

РОЛЬ ЭКССУДАТОВ СЕМЯН И КОРНЕЙ ВО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ
МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ РАЗНЫХ ВИДОВ В ЦЕНОЗЕ

М.Н. КОНДРАТЬЕВ, Ю.С. ЛАРИКОВА, О.С. ДЁМИНА, А.Н. СКОРОХОДОВА

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

Методом биотестов изучено влияние экссудатов семян лекарственных растений *Matricaria chamomilla* L., *Artemisia absinthium* L., *Ricinus communis* L., *Tanacetum vulgare* L. на энергию прорастания и морфофизиологические параметры семян сорных растений при совместном набухании и прорастании. Ингибирование энергии прорастания семян сорных растений метаболитами семян лекарственных видов зависело: от вида как сорного, так и лекарственного растения, структуры и химического состава семян лекарственных растений, восприимчивости семян сорняков к экссудатам из семян лекарственных растений, исходного соотношения семян лекарственных растений и сорняков при набухании и последующем прорастании. Получены новые данные, показывающие, что водные растворы корневых выделений культурных растений *Lupinus albus* L., *Helianthus annuus* L. и *Secale cereale* L. обладают ингибирующими аллелопатическими свойствами на рост проростков, как культурных растений (*Cucumis sativus* L.), так и сорняков (*Thlaspi arvense* L., *Amaranthus retroflexus* L.). Эффективность ингибирования ростовых процессов определялась комплексом внутренних и внешних факторов, таких как генотип и возраст донорных растений, условия окружающей среды, продолжительность воздействия компонентов корневых экссудатов и концентрации активных веществ. Делается заключение, что потенциал культурных и лекарственных растений в подавлении или стимулировании роста сорных видов может быть использован в борьбе с засоренностью посевов.

Ключевые слова: экссудаты семян, лекарственные, культурные, сорные растения, ингибирование, аллелохимические вещества.

Введение

При изучении «химического покоя» семян было выявлено, что как ингибиторы, так и стимуляторы прорастания семян содержатся в околоплоднике не только сочных, но и сухих плодов многих растительных видов. Из плодов ясеня *Fraxinus mandschurica* L., *Frhynchophylla* L. удалось выделить ингибиторы, которые оказались легко растворимыми в воде, термостабильными и имели кислую природу. В плодах и семенах разных видов были найдены и другие вещества ингибиторы роста – алкалоиды, флавоноиды, кумарины, синильная кислота, некоторые ароматические кислоты. Все названные вещества и группы соединений отличались низкой специфичностью действия, то есть они могли влиять на покой не только семян видов, из которых выделены, но и ряда других видов. «Химический покой», обусловленный присутствием в околоплоднике ингибирующих веществ, как правило, неглубок. Он исчезает при удалении околоплодника и легко преодолевается под влиянием интенсивного промывания плодов, а также в результате адсорбции почвой содержащихся в них

ингибиторов [1]. Ингибиторы прорастания могут находиться в самом зародыше, в эндосперме, особенно часто в семенной кожуре, в мякоти и кожице плодов. В целом ряде случаев это производные бензойной и коричной кислот, кумарина, абсцизовая кислота (АБК), действие которых состоит во влиянии на активность ферментов.

Поглощение воды зрелыми сухими семенами проходит через три довольно четкие фазы [2], где за быстрым начальным поглощением (фаза I) следует фаза плато (фаза II), и дальнейшее увеличение поглощения воды происходит только после завершения прорастания (этап III). Приток воды в клетки сухих семян во время фазы I приводит не только к растрескиванию семенной оболочки, но также к утечке внутренних веществ из семян – процесс известен как экссудация семян [3]. Это является показателем перехода фосфолипидных компонентов тонопласта и плазмалеммы из состояния геля, достигнутого во время сушки при созревании, в нормальное гидратированное состояние [4]. Структуры и ферменты, необходимые для этого первоначального возобновления метаболической активности, обычно присутствуют в сухом семени. Соединения, выделяемые из семян, могут оказывать прямое или косвенное влияние на прорастание, а также на общее состояние проростков. Вещества, выделяющиеся из семян и корней при прорастании *sensu stricto*, представляют собой одну из основных движущих сил для формирования в спермосфере микробного сообщества и аллелопатических взаимоотношений между почвой, микроорганизмами и проростками [5, 6].

В исследованиях протеома экссудатов из набухающих семян *Lupinus albus* L. выявлено, что в первые 12 часов белки, обнаруженные в экссудатах, отражали состав семян, что указывало на пассивную экструзию предварительно сформированных белков. Впоследствии, когда скорость высвобождения белков была наивысшей, состав высвобожденного протеома резко изменялся. Этот переход происходит за короткое время, что указывает на то, что более селективные и регулируемые события, такие как секреторные процессы, проявляются вскоре после начала прорастания [7]. Тем не менее, знания об экссудатах первых этапов набухания и прорастания семян все еще остаются неполными.

Корни растений выделяют широкий спектр соединений, которые участвуют в сложных коммуникационных процессах в ризосфере. Эти соединения включают моносахара, полисахариды, аминокислоты, алифатические кислоты, ароматические кислоты, жирные кислоты, стеролы, фенольные соединения, ферменты, витамины, регуляторы роста растений и другие вторичные метаболиты [8]. Вторичным соединениям корневых выделений растений свойственны следующие функции: 1) сигнальная, при осуществлении симбиотических и патогенных взаимодействий между растениями, микробами и грибами [9], 2) функция, при которой проявляется аллелопатический эффект на рост клеток эпидермиса корней проростков и молодых растений [10], 3) защитная функция против патогенов [7], 4) функция, при которой происходит модулирование микробиомов почв [11], 5) функция, при которой проявляется влияние на гидравлические и механические свойства почвы ризосферы [12], 6) функция участия в мобилизации элементов питания для растений [13]. Таким образом, хотя количество органических соединений, выделяющихся из корней, невелико и редко превышает 0,4% от общего количества углерода, они оказывают очень сильное влияние на почвенные микроорганизмы, прорастание семян и рост корней других растений [14].

