

## ПОГЛОЩЕНИЕ РАСТЕНИЯМИ ПШЕНИЦЫ ИОНОВ ИЗ СУБСТРАТА ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИ АКТИВНОГО КОМПЛЕКСА МЕТАБОЛИТОВ ЧУФЫ И РЕДИСА

Г. И. Пендинен<sup>1</sup>, В. Е. Чернов<sup>2</sup>, С. А. Ушакова<sup>3</sup>, А. А. Тихомиров<sup>3</sup>

<sup>1</sup> ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений  
имени Н. И. Вавилова»

190000, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42;

<sup>2</sup> ФГБВОУ ВО «Военно-медицинская академия имени С.М. Кирова» МО РФ

194175, г. Санкт-Петербург, ул. Академика Лебедева, д. 6, лит. Ж;

<sup>3</sup> Институт Биофизики Сибирского отделения Российской Академии Наук

660036, г. Красноярск, Академгородок

E-mail: vechernov@mail.ru

Поступила в редакцию 04 декабря 2019 г., принята к печати 28 мая 2020 г.

Изучалось воздействие комплекса экзогенных и эндогенных метаболитов чуфы и редиса, выращенных на почвоподобном субстрате (ППС), на рост проростков и морфологические показатели растений пшеницы, интенсивность истечения электролитов, частично характеризующих устойчивость мембран клеток корня, а также интенсивность поглощения ионов калия и нитрат-ионов корневой системой пшеницы. Установлено ингибирующее действие водных экстрактов чуфы на прорастание зерна и рост проростков пшеницы на ранних этапах развития, а также значительное снижение урожайности и морфологических показателей растений в конце вегетации. Наблюдалось снижение интенсивности поглощения нитрат-ионов как из ирригационного, так и из модельного питательного раствора. Выявлено повышение интенсивности истечения электролитов из тканей корня после воздействия водных экстрактов чуфы по сравнению с контролем. Установлено, что водный экстракт из тканей растений редиса не оказывал столь значительного воздействия на растения пшеницы, как водный экстракт из тканей растений чуфы.

**Ключевые слова:** аллелопатия, поглощение ионов, пшеница, чуфа, редис.

## WHEAT PLANTS ION UPTAKE FROM SUBSTRATE UNDER THE INFLUENCE OF ALLELOPATICALLY ACTIVE COMPLEX OF CHUFA AND RADISH METABOLITES

G. I. Pendinen<sup>1</sup>, V. E. Chernov<sup>2</sup>, S. A. Ushakova<sup>3</sup>, A. A. Tikhomirov<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Federal State Budgetary Scientific Institution «Federal Research Center the N. I. Vavilov All-Russian Institute of  
Plant Genetic Resources»

42, Bolshaya Morskaya St., Saint-Petersburg, 190000;

<sup>2</sup> S.M. Kirov Military Medical Academy

6G, Academica Lebedeva St., Saint-Petersburg, 194175;

<sup>3</sup> Institute of Biophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences

Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036

E-mail: vechernov@mail.ru

The study addresses the effect of a complex of exogenous and endogenous metabolites of chufa and radish grown on a soil-like substrate (SLS) on the growth of sprouts and morphological parameters of wheat plants, the intensity of electrolytes leakage, partially characterizing the stability of root cell membranes, as well as the intensity of potassium and nitrate ions uptake by the wheat root system. Water extracts of chufa inhibited wheat seed germination and growth of sprouts, and also caused a significant decrease in the wheat yield and morphological parameters of plants at the end of the growing season. A decrease in the intensity of nitrate ions uptake both from the irrigation solution and the model nutrient solution was also observed. The intensity of the electrolytes leakage from root tissues was higher after exposure to aqueous extracts of chufa compared to the control. It was found that the aqueous extract from the tissues of radish plants did not have such a significant effect on wheat plants as the aqueous extract from the tissues of chufa plants.

**Key words:** allelopathy, ions uptake, wheat, chufa, radish.

### ВВЕДЕНИЕ

Известно, что между растениями существуют аллелопатические взаимодействия, механизм которых заключается в продуцировании растениями конкурентами биологически активных веществ, влияющих на их рост, развитие, жизнеспособность и продуктивность (Molish, 1937; Grodzinsky, 1982; Itami

et al., 2013). Синтезируемые и выделяемые растениями аллелопатически активные соединения характеризуются большим химическим разнообразием (Kelton et al., 2012). Большинство растений может обладать как ингибиторной, так и гербицидной активностью по отношению к другим видам (Inderjit, Duce, 2003). Экологические системы различной

сложности формируются и функционируют при значительном влиянии аллелопатических взаимодействий как одного из факторов окружающей среды. Аллелопатические взаимодействия наблюдаются и в искусственных экосистемах, причем в таких условиях действие аллелопатических факторов может усиливаться в связи с применением более интенсивных технологий культивирования растений (Inderjit, Wardle, 2011). Эксперименты по созданию искусственных экосистем с замкнутым циклом массообмена предполагают совместное интенсивное культивирование разных видов растений и переработку непищевых отходов растений и экзометаболитов человека (Gitelson, Terskov et al., 1989; Zolotukhin, Tikhomirov et al., 2005). Растения пшеницы, чумы и редиса наряду с другими видами растений составляют фототрофное звено искусственной экосистемы. На искусственном почвоподобном субстрате (ППС) культивировалась пшеница *Triticum aestivum* L. линии 232 селекции Г. М. Лисовского, ее несъедобные отходы перерабатывались в том же субстрате для восстановления минерального состава до исходного уровня (Tikhomirov, Kudenko, 2010). В подобных экспериментах в качестве источника растительных жиров с высоким содержанием жирных кислот использовалась чума *Cyperus esculentus* (Шиленко и др., 1979). Растения данного вида в процессе роста формируют клубни, содержащие до 30% растительного масла; содержащееся в 100–250 г клубней чумы количество липидов соответствует суточной потребности в них человека (Arafat et al., 2009; Bail et al., 2009). В ряде исследований выявлено угнетающее действие экстрактов из растений чумы на прорастание и дальнейший рост некоторых видов культурных растений, однако сведения об этом незначительны (Drost et al., 1980; Usuah et al., 2013). Установлено, что в экстрактах клубней, корней и листьев чумы содержатся компоненты, ингибирующие прорастание семян и дальнейший рост проростков пшеницы, кукурузы, сои, райграса и других видов растений (Tumbelson, 1962; Sanchez, Tames, 1973).

