

УДК 581.524.13:581.526.52

ВЛИЯНИЕ ЭДАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПРОЯВЛЕНИЕ АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОГО ЭФФЕКТА ГАЛОФИТОВ

Симагина Н.О., Лысякова Н.Ю.

*Таврический национальный университет им. В.И.Вернадского, Симферополь, Украина,
e-mail: simagina_nataly@mail.ru*

Выявлена зависимость накопления фенольных веществ в растениях от изменений содержания элементов минерального питания в почвах. Высокие и низкие концентрации веществ влияют на фенольный обмен не только растений-доноров аллелопатических веществ, но и растений-акцепторов.
Ключевые слова: фенольные вещества, аллелопатический эффект, галофиты.

ВВЕДЕНИЕ

У растительных организмов вследствие отсутствия пищевой специализации экологические ниши слабо дифференцированы. Все растения имеют около 20 различных лимитирующих ресурсных факторов. Однако, в каждом конкретном сообществе таких факторов не более трех-четырёх [1].

Исследуемые сообщества произрастают на солончаках, которые характеризуются низким плодородием. В сообществах галофитной растительности Крыма была выявлена корневая конкуренция за элементы почвенного питания, которая снижалась вдоль градиента повышения почвенного плодородия в соответствии с гипотезой D.Tilman [2].

Интересным аспектом исследования аллелопатии в фитоценозах является выявление зависимости между содержанием элементов минерального питания в почвах и наличием фенольных веществ в растениях. Накопление фенолов в тканях растений происходит под влиянием ряда экстремальных внешних воздействий, таких как высокие и низкие температуры, засуха, засоление, нарушенный фотопериод, радиация, различного рода инфекции. Аналогичное действие оказывает избыток и недостаток минеральных элементов. Это позволяет говорить о неспецифической ответной реакции растений на воздействие экстремальных внешних факторов, заключающейся в повышении содержания фенольных соединений [3].

Вопрос о влиянии недостатка микроэлементов на содержание фенолов впервые был поставлен в 40-е годы XX века. П.М.Рид в 1947 г. обратил внимание на образование фенольных агрегатов в клетках бордефицитных растений [3]. Образованию фенолов способствует также дефицит кальция, магния, азота, фосфора, калия и серы. При этом возрастает концентрация хлорогеновой кислоты

[4]. Хлорогеновая кислота является хромогеном, обладающим способностью попеременно окисляться и восстанавливаться, благодаря чему она принимает активное участие в дыхании растений. Окисление фенольных соединений, к которым относятся хлорогеновая и кофейная кислоты, в клетках растений происходит сложным путем, приводя к образованию очень активных соединений – о-хинонов, участвующих в проявлении аллелопатического эффекта [5].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в галофитных сообществах в Северо-Западном Крыму и в лабораторных условиях. Был проведен анализ содержания наиболее важных для растений элементов почвенного питания в моноценозах однолетних галофитов *Salicornietum europaea purum*, *Suaedetum prostratae purum*, *Petrosimonetum oppositifoliae purum* и в сообществах с участием аллелопатически активных многолетников *Halocnemum (strobilacei) salicorniosum (europaea)*, *Halocnemum (strobilacei) suaedosum (prostratae)*, *Artemisietum (santonicae) salicorniosum (europaea)*, *Artemisietum (santonicae) suaedosum (prostratae)*, *Artemisietum (santonicae) petrosimoniosum (oppositifoliae)*.

Сбор и анализ почвенных образцов проводился в конце вегетационного сезона по общепринятым методикам. Количественное содержание отдельных фракций фенольного комплекса определяли с использованием метода Г.М.Федосеевой. Анализ результатов проводили методами математической статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из главных ресурсных факторов является почвенный азот. Значение азота в жизни растений трудно переоценить, т.к. он необходим в первую очередь для построения белковых веществ, из которых в основном состоит протоплазма. Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что из элементов минерального питания именно почвенный азот чаще всего находится в минимальном количестве [6].

