

УДК 57.022

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ЛЮПИНА УЗКОЛИСТНОГО (*LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L.) ВО ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С ДРУГИМИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫМИ КУЛЬТУРАМИ

О.С. ДЕМИНА, Ю.С. ЛАРИКОВА, М.Н. КОНДРАТЬЕВ

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

*Особое внимание исследователи химических взаимодействий между растениями уделяют видам, корневые выделения которых оказывают негативное действие на другие виды в естественных и агрофитоценозах. Цель данной работы заключалась в освоении методик получения корневых выделений люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) и изучении их эффекта на всхожесть семян и рост проростков кресс-салата (*Lactuca sativa* L.) и огурца (*Cucumis sativus* L.) методом биотестов. Параллельно исследовался процесс аутинтотоксикации люпина при длительном его выращивании в инертных субстратах. В качестве основных методов получения корневых выделений использовали: 1) выращивание люпина в водной культуре с последующим концентрированием водного раствора; 2) выращивание люпина в стеклянных воронках, заполненных кварцевым песком с последующей экстракцией корневых выделений.*

Найдено, что корневые выделения люпина содержат физиологически активные вещества, оказывали негативный или стимулирующий эффект на прорастание семян и рост проростков тест-растений. Корневые выделения люпина узколистного негативно влияли на морфофизиологические параметры и накопление сухой массы растений своего вида, если в лабораторных условиях люпин многократно выращивался на одном и том же субстрате. Эффект зависел от объема и физических свойств субстрата. Проростки подсолнечника и ржи, выращиваемые на перлите после удаления растений люпина, также испытывали негативный эффект его корневых выделений, причем сильнее он проявлялся у проростков ржи. При сравнении эффекта корневых выделений люпина и подсолнечника, накапливающих при длительном их выращивании в бессменной культуре, выявлено, что рост проростков ржи существенно ингибировался на перлите после люпина, тогда как на перлите после подсолнечника отмечалась некоторая стимуляция их роста.

Авторы делают заключение о том, что корневые выделения люпина узколистного, обладают аллелопатическим действием на прорастание семян и рост проростков тест-культур, причем их эффект зависит как от длительности воздействия корневых выделений на прорастающие семена, так и от вида тест-растения.

Ключевые слова: аллелопатия, корневые выделения, люпин узколистный, почвоутомление, аутинтотоксикация, био-тесты, аллелохимикалии.

Авторы выражают благодарность заведующей лабораторией узколистного люпина ВНИИ люпина (г. Брянск) кандидату с.-х. наук П.А. Агеевой за предоставленный семенной материал; Л.Б. Дмитриеву, профессору кафедры физической и органической химии РГАУ-МСХА за техническую помощь в проведении экспериментов.

Аллелопатия — это химическое взаимодействие растений в сообществах, осуществляемое путем образования и выделения в окружающую среду различных химических соединений [1]. В чистом виде эти взаимодействия можно изучить только в лабораторных условиях при строгом контроле за факторами среды, так как в рамках биоценозов на эти взаимоотношения между видами растений влияет комплекс внешних биотических и абиотических факторов.

Каждая особь фитоценоза, выделяя во внешнюю среду различные продукты метаболизма, создает вокруг себя специфическую среду, которая для рядом произрастающих растений может быть токсичной, благоприятной или индифферентной [5]. Поэтому выделения биогенного характера (живых растений, опада, пожнивных остатков) имеют исключительно важное значение в химическом взаимодействии организмов на различных уровнях их существования, начиная с микроскопических существ и заканчивая высшими растениями. Они, как и корневые выделения, могут ингибировать или стимулировать различные жизненно-важные функции организмов в пределах растительного сообщества (прорастание спор или пыльцы, всхожесть семян и рост проростков и т.д.) и тем самым оказывать определенное влияние на устойчивость агробиоценозов [2, 5].

Следует иметь в виду, что в естественных биогеоценозах биохимические взаимодействия между видами и элементами биотопа находятся в относительно устойчивом состоянии, тогда как в агробиогеоценозе они подвержены постоянным изменениям в связи со сменой выращиваемых видов сельскохозяйственных растений, способов обработки почвы, применяемых удобрений и ядохимикатов [5].