Цель настоящего исследования изучить аллелопатическое действие экссудатов семян лекарственных растений на прорастание семян сорняков при совместном их проращивании, а также роль корневых выделений во взаимодействии между культурными и сорными растениями.

Методика исследований

Изучение действия экссудатов семян. В экспериментах использовали семена лекарственных растений: ромашки лекарственной (*Matricaria chamomilla* L.), полыни горькой (*Artemisia absinthium* L.), клещевины обыкновенной (*Ricinus communis* L.), пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare* L.) и сорняков: звездчатки средней (*Stellaria media* L.), мари белой (*Chenopodium album* L.), амаранта запрокинутого (*Amaranthus retroflexus* L.), ярутки полевой (*Thlaspi arvense* L.). Поверхностно стерилизованные семена (10%-ный раствор H_2O_2 в течение 5 минут) промывали охлаждённой дистиллированной водой, высушивали при температуре 18–19°C и помещали в стерилизованные чашки Петри для проращивания в термостате при 20°C при соотношениях семена лекарственных растений/семена сорняков: 1:1 (100 лекарственных растений:100 семян сорняков); 1:3 (соответственно, 100:300) и 3:1 (300:100) и заливали 5 мл воды. Биологическая и аналитическая повторность 3-х кратная. По истечении 7 дней проводились измерения ростовых параметров проростков.

Изучение эффекта корневых выделений. В исследованиях аллелопатической активности растений в качестве растений-доноров аллелохимикалий были использованы представители рода *Lupinus* (*Lupinus angustifolius* L., с. Радужный и Кристалл; *Lupinus albus* L., с. Дега), подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus* L., с. Степной 87) и рожь посевная (*Secale cereale* L., с. Татьяна и Московская 12). В качестве тест-растений (растений-реципиентов аллелохимикалий) взяты сорные растения: ярутка полевая (*Thlaspi arvense* L.), щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus* L.). Растения люпина, подсолнечника и ржи выращивались в пластиковых контейнерах (или стеклянных воронках) при использовании в качестве субстратов: минеральной ваты, кварцевого песка, перлита, гидрогеля на воде или питательном растворе. Наиболее пригодными средами для выращивания растений-доноров оказались агроперлит, кварцевый песок (по методу стеклянных воронок) и питательный раствор. Основным критерием при этом была возможность получать экстракт корневых выделений в процессе вегетации или сразу после освобождения растений из субстрата. Более детально методики получения корневых экссудатов и схемы экспериментов изложены в одной из наших предыдущих статей [15].

Статистическая обработка экспериментальных данных проводилась на компьютере с использованием программы MS EXCEL. Эксперименты проводили в трех биологических и аналитических повторностях. На графиках представлены средние арифметические значения определений и их стандартные отклонения.

Результаты и их обсуждение

Изучение действия экссудатов семян лекарственных растений на проращивание семян сорняков

Сорные, лекарственные растения и полевые культуры могут произрастать совместно с момента проращивания семян, а их взаимодействие не ограничивается конкуренцией за воду, питание и пространство. В течение 7 дней семена лекарственных и сорных растений прошли все стадии проращивания: набухание, активация, наклёвывание, начало ростовых процессов. Семена клещевины, пижмы и мари белой обладают определённой степенью твёрдости, поэтому стадии проращивания у них были несколько сдвинуты во времени. Большую часть воды семена поглощают в капельножидкой форме. Суммарный водный потенциал семени включает два компонента, имеющих важное значение для проращивания: 1) матричный потенциал ($-\Psi_m$),

обусловленный набуханием коллоидов белковой и полисахаридной природы, а также адсорбцией на границе раздела фаз; и 2) осмотический потенциал ($-\Psi_{\pi}$), обусловленный наличием в клетках ионов элементов минерального питания и низкомолекулярных органических соединений. Вода проникает в набухающие тела путём диффузии. Поэтому скорость набухания семян, так же как и скорость диффузии, зависит от температуры и структуры оболочки семян и плодов (твёрдосемянность). Таким образом, в фазу набухания в семени реализуются следующие функции воды: вода выступает как растворитель метаболитов и минеральных солей; создаётся среда для прохождения биохимических реакций и физиологических процессов; с помощью механизмов ближнего транспорта воды осуществляются распределение и перераспределение метаболитов; изменяется проницаемость клеточных мембран [2].

Метаболические изменения на самых ранних этапах прорастания семени регулируются механизмами, которые сформировались и присутствуют в покоящихся семенах, или быстро образуются во время набухания. Усиление гидратации связано с делением и растяжением клеток в точках роста, так же как и с освобождением вторичных метаболитов (аллелохимических соединений) из семян лекарственных растений, которые могут стимулировать или ингибировать образование и деятельность ферментов в прорастающих семенах растений-реципиентов (сорняков). Большое значение для покоя и прорастания семян имеет химическая стойкость, которую приобретает зрелая семенная кожура благодаря присутствию в ней различных веществ экскреторного происхождения. Разнообразные вторичные соединения, а также вещества типа кутина, суберина и т.п., пропитывая семенную кожуру или откладываясь в ней в форме характерных наслоений или утолщений, придают семенным покровам специфические химические свойства, которые проявляются в природных условиях, затрудняя проникновение воды и микроорганизмов внутрь семени. Наличие ингибиторов в семенных покровах не только предохраняет семена от воздействия патогенных микроорганизмов, но и служит орудием межвидовой борьбы за существование, снижая энергию прорастания семян других видов.