Было установлено, что в почвах исследуемых нами сообществ среди элементов почвенного питания меньше всего содержится азота (рис. 1). Его недостаток приводит к конкуренции между растениями и, в конечном счете, к сукцессиям. По шкале содержания минерального азота в грунтах Д.М.Цыганова [6] почвы исследуемых галофитных сообществ относятся к безазотным грунтам, поскольку азот представлен в следовых количествах – 0,00052-0,00066%. Существуют две ионные формы азота адсорбируемого растением из почвы NO_3^- и NH_4^+ . В ходе исследования установлено, что общее содержание азота в моноценозах *Salicornietum europaea purum* в 3 раза превышает таковое в сообществах ассоциаций *Halocnemum (strobilacei) salicorniosum (europaea)* (рис. 1). Изменение данного показателя в моноценозах *Suaedetum prostratae purum* и сообществах ассоциаций *Halocnemum (strobilacei) suaedosum (prostratae)* подчиняется аналогичной закономерности. Общее содержание азота в моноценозе в 2 раза выше и составляет 0,00221%.

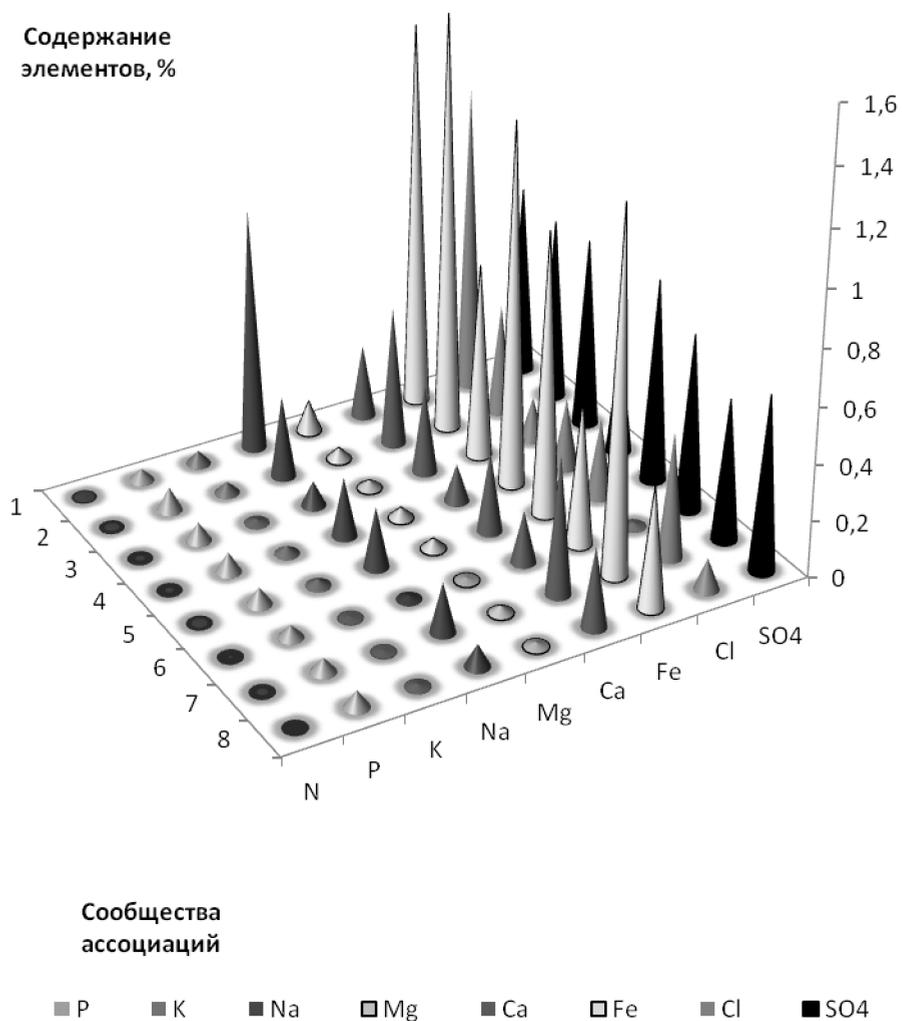


Рис. 1. Содержание микро- и макроэлементов в почвах исследуемых сообществ:
 1 – *Salicornietum europaea purum*,
 2 – *Suaedetum prostratae purum*,
 3 – *Petrosimonetum oppositifoliae purum*,
 4 – *Halocnemetum (strobilacei) salicorniosum (europaea)*,
 5 – *Halocnemetum (strobilacei) suaedosum (prostratae)*,
 6 – *Artemisietum (santonicae) salicorniosum (europaea)*,
 7 – *Artemisietum (santonicae) suaedosum (prostratae)*,
 8 – *Artemisietum (santonicae) petrosimoniosum (oppositifoliae)*.