Изучение химического состава сока вегетативных органов и корневых выделений растений имеет давнюю историю [10]. Однако выявление аллелопатических свойств корневых выделений получило свое развитие, начиная с 70-х гг. прошлого столетия, преимущественно с позиций «почвоутомления» при многолетнем выращивании на одном месте клевера (*Trifolium*), люцерны (*Medicago*) [8, 10], луговых и газонных трав [1, 10], некоторых древесных пород в лесопарковых зонах [2, 5].

Важность выделительной функции корней одним из первых оценил известный отечественный ученый С.П. Костычев еще в 1926 г. Роль корневых выделений растений активно обсуждается и в настоящее время, но, к сожалению, без участия отечественных ученых [5]. В проблеме взаимодействия организмов в фитоценозах высшие растения занимают доминирующее место. Особое внимание уделяется видам, корневые выделения которых оказывают негативное действие на другие виды в естественных и агрофитоценозах. Из культурных растений таким свойством обладают люпин (*Lupinus*), подсолнечник (*Helianthus*), сорго (*Sorghum*) и некоторые представители семейства *Brassicaceae* (например, *Brassica nigra*).

Познание принципов химических взаимоотношений между растениями способствует пониманию роли предшественников в агрофитоценозах, положительных и отрицательных сторон выращивания видов в монокультуре, степени насыщенности севооборотов теми или иными культурами, в подборе видов при формировании многокомпонентных агрофитоценозов, причин так называемого «почвоутомления».

Несмотря на то, что узколистный люпин также относится к культурам, выращиваемым на одной площади от 1 года до 5 лет и используемым в качестве зеленого удобрения (сидерата) [16], химический состав органов растений, и особенно состав корневых выделений, изучены очень слабо. Одной из главных причин такого

состояния вопроса является отсутствие приемлемых методик получения корневых выделений, которые позволили бы исследователям определить в направленность аллелопатического эффекта (положительного (+) или отрицательного (-)) на прорастание семян и рост других видов растений, которые высеваются на площадях, ранее занимаемых или удобренных зеленой массой люпина.

К настоящему времени установлено, что в тканях растений люпина (*Lupinus*) присутствуют алкалоиды люпинин и анагирин (производное квинолизидина), люпанин, люпининидин, спартеин, ангустифолин, а также сапонины, аминокислоты, протеины и другие соединения [13, 16]. Содержание этих веществ больше в плодах, чем в зеленой массе.

Данные о составе корневых выделений люпина малочисленны и разрозненны. Это, возможно, определяется тем, что физиологические функции корневых выделений растений весьма разнообразны: они участвуют во внутри- и межвидовой конкуренции, для привлечения полезных бактерий и грибов, для противостояния воздействию фитопатогенов, для повышения усвояемости элементов минерального питания растениями (например, выделение карбоксилатов и сидерофоров) [5].

В ранних работах по изучению состава органических соединений, выделяемых корнями бобовых (*Fabaceae*), выявлены свободные аминокислоты: глутаминовая, аспарагиновая, триптофан и β -аланин [2, 5]. В литературе имеются сведения о том, что некоторые аминокислоты могут участвовать в аллелопатических отношениях в системах «Растение-растение», «Растение-микроорганизмы» [10]. Помимо органических кислот, при дефиците фосфора в питательной среде корни люпина белого (*Lupinus albus* L.) выделяют флавоноид генистеин [17], который является предшественником в биосинтезе антимикробных фитоалексинов и фитоантисипинов и у других бобовых [16]. Предполагается, что выделение люпином белым флавоноидов в ризосферу играет значительную роль в его стратегии обеспечения потребности в фосфоре путем ограничения микробного разложения цитрата, который позволяет мобилизовать труднодоступный фосфор [13]. Кроме того, кластерные корни выделяют противогрибковые ферменты глюканазу и хитиназу, которые, как полагают, предотвращают биодеградацию карбоксилатов грибами [16]. Растения люпина, помимо генистеина, образуют и другие моно- и дипрениловые изофлавоноиды, которые являются хорошими моделями для изучения биосинтеза прениловых ароматических соединений [17]. Прениловые флавоноиды и изофлавоноиды также весьма эффективны против грибковых патогенов [16].

