ways are proposed to reduce the negative effect of soil allelotoxicity on plants. They can be implemented via the decreasing allelotoxins concentration (or activity) in the soils or at the border seeds-soil through fixing allelotoxins on the introduced sorbents or activating the consumption of allelotoxins by microorganisms.

**Keywords:** sources of allelotoxins, composition of allelotoxins, stability of allelotoxins in soils, determination soil allelotoxicity, reduction of soil allelotoxicity