Некоторые авторы отмечают, что сильное засоление почвы, особенно сульфатно-хлоридное значительно подавляет синтез азота (общего, небелкового) в органах галофитов [7]. Избыток ионов хлора в среде приводит к нарушению синтеза и отсутствию цистеина в белках галофитов, в результате чего образуются белки с измененной структурой, каталитической активностью и другими свойствами, зависящими от эндогенной концентрации S-аминокислот. Очевидно, что в исследуемых сообществах, где почвы являются сильно засоленными (0,641-1,749%), данное явление также имеет место.

Среди эдафических факторов важную роль для азотного питания растений играет фосфатный режим. Изменение уровней питания растений фосфором существенно как для поглощения азота, так и для последующих превращений его на пути синтеза белков. Соли, содержащие азот и фосфор, рассматривают как сопряженную пару. Компоненты этой пары в какой-то степени компенсируют друг друга по их влиянию на кислотность среды [8]. Общее содержание фосфора в исследуемых солончаках варьировало в пределах 0,042-0,071%. В почве моноценоза *Salicornietum europaea purum* фосфора было в 1,6 раза меньше, чем в почве сообщества ассоциаций *Halocnemum (strobilacei) salicorniosum (europaea)* (рис. 1). Это связано с активным действием корневых выделений многолетника *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb., изменяющего не столько содержание фосфора в грунте, сколько состояние солей в питательном растворе.

Фосфор поглощается растениями в виде фосфатных анионов $H_2PO_4^I$ и HPO_4^{2I} . Механизм действия корневых выделений на поглощение веществ является видоспецифичным. Однако у большинства растений процесс поглощения фосфатов более чувствителен к действию выделений, чем, например, поглощение сульфатов [8, 9].

На этапах процесса поглощения элементов минерального питания механизм действия корневых выделений может быть различным. В результате адсорбирования на поглощающей поверхности корня растения-акцептора аллелопатически активные выделения корней растения-донора препятствуют диффузии и физико-химической адсорбции элементов минерального питания. Они могут способствовать контактному обмену с почвой и поглощению воды с растворенными веществами при участии внеклеточных ферментов. При проникновении физиологически активных веществ внутрь корня осуществляется влияние его на метаболический путь поглощения, а также на поглощение при помощи "переносчиков" и "пиноцитоза". Выделяемые корнями аллелопатически активные вещества подвергаются избирательной адсорбции на почвенных коллоидах, которая зависит от содержания органического вещества в почве [9].

Необходимым элементом минерального питания растений является калий. Значение калия для жизнедеятельности растительного организма состоит в том, что он является активатором многих ферментов, участвующих в фотосинтезе и дыхании [8]. Калий участвует в поддержании осмотического потенциала клетки, тургорного давления. Содержание калия в почвах моноценозов *Salicornietum eur purum*, *Suaedetum prostratae purum* было в 2 раза выше, чем в смешанных сообществах (рис. 1). Несмотря на то, что в почвах соляных чеков, где исследовались сообщества

Halocnemum (strobilacei) salicorniosum (europaea), *Salicornietum europaea purum* содержание калия было в 5 раз выше, чем в сообществах с участием *Artemisia santonica* L., прослеживалась аналогичная закономерность варьирования на участках произрастания моноценозах и бидоминантных сообществах.

Известно, что на солончаках среди катионов преобладает натрий. При сульфатном и хлоридном типе засоления кроме NaCl в составе солей присутствуют соли Mg и Ca. Содержание ионов Na⁺ в почвах коррелирует с уровнем засоления.

Согласно гипотезе Скулачева В.П., натриевый насос играет важную роль в поглотительной деятельности клетки. От его работы зависит поглощение всех других ионов. Эта зависимость обусловлена тем, что существует значительная разность концентраций натрия снаружи и внутри клетки со значительным перевесом в сторону внешней среды, то есть создается необходимое электрическое поле для электрофоретического движения других ионов. При работе K-Na-АТФ-азы излишек натрия в клетке откачивается путем замены на калий. Отмечается, что для гликогалофитов (например, *Artemisia santonica* L.), характерна работа натриевого насоса. У эугалофита *Salicornia europaea* L. он отсутствует. Причина этого явления в том, что *Salicornia europaea* L. как соленакапливающий галофит хорошо переносит избыток натрия в тканях и поэтому не испытывает необходимость откачивать излишки этого иона [10]. Показатели содержания других ионов в почвах исследуемых сообществ также свидетельствуют о неплодородности почвы (рис. 1).