Пирано-изофлавоны, содержащиеся в корневых выделениях *Lupinus albus* L., ингибируют индуцированное стриголактонами ветвление гиф грибов, образующих эндомикоризу, препятствуя, таким образом, распознаванию грибом растения-хозяина и прикреплению к корням гиф гриба. В сочетании с уменьшением экссудации стриголактонов выделение пирано-изофлавонов в качестве аллелохимикалий может играть, как положительную роль, предотвращая заражение растений люпина грибом-патогеном, так и отрицательную, подавляя взаимодействие растения-хозяина с видом гриба, образующим микоризу на его корнях и обеспечивающим лучшее поглощение фосфора из труднодоступных соединений [17]. Однако полной информации о химическом составе веществ, выделяемых корнями люпина, а также экспериментальных данных по аллелопатической активности в отношении других культур до настоящего времени не опубликовано. Помимо этого, следует иметь в виду, что в лабораторных исследованиях, когда корни растений находятся в ограниченном

объеме субстрата, что является стрессовым фактором [2], состав корневых выделений будет несколько иным по сравнению с корневыми выделениями растений, произрастающими в полевых условиях, и соответственно будут различаться ответные реакции на их воздействие со стороны тест-растений (целевых растений). Тем не менее проведение экспериментов в лабораторных условиях весьма необходимо для изучения аллелопатических эффектов корневых выделений одних видов растений на другие виды, что особенно важно выявить на ранних этапах их роста и развития, когда толерантность к воздействию абиотических и биотических факторов у них невысока [5].

Цель проведенной исследовательской работы заключалась в изучении аллелопатического эффекта корневых выделений люпина узколистного на прорастание семян и рост проростков овощных культур: кресс-салата (*Lepidium sativum* L.), огурца (*Cucumis sativus* L.) и латука (*Lactuca sativa* L.) с использованием метода биотестов, который широко применяется в современных физиологических исследованиях по аллелопатии [2, 5]. Помимо этого, изучалась роль корневых выделений в аутинтотоксикации растений люпина узколистного в модельных экспериментах с многократным выращиванием в монокультуре.

Методика исследований

Среди нескольких апробированных способов выращивания растений для последующего отбора корневых выделений были выбраны: метод выращивания проростков люпина в водной культуре и выращивание растений в стеклянных воронках, заполненных песком.

Метод 1. Семена люпина узколистного сортов Кристалл и Радужный селекции ВНИИ люпина (г. Брянск) проращивались на песке при 20°C, а затем помещались на марлевую основу, закрепленную на поверхности лотка с питательным раствором. На один лоток 15×25 см приходилось 100 растений люпина. Растения выращивались в световом шкафу с фотопериодом 16/8 часов (день/ночь) и температуре 21–26/16–20°C. Раствор ежедневно подливался и аэрировался. Через 15 дней раствор заменялся на дистиллированную воду и через сутки отбирался для дальнейших исследований.

Метод 2. Стеклянные воронки d=150 мм окрашивали в черный цвет для защиты корней от солнечного света, носик перекрывали минеральной ватой и воронку заполняли прокаленным речным песком (по 300 г) (рис. 1). Протравленные в растворе перекиси водорода (10%) семена люпина (по 100 шт.) высевались в песок. Растения росли в световом шкафу с фотопериодом 16/8 ч (день/ночь) при температуре 21–26/16–20°C. Полив проводили дифференцированно: дистиллированной водой до появления первого настоящего листа, затем — раствором 0,5 М Кюпа. На 15-й день роста растений-доноров полив проводился дистиллированной водой, а ее избыток, вытекающий из воронок и содержащий корневые выделения, отбирался для дальнейших исследований.

Полученные водные растворы, содержащие корневые выделения, упаривали на ротационном вакуумном испарителе Heidolph LABOROTA 4002 при 30°C и 30 mbar остаточном давлении воздуха. Объем конечного раствора получали из расчета 1 мл с 2-х растений-доноров. Концентрированные растворы хранили при отрицательной температуре и использовали в дальнейших исследованиях.

вегетации подсчитывалась всхожесть семян, а по достижении растениями 14-дневного возраста их освобождали от перлита и производили замеры высоты побегов и веса сухой массы надземной части. После уборки растений перлит просеивался и использовался для следующего посева.