По истечении 7 дней совместного проращивания в чашках Петри семян лекарственных растений: ромашки лекарственной, полыни горькой, клещевины обыкновенной, пижмы обыкновенной и сорняков: ярутки полевой, мари белой, амаранта запрокинутого, звездчатки средней определялась энергия прорастания, морфофизиологические показатели роста корневой системы и надземной части проростков сорняков. Взаимодействие между семенами лекарственных и сорных растений оценивалось по изменениям энергии прорастания последних (в % к контролю, семена сорняков, проросшие в воде). Наиболее сильным эффектом ингибирования прорастания семян сорняков отмечался при их соотношении 3:1 для всех лекарственных растений, исключая клещевину (рис. 1). Семена клещевины обладают толстой семенной оболочкой, через которую водные растворы проходят крайне трудно. Запасные жиры в её семенах, содержащие вторичные соединения (алкалоиды, терпеноиды, флавоноиды, производные бензойной кислоты, кумарины, токоферолы, рицин), откладываются в эндосперме, внутри которого находятся семядоли, функционирующие впоследствии как зелёные листья проростка. Это не могло не отразиться на переходе вторичных метаболитов из гидрофобной фазы в гидрофильную. Поэтому эффект ингибирования энергии прорастания отмечался лишь для семян щиряцы и ярутки полевой и только при соотношениях семян 1:1 и 3:1, а для семян звездчатки при соотношении 1:1.

Наиболее сильный ингибирующий эффект при совместном проращивании на ярутку оказывали экссудаты семян ромашки лекарственной, на мари белую – экссудаты семян пижмы. По силе ингибирования энергии прорастания семян сорняков

семена лекарственных растений составили ряд: полынь горькая > ромашка лекарственная > пижма обыкновенная > клещевица обыкновенная.

В целом сила ингибирования энергии прорастания семян сорных растений метаболитами семян лекарственных видов зависела: 1) от вида как сорного, так и лекарственного растения, 2) структуры и химического состава семян лекарственных растений, 3) восприимчивости семян сорняков к экссудатам из семян лекарственных растений, 4) исходного соотношения семян лекарственных растений и сорняков при набухании.

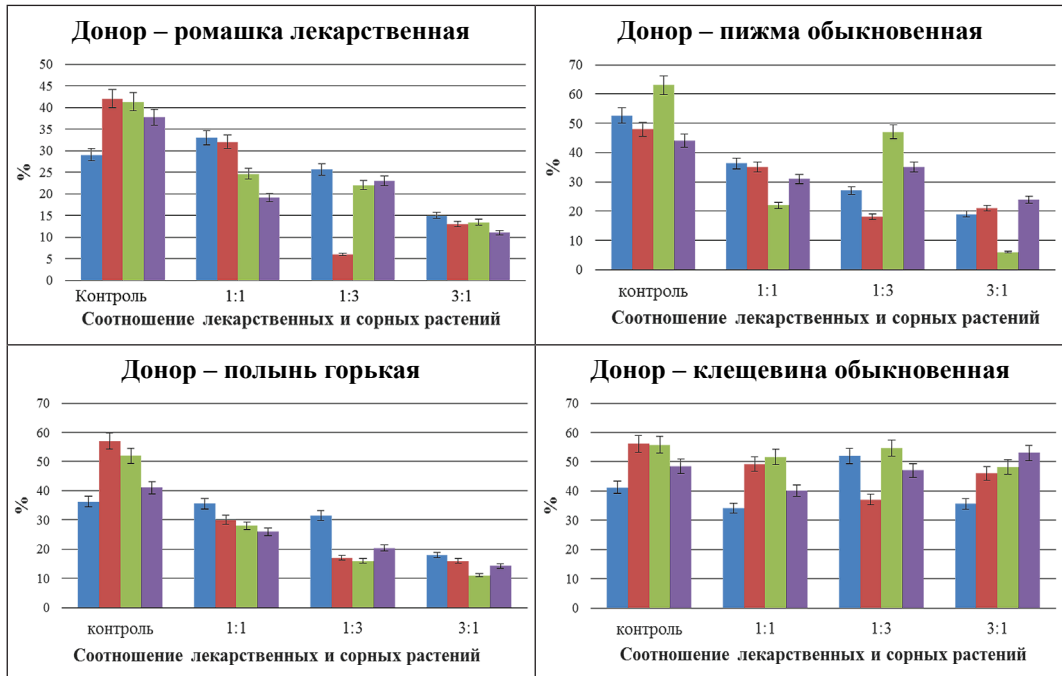


Рис. 1. Эффект экссудатов семян лекарственных растений на прорастание семян сорняков

Метаболические изменения на самых ранних этапах прорастания семени регулируются механизмами, которые сформировались и присутствуют в покоящихся семенах или быстро образуются во время набухания, т.е. характер биохимических явлений в начале прорастания можно рассматривать как прямое проявление деятельности регуляторных систем, присутствующих в покоящихся семенах. В живых семенах с момента начала набухания постепенно включаются следующие процессы: возрастает скорость дыхания; активизируется деятельность ферментов; увеличивается пул АТФ; возрастает количество нуклеиновых кислот; происходит гидролиз запасных веществ и осуществляется транспорт метаболитов к зародышу, где синтезируются клеточные компоненты; возрастает скорость деления и растяжения клеток; происходит дифференциация клеток, образование тканей и новых органов [2].

В нашем исследовании негативный эффект, оказанный экссудатами семян лекарственных растений на энергию прорастания семян сорняков, в дальнейшем отразился на ростовых показателях 7-дневных проростков сорных растений (табл. 1 и 2).

Максимальный ингибирующий эффект на рост гипокотилей проростков сорняков проявился при тройном преобладании семян лекарственных растений над семенами сорных растений (табл. 1). При этом выделения семян ромашки в наибольшей степени ингибировали удлинение гипокотыля щирицы (процент ингибирования 61,7),

полыни – удлинение гипокотилия звездчатки (43,1%), пижмы – удлинение гипокотилей ярутки (40%) и мари белой (41%). Семена клещевины даже по истечении 7 дней ингибиторов в водный раствор не выделяли. По силе общего ингибирования удлинения гипокотилей проростков сорняков выделениями семян лекарственных растения составили ряд: ромашка лекарственная > полынь обыкновенная > пижмы обыкновенная >>> клещевина обыкновенная. Помимо этого, отмечался положительный эффект экссудатов семян клещевины на удлинение гипокотилей проростков семян щиряцы, звездчатки и мари белой, что мы объясняем положительным действием жирных кислот экссудата на процесс дыхания семян при прорастании этих видов сорняков (табл. 1).