Ранее было установлено, что аллелопатическая активность галофитов обусловлена наличием полифенольных соединений, фенолкарбоновых кислот, дубильных веществ, флаваноидов. Накопление фенольных соединений в пределах фитогенного поля многолетних галофитов затрудняет заселение участков однолетниками, что вносит вклад в формирование структуры галофитных сообществ [11]. Фенольные соединения играют значительную роль в осуществлении аллелопатических эффектов в естественных и искусственных фитоценозах. Это вызвано широким распространением фенольных веществ в растительном мире, их высокой биологической активностью и относительной стойкостью к действию почвенной микрофлоры.

В ходе данных исследований с помощью корреляционного анализа установлена статистически достоверная ($P < 0,05$) связь между представленностью фенольного комплекса в растениях и содержанием элементов минерального питания в почве (табл. 1). Согласно полученным коэффициентам корреляции из рассматриваемых элементов наибольшее значение для фенольного обмена оказывает калий ($r = -0,96 \pm 0,01$).

При дефиците калия повышается уровень общего содержания фенольных соединений. В листьях и корнях растений увеличиваются концентрации хлорогеновой, 4-О-кофеилхинной и неохлорогеновой кислот. Установлена отрицательная коррелятивная связь между содержанием фенольных соединений в растениях и недостатком фосфора ($r = -0,79 \pm 0,03$), кальция ($r = -0,88 \pm 0,03$), азота ($r = -0,65 \pm 0,30$) в почве. При недостатке фосфора общее количество органических кислот увеличивается и составляет 48,92 мкмоль/г сухой массы по сравнению с контролем (38,46 мкмоль/г сухой массы).

Таблица 1.

Корреляционная зависимость представленности фенольного комплекса с содержанием элементов в грунте

Элементы	$r \pm m_x$
Азот	-0,65±0,30
Фосфор	-0,79±0,03
Калий	-0,96±0,01
Натрий	-0,75±0,11
Кальций	-0,88±0,03
Магний	-0,44±0,13
Железо	-0,53±0,11
Хлориды	0,24±0,13*
Сульфаты	0,12±0,12*

Примечание: Звездочкой отмечены статистически недостоверные ($P < 0,05$) значения коэффициентов корреляции

Засоление может также влиять на повышение содержания фенольных соединений в растениях. Выявлена слабая по силе положительная коррелятивная связь между содержанием засоляющих ионов Cl^- , SO_4^{2-} в почве и уровнем фенольных соединений в растениях, что согласуется с данными литературы [3]. Следовательно, высокие концентрации микроэлементов также оказывают влияние на образование соединений хиноидной природы, характеризующихся большой токсичностью.

Причиной повышения содержания фенольных соединений в растительных тканях под влиянием дефицита элементов минерального питания являются нарушения в мембранном аппарате, ведущие к переходу мембранно-связанных ферментов фенольного обмена из латентного состояния в свободное, активное.

Стрессовые условия не только способствуют освобождению и преобразованию уже имеющихся в клетке фенольных соединений, но и стимулируют синтез производных кофейной и хинной кислот. Среди них – циннамовая, хлорогеновая, изохлорогеновая кислоты. Эти соединения присутствуют в интактных тканях растений, но их накопление стимулируется стрессами. Синтез кофейной, циннамовой, хлорогеновой и изохлорогеновой кислот происходит в шикиматном пути синтеза ароматических кислот из фосфоенолпирувата и эритрозо 4-фосфата [12].

Необходимо учитывать тот факт, что высокие и низкие концентрации элементов минерального питания оказывают влияние на фенольный обмен не только растений-доноров аллелопатических веществ, но и растений-акцепторов. Высокий аллелопатический потенциал многолетников *Artemisia santonica* L., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Vieb. стимулируется экстремальными условиями (недостатком ряда микро- и макроэлементов и избытком засоляющих ионов). Безусловно, в ходе экологической адаптации у галофитов, произрастающих на неплодородных засоленных почвах, отклонения в фенольном обмене сбалансировались. Однако воздействие аллелопатически активных выделений синергируется с предрасположенностью галофитов-акцепторов к образованию активной формы фенолов – высоко токсичных хинонов. Это приводит к серьезным

нарушениям метаболических процессов и в конечном итоге к значительному ингибированию и даже гибели растений-акцепторов.