Эксперименты по выявлению потенциального негативного эффекта корневых выделений, накапливающихся в субстрате после многократного культивирования растений люпина, проводили с проростками ржи (*Secale cereale*) с. Московская 12, подсолнечника (*Helianthus annuus*) с. Степной и проростками самого люпина (*Lupinus angustifolius*) с. Кристалл, используя субстрат сразу после уборки растений люпина. В контрольном варианте использовался чистый, не использовавшийся в экспериментах перлит. У семян тест-культур оценивали всхожесть, а по истечении 7 дней измеряли длину главного корня и надземной части. Во время последней вегетации субстрат в лотках заливался дистиллированной водой с целью экстракции корневых выделений и, по истечении 2 ч, раствор сливали через фильтрационную воронку. Этими растворами-фильтратами поливали рожь с. Татьяна и Московская 12, выращиваемые в течение 7–10 дней в чашках Петри с песком. Концентрацию питательных веществ в фильтрате определяли при помощи кондуктометра и, исходя из полученных данных, составляли контрольный питательный раствор с соответствующей концентрацией солей. Повторность во всех экспериментах трехкратная. Проводилась статистическая обработка полученных данных: определялись средние значения с пределами погрешности (5% вероятность) [4].

Результаты исследований

Сухие семена огурца помещались в чашки Петри на разных этапах их прорастания на фильтровальную бумагу, смоченную раствором корневых выделений люпина узколистного (рис. 2, 3).

Варианты опыта: контроль — проращивание на воде;

I — добавление раствора по истечении 3 дней проращивания в воде;

II — добавление раствора по истечении 4 дней проращивания в воде;

III — проращивание в растворе корневых выделений в течение 7 дней. Продолжительность опыта — 7 дней.

Негативный эффект корневых выделений, полученных из водной культуры люпина, проявился на росте огурца только в том варианте, где семена изначально помещались в корневые выделения люпина, т.е. все 7 дней находились в них. Корни прорастающих семян огурца при 7-дневном воздействии корневых выделений люпина были в 3 раза короче контрольных (рис. 2, 3).

Однако если прорастающие семена огурца подвергались воздействию корневых выделений в течение 3-х или 4-х дней, длина гипокотили проростков огурца превосходила гипокотили прорастающих семян контрольного варианта в 4,1 раза, а длина корней — в 2,8 раза. Семена огурца, прораставшие на воде в течение 5 и 6 дней и помещенные на раствор корневых выделений люпина (соответственно на 2 и 1 дни), не отличались от проростков контрольного варианта по длине гипокотилей и корней.

Аналогичные результаты получены с корневыми выделениями, экстрагированными при выращивании люпина в стеклянных воронках, заполненных кварцевым песком (рис. 1). В опыте использовали водные растворы корневых выделений люпина с. Радужный в возрасте 14 дней (вариант 1) и в возрасте 21 день (вариант 2).

У проростков ржи в варианте с экстрактом перлита из монокультуры люпина надземная часть была на 40% короче, в то время как корни были лишь незначительно короче контрольных проростков.

Выводы

1. Проведенные исследования показали, что корневые выделения растений люпина, независимо от приемов их получения, обладали аллелопатическим действием на прорастание семян и рост проростков тест-культур. Эффект зависел как от длительности воздействия корневых выделений на прорастающие семена, так и от вида тест-растения. Негативный эффект проявлялся как на удлинении гипокотыля, так и на росте корней проростков целевых растений.

2. Корневые выделения люпина узколистного негативно влияли на морфофизиологические параметры и накопление сухой массы растений своего вида, если в лабораторных условиях люпин многократно выращивался на одном и том же субстрате. Эффект зависел от объема и физических свойств субстрата. Он сильнее проявлялся при меньшем объеме субстрата и в песчаной культуре выращивания. Было также определено, что перлит обладает способностью накапливать физиологически-активные вещества, которые могут оказывать влияние на последующие растения.

3. После реализации 5–6 культурооборотов проростки семян люпина, высеянные в субстрат, проявляли признаки адаптации к содержащимся в субстрате компонентам собственных корневых выделений.

4. Проростки подсолнечника и ржи, выращиваемые на перлите после удаления растений люпина, также испытывали остаточный негативный эффект его корневых выделений, причем сильнее он проявлялся у проростков ржи.

5. При сравнении эффекта корневых выделений люпина и подсолнечника, полученных при длительном их выращивании в бессменной культуре на перлите, выявлено, что прорастание семян и рост проростков ржи существенно ингибировалось на корневых выделениях люпина, тогда как на корневых выделениях подсолнечника отмечалась некоторая стимуляция этих процессов по сравнению с проростками контрольного варианта.