Таблица 1

Длина гипокотилия 7-ми дневных сорных растений при совместном проращивании с лекарственными растениями, см

Лекарственное растение + сорное растение		Соотношения семян лекарственных и сорных растений			
		контроль	1:1	1:3	3:1
Matricaria chamomilla	<i>Amaranthus retroflexus</i>	2,71±0,08	2,76±0,03	2,07±0,06	1,04±0,03
	<i>Thlaspi arvense</i>	4,63±0,03	5,21±0,06	3,42±0,08	3,50±0,02
	<i>Chenopodium album</i>	2,51±0,04	2,21±0,04	2,12±0,02	1,87±0,01
	<i>Stellaria media</i>	2,63±0,07	2,11±0,03	2,38±0,02	1,92±0,02
Artemisia absinthium	<i>Amaranthus retroflexus</i>	3,21±0,06	3,26±0,04	2,72±0,02	3,03±0,07
	<i>Thlaspi arvense</i>	4,48±0,03	4,32±0,07	4,13±0,04	3,07±0,03
	<i>Chenopodium album</i>	2,60±0,05	3,40±0,03	2,10±0,01	1,64±0,04
	<i>Stellaria media</i>	2,51±0,02	2,25±0,01	2,33±0,04	1,43±0,02
Tanacetum vulgare	<i>Amaranthus retroflexus</i>	3,11±0,01	2,76±0,02	3,07±0,01	3,49±0,07
	<i>Thlaspi arvense</i>	5,52±0,04	3,22±0,02	3,03±0,08	3,31±0,07
	<i>Chenopodium album</i>	2,53±0,07	3,83±0,04	3,43±0,06	1,50±0,03
	<i>Stellaria media</i>	2,72±0,01	3,00±0,02	2,55±0,05	2,03±0,02
Ricinus communis	<i>Amaranthus retroflexus</i>	3,32±0,03	3,11±0,04	4,20±0,01	3,36±0,01
	<i>Thlaspi arvense</i>	4,48±0,05	4,12±0,02	4,22±0,06	4,51±0,07
	<i>Chenopodium album</i>	2,24±0,04	2,61±0,02	2,13±0,06	2,32±0,04
	<i>Stellaria media</i>	2,54±0,04	2,47±0,02	2,62±0,03	2,50±0,04

При всех соотношениях семян лекарственных и сорных растений в условиях совместного проращивания отмечается ингибирование экссудатами семян лекарственных растений удлинения зародышевых корней проростков сорняков (табл. 2). Как и следовало ожидать, при тройном количественном преобладании семян лекарственных растений ингибирование роста зародышевых корней было максимальным, причём это относится и к липидосодержащим семенам клещевины. Выше мы отмечали, что ингибирующий эффект метаболитов семян клещевины практически не проявлялся на удлинении гипокотилей проростков сорняков, а иногда даже отмечалась некоторая стимуляция удлинения (табл. 1). Процент ингибирования экссудатами семян клещевины находился в пределах 11–60% и в наибольшей степени отражался на росте зародышевого корня у мари белой. По силе ингибирующего эффекта на рост

зародышевого корня проростков сорняков экссудаты семян лекарственных растений составили ряд: ромашка лекарственная > полынь обыкновенная >> клещеви́на обыкновенная = пижма обыкновенная.

Таблица 2

**Длина корней 7-ми дневных сорных растений
при совместном проращивании с лекарственными растениями, см**

Лекарственное растение + + сорное растение		Соотношения семян лекарственных и сорных растений			
		контроль	1:1	1:3	3:1
Matricaria chamomilla	<i>Amaranthus retroflexus</i>	2,31±0,04	1,86±0,06	2,13±0,02	0,92±0,04
	<i>Thlaspi arvense</i>	4,20±0,07	4,01±0,04	3,03±0,01	3,22±0,03
	<i>Chenopodium album</i>	1,50±0,03	1,88±0,05	0,55±0,02	0,63±0,03
	<i>Stellaria media</i>	2,10±0,02	1,68±0,01	1,52±0,03	0,86±0,01
Artemisia absinthium	<i>Amaranthus retroflexus</i>	3,91±0,06	2,21±0,03	2,72±0,02	2,23±0,01
	<i>Thlaspi arvense</i>	3,21±0,09	3,54±0,08	2,42±0,46	2,26±0,08
	<i>Chenopodium album</i>	0,84±0,03	1,42±0,02	0,47±0,06	0,46±0,02
	<i>Stellaria media</i>	2,30±0,04	2,22±0,01	1,50±0,06	1,22±0,01
Tanacetum vulgare	<i>Amaranthus retroflexus</i>	2,44±0,03	3,04±0,09	2,12±0,04	2,32±0,03
	<i>Thlaspi arvense</i>	3,23±0,01	3,07±0,04	2,96±0,09	3,07±0,08
	<i>Chenopodium album</i>	1,08±0,07	1,68±0,02	0,90±0,03	0,60±0,02
	<i>Stellaria media</i>	2,50±0,03	1,90±0,06	2,10±0,02	1,50±0,01
Ricinus communis	<i>Amaranthus retroflexus</i>	3,55±0,04	3,21±0,03	3,34±0,05	3,15±0,06
	<i>Thlaspi arvense</i>	3,30±0,05	3,24±0,01	3,11±0,03	3,40±0,02
	<i>Chenopodium album</i>	2,31±0,04	1,86±0,06	2,13±0,02	0,92±0,04
	<i>Stellaria media</i>	4,20±0,07	4,01±0,04	3,03±0,01	3,22±0,03

По толерантности к экссудатам семян ромашки лекарственной зародышевые корни проростков сорняков составили ряд: ярутка полевая > щирица запрокинутая > звездчатка средняя > марь белая. Для экссудатов из семян полыни обыкновенной этот ряд выглядел следующим образом: ярутка полевая > звездчатка средняя = марь белая > щирица запрокинутая; для экссудатов из семян пижмы обыкновенной: ярутка полевая = щирица запрокинутая >> марь белая >> звездчатка средняя; для экссудатов из семян клещеви́ны обыкновенной: ярутка полевая >> щирица запрокинутая >> звездчатка средняя > марь белая. Таким образом, из проростков сорных растений наиболее устойчивыми к воздействию экссудатов семян лекарственных растений являются семена ярутки полевой, а наименее толерантными – семена мари белой и звездчатки средней.