ВЫВОДЫ

1. Согласно химическому анализу почвенных образцов выявлено низкое содержание элементов минерального питания, что свидетельствует о неплодородности почвы исследуемых галофитных сообществ.
2. Выявлено, что из рассматриваемых элементов наибольшее значение для фенольного обмена оказывает калий.
3. Установлена статистически достоверная корреляционная связь между содержанием элементов минерального питания в почве и представленностью фенольного комплекса в тканях галофитов.
4. Высокие и низкие концентрации элементов минерального питания оказывают влияние на фенольный обмен не только растений-доноров аллелопатических веществ, но и растений-акцепторов.

Список литературы

1. Gebauer R.L. Interspecific competition and resource pulse utilization: in a cold desert community / R.L. Gebauer, E. S. Schwinning, J.R. Ehleringer // *Ecology*. – 2002. – Vol. 83, № 9. – P. 2602-2616.
2. Tilman D. Resource competition and community structure / Tilman D. – Princeton, New Jersey: Princeton Univ. press, 1982. – 296 p.
3. Школьник М.Я. О причинах повышения содержания фенолов у растений при избытке и недостатке минеральных элементов / М.Я. Школьник, Ю.С. Смирнов // *Растения в экстремальных условиях минерального питания*. – Л.: Наука, 1983. – С. 140-148.
4. Levit J. Responses of plants to environmental stress / Levit J. – New York, London: Academic press, 1980. – 306 p.
5. Богдан Г.П. Природа защитной реакции растений / Г.П. Богдан– К.: Наукова думка, 1981. – 207 с.
6. Tilman D. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses / D.Tilman, D.Wedin // *Ecology*. – 1991. – Vol. 72, № 3. – P. 1038- 1049.
7. Мамедов Г.Г. Обмен азота у галофитов: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.12 «Физиология растений» / Г.Г. Мамедов. – Баку, 1989. – 21 с.
8. Макарова Е.Н. Физиология корневого питания растений / Макарова Е.Н. – М.: Моск. ун-та, 1989. – 103 с.
9. Филиппович Т.Н. Влияние корневых выделений на поступление питательных веществ в растения: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.12 «Физиология растений» / Т.Н.Филиппович. – К., 1966. – 19 с.
10. Лямин А.Р., Бойко Л.А. К вопросу о накоплении ионов натрия и калия галофитами / А.Р. Лямин, Л.А. Бойко // *Вопросы экологической физиологии растений: Межвузовский сборник научных трудов*. – Пермь: Перм. Ун-та, 1986. – С. 84-93.
11. Симагина Н.О. Аллелопатические взаимодействия в сообществах галофитов Крыма / Н.О. Симагина // *Ученые записки Таврического национального университета. Серия биология*. – 2001. – Т.14, №1. – С.203-206
12. Рощина В.Д., Рощина В.В. Выделительная функция высших растений / В.Д. Рощина, В.В. Рощина– М.: Наука, 1989. – 173 с.

Симагина Н.О. Вплив едафічних чинників на прояв алелопатичного ефекту галофітів / Н.О. Симагина, Н.Ю.Лисякова // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В. І. Вернадського. Серія: Біологія, хімія. - 2009. - Т. 22 (61). – № 3. – С. 140-147.

Вивчена залежність накопичення фенольних речовин в рослинах від змін вмісту елементів мінерального живлення в ґрунтах. Високі і низькі концентрації речовин впливають на фенольний обмін не лише рослин-донорів алелопатичних речовин, але і рослин-акцепторів.

Ключові слова: фенольні речовини, алелопатичний ефект, галофіти.

Simagina N.O. Influence of edaphic factors on the allelopathic effect of halophytes / N.O. Simagina, N.Yu. Lysyakova // Scientific Notes of Taurida V.Vernadsky National University. Series: Biology, chemistry. - 2009. - Vol. 22 (61). – № 3. – P. 140-147.

The depending of accumulation of phenolic matters from the changes of maintenance of elements of mineral feed in soils are revealed. The high and low concentrations of substances have influence on a phenolic exchange not only plants-donors of allelopathic matters but also plants-acceptors.

Keywords: phenolic matters, allelopathic effect, halophytes.

Поступила в редакцію 19.10.2009 г.