Библиографический список

1. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление: Избран. труды. Киев: Наукова думка, 1991. 432 с.
2. Гродзинский А.М. Экспериментальная аллелопатия. Киев: Наукова думка, 1987. 233 с.
3. Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений — аллелопатия / Пер. с нем. А.Н. Бояркина. М.: Изд-во иностранной литературы, 1957. 233 с.
4. Кирюшин Б.Д., Усманов Р.Р., Васильев И.П. Основы научных исследований в агрономии. М.: «КолосС», 2009. 398 с.
5. Кондратьев М.Н., Карпова Г.А., Ларинова Ю.С. Взаимосвязи и взаимоотношения в растительных сообществах: Учебное пособие. М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2014. 300 с.
6. Кондратьев М.Н., Ларинова Ю.С. Экофизиология семян. Формирование фитоценозов / М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2011. 278 с.
7. Лихачев Б.С. Морфофизиологическая оценка проростков и сила роста семян // Селекция и семеноводство. 1977. № 3. С. 67–68.
8. Лобков В.Т. Почвоутомление при выращивании полевых культур. М.: Колос, 1994. 112 с.

9. *Наумов Г.Ф.* Аллелопатические свойства выделений прорастающих семян полевых культур и их сельскохозяйственное значение // Аллелопатия и продуктивность растений. Харьков, 1988. С. 5–12.
10. *Райс Э.* Аллелопатия / Пер. с англ. А.М. Гродзинского. М.: Мир, 1978. 392 с.
11. *Чернобривенко С.И.* Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. М.: Советская наука, 1956.
12. *Bertin C., Yang X., Weston L.A.* The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere // *Plant and Soil*. 2003. № 256. P. 67–83.
13. *Lambers H., Clements J.C., Nelsonhow M.N.* A phosphorus-acquisition strategy based on carboxylate exudation powers the success and agronomic potential of lupines (*lupinus*, fabaceae) // *American Journal of Botany*. 2013. № 100 (2). P. 263–288.
14. *Ren Sen Zeng, Azim U. Mallik, Shi Ming Luo.* Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry. New York: Springer-Verlag, 2008. 412 p.
15. *Rovira A.* Plant root exudates // *The Botanical Review* January. 1969. Volume № 35 (1). P. 35–57.
16. *Sugiyama A., Yazaki K.* Root Exudates of Legume Plants and Their Involvement in Interactions with Soil Microbes // [http: link.springer.com](http://link.springer.com).
17. *Weisskopf L., Tomasi N., Santelia D., Martinoia E., Langlade N.B., Tabacchi R., Abou-Mansour E.* Isoflavonoid exudation from white lupin roots is influenced by phosphate supply, root type and cluster-root stage: www.newphytologist.org.

ALLELOPATHIC POTENTIAL OF BLUE LUPINE (*LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L.) IN RELATION TO OTHER CROPS

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

(Russian Timiryazev State Agrarian University)

*Allelopathy and autotoxicity due to root exudates of plants are of a great importance in agricultural and ecological questions such as the crop replants, the selection of companion crops in mixed cropping and crop rotations. The aim of our research was to study the allelopathic effect of blue lupine (*Lupinus angustifolius* L.) root exudates on the other test crops. The influence of lupine root exudates on the growth of crop species in perlite culture was also investigated. In laboratory experiments some root exudates collection methods were tested. Lupine plants cultivated in glass funnels with sterilized sand were washed by distilled water in order to obtain aqueous solvent exudates. The other method of root exudates collection was the growing of donor plants in hydroponic culture. Most assessments of allelopathy involve bioassays based on seed germination or seedling growth, so the cress (*Lactuca sativa*), radish (*Raphanus sativus*) and cucumber (*Cucumis sativus*) were used as the target plants in Petri-dish bioassay with aqueous solvent of lupine exudates. It was found that lupine root exudates contain allelochemicals which may have harmful as well as beneficial effect on seed germination and seedling growth of target plants depending on the species and the treatment period. It was also suggested that blue lupine is the autoinhibited species, the root exudates of which may cause soil toxicity and result in yield decline and failure of crops and lupine plants itself.*

Key words: *allelopathy, root exudates, blue lupine, soil toxicity, autointoxication, bioassay, allelochemicals.*