Изучение действия корневых выделений

В научной литературе [16] рассматриваются примеры ингибирующего (иногда стимулирующего) действия культурных растений на сорняки. За причину таких взаимоотношений берётся межвидовая (реже внутривидовая) конкуренция за элементы минерального питания и свет. Если признать тот факт, что ингибиторы,

синтезируемые в растениях, предназначены для повышения устойчивости в конкурентной борьбе, то культурные растения из-за многолетней селекции на повышенную урожайность будут уступать в этом отношении представителям дикой флоры.

В наших исследованиях подобное явление мы наблюдали при совместном проращивании семян и росте проростков подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) и ярутки полевой (*Thlaspi arvense* L.). Увеличение доли проростков подсолнечника способствовало активации роста главного корня ярутки (на 22%), при этом отсутствовало образование боковых корней, а главные корни закручивались в водном растворе в виде спирали (рис. 2). Аллелопатический потенциал подсолнечника во взаимодействии с другими растениями подтвердился данными биотестирования водных растворов, полученных при выращивании подсолнечника в гидропонике, а также в опытах с выращиванием его на инертных субстратах.

Подавляющее действие на сорняки при участии аллелохимикалий корневых экссудатов отмечалось для широкого спектра культур умеренного и тропического пояса. К ним относятся люцерна (*Medicago sativa* L.), ячмень (*Hordeum vulgare* L.), клевер (*Trifolium* spp.), донник (*Melilotus* spp.) овес (*Avena Sativa* L.), просо (*Pennisetum glaucum* L.), рис (*Oryza sativa* L.), рожь (*Secale cereale* L.), сорго (*Sorghum* spp.), подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) и пшеница (*Triticum aestivum* L.). Количественное содержание присутствующих в растении аллелохимикалий существенно варьируется в зависимости от генотипа и сорта. Например, было установлено, что в пшенице и ржи концентрация аллелохимикалий в листьях и корнях не коррелирует с фактическим их выделением корнями. Это показывает, что аллелопатическая деятельность культур не связана напрямую с содержанием аллелохимикалий внутри растения.

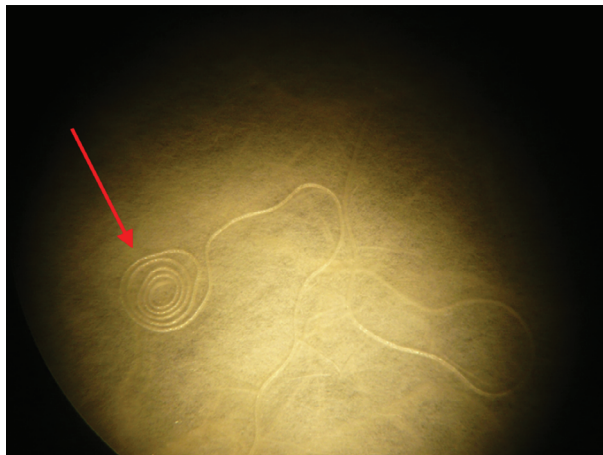


Рис. 2. Особенности роста корней проростков *T. Arvense* L. в присутствии проростков *H. Annuus* L.

В корневых экссудатах сельскохозяйственных культур выявлены следующие аллелохимикалии: у ржи – фенолкарбоновые кислоты (бета-фенил-молочная (PLA), бета-оксимасляная (ВНА), гидроксамовые кислоты – 2,4-дигидрокси-1,4(2Н)-бензоксазин-3-он (ДИВОА) и 2(3Н)-бензоксазолинон (ВОА); у подсолнечника – терпеноиды (α , β – пинены, α – терпинен, α – фелладрен, люпеол), флавоноиды – (хелианнонес А, В, С); у люпина – алкалоиды (люпинин, анагирин, люпанин, люпинидин, ангустифолин, спартеин), сапонины, небелковые аминокислоты [15].

В другом эксперименте исследовался эффект корневых выделений ржи на проростки амаранта запрокинутого и было установлено, что на 7-й день прорастания рост

зародышевого корешка проростков сорняка ингибировался на 35% по сравнению с контрольным вариантом. Корешок также рос с характерным закручиванием апикальной части (рис. 3). Однако рост гипокотилия, в связи с ингибированием роста зародышевого корня, стимулировался в среднем на 33%. Полученные результаты согласуются с данными других исследователей об аллелопатическом потенциале ржи в отношении других растений [16]. Гидроксамовые и фенольные кислоты, найденные в корневых выделениях этой культуры, обладают ярко-выраженной фитотоксичностью и ответственны за негативные эффекты, наблюдаемые в полевых и лабораторных условиях [17].

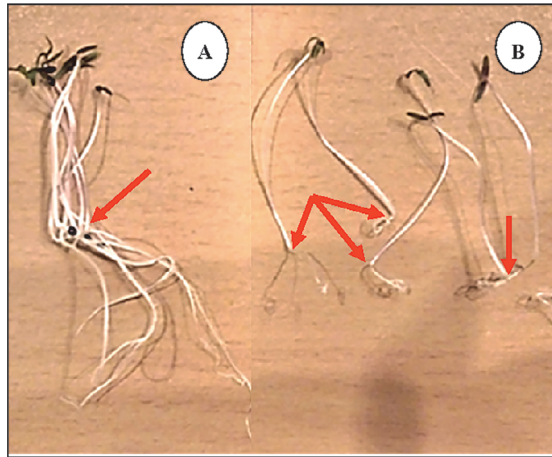


Рис. 3. Эффект корневых выделений проростков *Secale cereal* L. (А) на проростки *Amaranthus retroflexus* L. (В) (стрелки – зона подсемядольного)

Водные растворы корневых выделений *Lupinus albus* L. (с. Дега) тестировали на проростках культурных и сорных видов растений. Так был выявлен ингибирующий эффект раствора корневых выделений люпина белого при проращивании на них семян огурца как в течение всех 7 дней, так и при перенесении их на водный раствор экссудатов по истечении 3-х суток проращивания на воде (рис. 4). В первом варианте растения имели на 26% более короткие корни и на 18% меньшее количество боковых корней. Во втором варианте процент ингибирования роста корня составил 19%. Влияние корневых выделений люпина белого на всхожесть семян огурца не было выявлено. Кроме сокращения количественных показателей, наблюдались морфологические изменения корневой системы – в варианте с использованием корневых выделений люпина отмечалось большое количество корневых волосков, чего не отмечалось в контрольном варианте (проращивание в воде).

Водный раствор корневых выделений люпина (*Lupinus albus* L.) оказывал мощное негативное воздействие на проростки ярутки (*Thlaspi arvense* L.), что характеризовалось сокращением длины главного корня (на 28%) и полным отсутствием боковых корешков (рис. 5).

Ингибиторы также были выделены и идентифицированы из проростков пшеницы [16], а также найдены в корневых экссудатах: фенолкарбоновые кислоты (*n*-оксибензойная, *транс-n*-кумаровая, *цис-n*-кумаровая, сиринговая, ванилиновая, *транс*-феруловая, *цис*-феруловая), а также 2,4-дигидрокси-7-метокси-1,4-бензоксазин-3-один (DIMBOA) [17]. Ингибиторы, обнаруженные в стеблях 17-дневных проростков, присутствовали и в корнях. Предполагается, что наличие ингибиторов в молодых растениях пшеницы является защитной реакцией для подавления роста присутствующих в фитоценозе сорных растений [17].

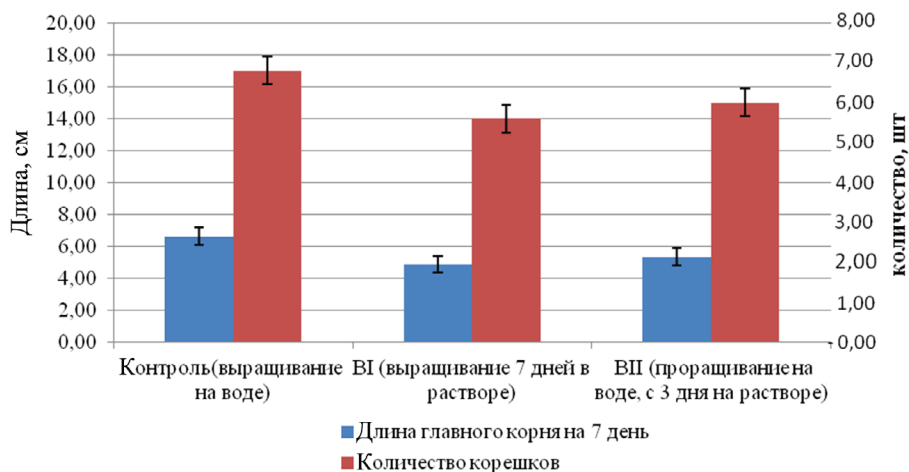


Рис. 4. Структура корневой системы огурца (с. Нежинский) при воздействии на проростки корневыми выделениями *L. albus* L.

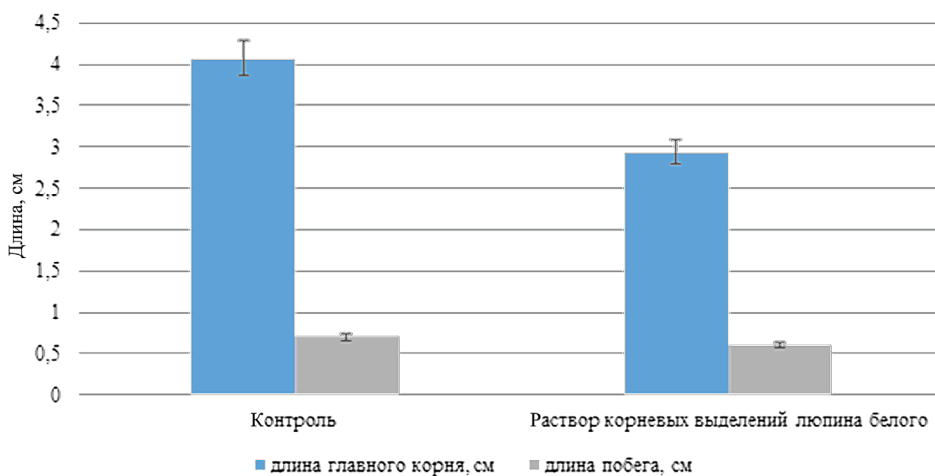


Рис. 5. Показатели роста *T. arvensis* L. при воздействии корневых выделений *L. Albus* L.

Общее заключение

Одним из принципов современного «органического земледелия» является отказ от применения ядохимикатов, так как они входят в группу отравляющих человека веществ (по этой причине и существуют строгие правила работы с пестицидами) и имеют свойство накапливаться в почве в виде остаточных продуктов. Определённой альтернативой применению синтетических гербицидов является использование природных биогербицидов, теоретические положения которой изложены нами ранее [16].

В связи с этим в настоящее время активно ведутся поиски вторичных соединений, содержащихся в растениях и оказывающих токсический (ингибиторный) эффект на другие виды в агроэкосистемах. Такие соединения являются многофункциональными и широко используются растениями-донорами в межвидовой конкуренции с другими растительными видами, при внедрении в естественные и агроэкосистемы инвазивных видов. Особое место среди растений источников вторичных соединений занимают лекарственные растения. Их биогербицидные функции до настоящего

времени остаются мало изученными, но именно эти свойства интенсивно изучают в качестве потенциальных источников биогербицидов.