References

1. *Grodzinskii A.M.* Allelopatiiia rastenii i pochvoutomlenie: Izbran. Trudy [Allelopathy of plants and soil toxicosis: Selectas]. Kiev. Naukova dumka Publ., 1991. 432 p.
2. *Grodzinskii A.M.* Eksperimental'naia allelopatiiia [Experimental allelopathy]. Kiev. Naukova dumka Publ., 1987. 233 p.
3. *Griummer G.* The Mutual Interaction of Higher Plants Allelopathy. Scientific Publishers Journals Dept., India. 1957. 233 p. (Russ. ed.: Griummer G. Vzaimnoe vliianie vysshikh rastenii — allelopatiiia. Moscow. Publishing House of Foreign Literature, 1957. 233 p.)
4. *Kiriushin B. D., Usmanov R. R., Vasil'ev I. P.* Osnovy nauchnykh issledovaniy v agronomii [Basic research in agronomy]. Moscow. KolosS Publ., 2009. 398 p.
5. *Kondrat'ev M.N., G.A.Karpova, Yu.S Larikova.* Vzaimosviazi i vzaimootnosheniia v rastitel'nykh soobshchestvakh: uchebnoe posobie [Connections and relationships in plant communities: a manual]. Moscow. Publishing House of the Russian Timiryazev State Agrarian University. 2014. 300 p.
6. *Kondrat'ev M.N., Yu.S Larikova.* Ekofiziologiiia semian. Formirovanie fitotsenozov [Ecophysiology of seeds. Phytocenoses formation]. Moscow. Publishing House of the Russian Timiryazev State Agrarian University. 2011. 278 p.
7. *Likhachev B.S.* Morfofiziologicheskaiia otsenka prorosokov i sila rosta semian [Morphological and physiological evaluation of seedlings and seed force growth]. Seleksiia i semenovodstvo. Selection and seed breeding. 1977. № 3. P. 67–68 (in Russian).
8. *Lobkov V.T.* Pochvoutomlenie pri vyrashchivanii polevykh kul'tur [Soil toxicosis when growing field crops]. Moscow. Kolos Publ., 1994. 112 p.
9. *Naumov G.F.* Allelopaticheskie svoistva vydelenii prorstaiushchikh semian polevykh kul'tur i ikh sel'skokhoziaistvennoe znachenie [Allelopathic properties of secretions of field crops germinating seeds and their agricultural value]. Allelopatiiia i produktivnost' rastenii. Allelopathy and plant productivity. Khar'kov, 1988. P. 5–12.
10. *Rice E.L.* Allelopathy. New York. London: Academic Press, 1984. 422 p.
11. *Chernobrivenko S.I.* Biologicheskaiia rol' rastitel'nykh vydelenii i mezhyidovye vzaimootnosheniia v smeshannykh posevakh [The biological role of plant secretions and interspecific relationship in mixed crop plantings]. Moscow. Sovetskaia nauka Publ., 1956.
12. *Rovira A.* Plant root exudates. The Botanical Review January. 1969. № 35 (1). P. 35–57.
13. *Sugiyama A. and Yazaki K.* Root exudates of legume plants and their involvement in interactions with soil microbes. Secretions and Exudates in Biological Systems. 2012. Vol. VIII. P. 27–48. Available at: <http://link.springer.com>.
14. *Bertin C., Yang X., Weston L.A.* The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. Plant and Soil. 2003. № 256. P. 67–83.
15. *Lambers H., Clements J.C., Nelsonhow M.N.* A phosphorus-acquisition strategy based on carboxylate exudation powers the success and agronomic potential of lupines (*Lupinus*, Fabaceae). American Journal of Botany. 2013. № 100(2). P. 263–288.
16. *Weisskopf L., Tomasi N., Santelia D., Martinoia E., Langlade N.B., Tabacchi R. and Abou-Mansour E.* Isoflavonoid exudation from white lupine roots is influenced by phosphate supply, root type and cluster-root stage. New Phytologist. Wiley Online Library. Vol. 171, Issue 3, Version of Record online: 24 MAY 2006. Available at: <http://www.newphytologist.org>
17. *Ren Sen Zeng, Azim U. Mallik, Shi Ming Luo.* Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry. New York: Springer-Verlag, 2008. 412 p.

Демина Ольга Сергеевна — асп. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: scorpy08@mail.ru).

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

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

Demina Olga Sergeevna — PhD student of the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49; tel.: +7 (499) 976-20-54; e-mail.: scorpy08@mail.ru).

Larikova Yuliya Sergeevna — PhD in Biology, Associate Professor of the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49; tel.: +7 (499) 976-20-54; e-mail: yulialarikova@rambler.ru).

Kondratiev Mikhail Nikolaevich — Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49; tel.: +7 (499) 976-20-54; e-mail: tel06ck@rambler.ru).