Нами было установлено, что сила ингибирования прорастания семян сорных растений метаболитами семян лекарственных видов зависела: от вида как сорного, так и лекарственного растения, структуры и химического состава семян лекарственных растений, восприимчивости семян сорняков к экссудатам из семян лекарственных растений, исходного соотношения семян лекарственных растений и сорняков при набухании и последующем прорастании. По силе общего ингибирования удлинения гипокотилей проростков сорняков экссудатами семян лекарственных растений составили ряд: ромашка лекарственная > полынь обыкновенная > пижмы обыкновенная >>> клещевина обыкновенная. Помимо этого, отмечался положительный эффект экссудатов семян клещевины на удлинение гипокотилей проростков семян щирцы, звездчатки и мари белой, что мы объясняем положительным действием жирных кислот экссудата на процесс дыхания семян при прорастании этих видов сорняков. При всех соотношениях семян лекарственных и сорных растений, в условиях совместного проращивания, отмечается ингибирование экссудатами семян лекарственных растений удлинения зародышевых корней проростков сорняков. По силе ингибирующего эффекта на рост зародышевого корня проростков сорняков экссудаты семян лекарственных растений составили ряд: ромашка лекарственная > полынь обыкновенная >> клещевина обыкновенная = пижма обыкновенная.

Из результатов проведенных экспериментов также следует, что в корневых выделениях подсолнечника, ржи и люпина содержатся аллелопатически активные соединения, способные оказывать эффект как на культурные, так и на сорные виды. Однако чувствительность тестируемых растений зависела от их вида и возраста. Характер влияния аллелохимикалий корневых выделений исследованных видов на рост целевых растений определяется комплексом внутренних и внешних факторов, таких как: генотип и возраст донорных растений, условия окружающей среды, продолжительность их воздействия и концентрация активных веществ. Потенциал культурных растений в подавлении или стимулировании роста сорных видов может быть использован в борьбе с засоренностью посевов. Люпин и подсолнечник, аллелопатический потенциал которых в отношении других растений уже известен из практического опыта, могут представлять интерес для исследований в этом направлении.

Библиографический список

1. Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. СПб. 1999. 232 с.
2. Кондратьев М.Н., Ларинова Ю.С. Экофизиология семян. Формирование фитоценозов. Москва. Изд-во РГАУ-МСХА. 2011. 278 с.
3. Nelson E.B. (2004) Microbial dynamics and interactions in the spermosphere // 2004. Annu. Rev. Phytopathol. V. 42. P. 271–309.
4. Crowe J.H. & Crowe L.M. Membrane integrity in anhydrobiotic organisms: toward a mechanism for stabilizing dry seeds / In Water and Life (Eds. Somero N.G., Osmond C.B., Bolis C.L.). Springer-Verlag, Berlin. 1992. P. 87–103.
5. Nobrega F.M. et al. Antimicrobial proteins from cowpea root exudates: inhibitory activity against *Fusarium oxysporum* and purification of a chitinase-like protein // Plant Soil. 2006. V. 272. P. 223–232.
6. Melnikova N.N. & Omelchuk S.V. Effect of legume seed exudates on the formation of Rhizobium-legume symbiosis // Appl Biochem Microbiol. 2009. V. 45. P. 297–302.

7. Scarafoni A. et al. The proteome of exudates from germinating *Lupinus albus* seeds is secreted through a selective dual-step process and contains proteins involved in plant defence // FEBS J. 2013. V. 280. P. 1443–1459.
8. Bertin C., Yang X., Weston L. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere // Plant Soil. 2003. V. 256. P. 67–83.
9. Steinkellner S. et al. Flavonoids and strigolactones in root exudates as signals in symbiotic and pathogenic plant-fungus interactions // Molecules. 2007. V. 12. P. 1290–1306.
10. Iqbal A., Fry S. Potent endogenous allelopathic compounds in *Lepidium sativum* seed exudate: effects on epidermal cell growth in *Amaranthus caudatus* seedlings // J. Exper. Botany. 2012. Vol. 63. P. 2595–2604.
11. Badri D. et al. Application of natural blends of phytochemicals derived from the root exudates of arabisopsis to the soil reveal that phenolic-related compounds predominantly modulate the soil microbiome // J. Biol. Chem. 2013. V. 288. P. 4502–4512.
12. Naveed M. et al. Rhizosphere-scale quantification of hydraulic and mechanical properties of soil impacted by root and seed exudates // VZJ. Advancing critical zone. 2017. P. 1–12.
13. Khorassani R. et al. Citramalic acid and salicylic acid in sugar beet root exudates solubilize soil phosphorus // BMC Plant Biology. 2011. V. 11. P. 121.
14. Bais H. et al. Root exudation and rhizosphere biology // Plant Physiol. 2003. V. 132. P. 44–51.
15. Демина О.С., Ларикова Ю.С., Кондратьев М.Н. Эффект корневых выделений культурных растений на рост сорных видов. Требования к методике проводимых экспериментов // Научная жизнь (электр.версия). 2017. № 9. 15 С.
16. Кондратьев М.Н., Карпова Г.А., Ларикова Ю.С. Взаимосвязи и взаимоотношения в растительных сообществах. Москва. Изд-во РГАУ-МСХА. 2014. 300 с.
17. Belz R.G. Allelopathy in crop-weed interactions- an update / R.G Belz // Pest Management Science. – 2007. – № 63(4). – p 308–326.

EXUDATES OF SEEDS AND ROOTS AS A CENOSIS INTERACTION MEANS OF DIFFERENT PLANT SPECIES

M.N. KONDRATIEV, YU.S. LARIKOVA, O.S. DEMINA, A.N. SKOROKHOVA

(Russian Timiryazev State Agrarian University)

*Using the method of biotests, the authors have studied the influence of seed exudates of medicinal plants *Matricaria chamomilla* L., *Artemisia absinthium* L., *Ricinus communis* L., *Tanacetum vulgare* L. on germination energy and morpho-physiological parameters of weed seeds under joint upswelling and germination. Inhibiting the germination energy of weed seeds by metabolites of medicinal species seeds depended on the following factors: species of both weeds and medicinal plants, structure and chemical composition of medicinal plant seeds, susceptibility of weed seeds to the exudates from medicinal plant seeds, original correlation of medicinal plant seeds and weeds during their upswelling and subsequent germination. New data have been obtained showing that aqueous solutions of root secretions of cultivated plants *Lupinus albus* L., *Helianthus annuus* L. and *Secale cereal* L. have inhibiting allelopathic effects on the growth of seedlings of both cultivated plants (*Cucumis sativus* L.) and weeds (*Thlaspi arvense* L., *Amaranthus retroflexus* L.). The effectiveness of inhibiting the growth processes was determined by a complex of internal and external factors, such as the genotype and age of donor plants, environmental conditions, the duration of their exposure to the components of root*

exudates and the concentration of active substances. It is concluded that the ability of cultivated and medicinal plants to suppress or stimulate the growth of weed species can be used in the fight against weed infestation.

Key words: exudation, medicinal, cultural, weeds, inhibition, allelochemical substances.

References

1. Nikolayeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M. *Biologiya semyan* [Seed biology]. SPb. 1999: 232. (In Rus.)
2. Kondrat'yev M.N., Larikova Yu.S. *Ekofiziologiya semyan. Formirovaniye fitotsenozov* [Ecophysiology of seeds. Formation of phytocenoses]. Moskva. Izd-vo RGAU-MSKHA. 2011: 278. (In Rus.)
3. Nelson E.B. (2004) Microbial dynamics and interactions in the spermosphere // 2004. Annu. Rev. Phytopathol. 42: 271–309.
4. Crowe J.H. & Crowe L.M. Membrane integrity in anhydrobiotic organisms: toward a mechanism for stabilizing dry seeds / In *Water and Life* (Eds. Somero N.G., Osmond C.B., Bolis C.L.). Springer-Verlag, Berlin. 1992: 87–103.
5. Nobrega F.M. et al. Antimicrobial proteins from cowpea root exudates: inhibitory activity against *Fusarium oxysporum* and purification of a chitinase-like protein // *Plant Soil*. 2006; 272: 223–232.
6. Melnikova N.N. & Omelchuk S.V. Effect of legume seed exudates on the formation of Rhizobium-legume symbiosis // *Appl Biochem Microbiol*. 2009; 45: 297–302.
7. Scarafoni A. et al. The proteome of exudates from germinating *Lupinus albus* seeds is secreted through a selective dual-step process and contains proteins involved in plant defence // *FEBS J*. 2013; 280: 1443–1459.
8. Bertin C., Yang X., Weston L. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere // *Plant Soil*. 2003; 256: 67–83.
9. Steinkellner S. et al. Flavonoids and strigolactones in root exudates as signals in symbiotic and pathogenic plant-fungus interactions // *Molecules*. 2007; 12: 1290–1306.
10. Iqbal A., Fry S. Potent endogenous allelopathic compounds in *Lepidium sativum* seed exudate: effects on epidermal cell growth in *Amaranthus caudatus* seedlings // *J. Exper. Botany*. 2012; 63: 2595–2604.
11. Badri D. et al. Application of natural blends of phytochemicals derived from the root exudates of arabidopsis to the soil reveal that phenolic-related compounds predominantly modulate the soil microbiome // *J. Biol. Chem*. 2013; 288: 4502–4512.
12. Naveed M. et al. Rhizosphere-scale quantification of hydraulic and mechanical properties of soil impacted by root and seed exudates // *VZJ. Advancing critical zone*. 2017: 1–12.
13. Khorassani R. et al. Citramalic acid and salicylic acid in sugar beet root exudates solubilize soil phosphorus // *BMC Plant Biology*. 2011; 11: 121.
14. Bais H. et al. Root exudation and rhizosphere biology // *Plant Physiol*. 2003; 132: 44–51.
15. Demina O.S., Larikova Yu.S., Kondratiev M.N. Effekt kornevykh vydeleniy kul'turnykh rasteniy na rost sornykh vidov. Trebovaniya k metodike provodimykh eksperimentov [Effect of root secretions of cultivated plants on the growth of weed species. Requirements for the experiment methodology] // *Nauchnaya zhizn' (elektr. versiya)*. 2017; 9: 15. (In Rus.)
16. Kondratiyev M.N., Karpova G.A., Larikova Yu.S. *Vzaimosvyazi i vzaimootnosheniya v rastitel'nykh soobshchestvakh* [Interrelationships and links in plant communities]. Moskva. Izd-vo RGAU-MSKHA. 2014: 300. (In Rus.)

Кондратьев Михаил Николаевич – д.б.н., профессор кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: tel06ck@rambler.ru).

Ларикова Юлия Сергеевна – канд. биол. наук, доц. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: yulialarikova@rambler.ru).

Дёмина Ольга Сергеевна – канд. биол. наук (127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: scorpy08@mail.ru).

Скороходова Анастасия Николаевна – ассистент кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: red-green216@mail.ru).

Mikhail N. Kondratiev – DSc (Bio), Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Russia, Moscow, Timiryazevskaya Str., 49; phone: (499) 976-20-54; e-mail: tel06ck@rambler.ru).

Yulia S. Larikova – PhD (Bio), Associate Professor, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Russia, Moscow, Timiryazevskaya Str., 49; phone: (499) 976-20-54; e-mail: yulialarikova@rambler.ru).

Olga S. Demina – PhD (Bio), Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Russia, Moscow, Timiryazevskaya Str., 49; e-mail: scorpy08@mail.ru).

Anastasia N. Skorokhodova – Assistant Professor, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Russia, Moscow, Timiryazevskaya Str., 49; phone: (499) 976-20-54; e-mail: red-green216@mail.ru).