Цель эксперимента заключалась в оценке характера влияния экзометаболитов чумы и редиса на поглощение ионов из питательных субстратов и сопутствующие ростовые характеристики пшеницы. Для этого изучалось воздействие водных экстрактов из растений и корневых экссудатов чумы и редиса, выращенных на искусственном почвоподобном субстрате, на морфологические характеристики растений пшеницы, выращенных на ППС. Определялась интенсивность поглощения растениями пшеницы ионов калия и нитрат-ионов из модельного питательного раствора и истечения электролитов из тканей корня растений пшеницы под воздействием экстрактов из тканей чумы и редиса.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве растения-индикатора действия экзометаболитов использовалась пшеница *T. aestivum* линии 232 (отбор из гибрида Сонора 64 × Скала), культивированная в серии экспериментов в замкнутой системе «Биос 3» в 1972, 1977 и 1983 гг. (Гительзон и

др., 1975; Терсков и др., 1979). Донорами экзометаболитов корневой системы и экстрактов из вегетативной массы служили растения чумы *Cyperus esculentus* и редиса *Raphanus sativus* (сорт Моховский).

**Культивирование растений.** Культивирование растений пшеницы линии 232, чумы и редиса сорта Моховский проводилось на почвоподобном субстрате (ППС) (Tikhomirov, Kudenko, 2010) в сосудах объемом 2 л при поливе ирригационным раствором на основе воды (11, 3 и 2 растения пшеницы, редиса и чумы на сосуд соответственно). Растения чумы и редиса выращивались для получения ирригационного раствора, содержащего экзометаболиты, которые использовались для оценки характера воздействия экзометаболитов чумы и редиса на поглощение ионов из питательных субстратов и сопутствующие ростовые характеристики пшеницы.

Растения пшеницы (по два сосуда на вариант опыта), выращенные на ППС, были использованы для оценки воздействия корневых экссудатов чумы на рост и показатели урожая, а также динамики поглощения ионов из ирригационного раствора, образующегося при поливе растения водой и применяемого для повторных поливов того же растения с компенсацией расхода воды на поглощение и транспирацию. В контрольном варианте эксперимента по выращиванию пшеницы на ППС растения культивировались в гидропонике на керамзите в вегетационном сосуде с объемом субстрата 30 л с использованием раствора Кнопа. Количество растений на сосуд составляло 150, что соответствовало плотности посева 800 раст. м<sup>-2</sup> во всех экспериментах. В первом варианте культивирования пшеницы на ППС растения до созревания поливались ирригационным раствором пшеницы (ППС I). Во втором варианте был проведен однократный полив ирригационным раствором чумы при появлении всходов, далее до созревания растения поливались исходным ирригационным раствором пшеницы (ППС II). При поливе растений, выращиваемых на ППС, потери ирригационного раствора не допускались, транспирационный расход воды компенсировался ее внесением в градуированный сосуд для полива до константного исходного объема: для ППС – 500 мл, для керамзита на гидропонике – 10 л. Для компенсации расхода воды во всех вариантах эксперимента использовалась деионизированная вода (R = 18 мом), полученная в установке Elgastat. Суточный объем компенсации воды для ППС составил 100 мл, для керамзита на гидропонике – от 700 мл до 2 литров на разных этапах развития растений. Растения культивировались при круглосуточном освещении лампами ДНАТ-400, облученность составляла 110 Вт м<sup>-2</sup>. Эксперимент был проведен в двукратной повторности.

Растения чумы и редиса, культивируемые на ППС, использовались также для получения нативного водного экстракта из вегетативной массы. Растения-индикаторы для определения действия экстрактов и экссудатов культивировались в климатической камере MLR-351R SANIO при t° = +22°C днем и t° = +16°C ночью, фотопериоде 16 часов — день, 8 часов – ночь и освещенности 14,2 Вт м<sup>-2</sup>.

**Оценка морфологических показателей растений.** Для оценки характера и интенсивности роста растений пшеницы, культивируемых на почвоподобном субстрате в различных вариантах опыта, после созревания определялись масса растения, масса побега, масса 1000 зерен и длина побега главного колоса.

Для оценки воздействия корневых выделений и экстракта вегетативной массы чуфы и редиса на ранних этапах развития растений определялась длина корней и ростков пшеницы при проращивании зерна в чашках Петри на дисках из фильтровальной бумаги. В 1-м варианте опыта в каждую чашку вносилось по 4 мл из пробы ирригационного раствора, во 2-м варианте – по 4 мл клеточного сока (50%), в контрольном варианте — 4 мл деионизированной воды. Ежедневно в течение 7 дней измерялась длина прорастающих корней и ростков. Чашки Петри с проростками экспонировались в климатической камере MLR-351R (Sanyo). Для анализа использовались: 1) отборы питательных растворов, содержащих корневые экссудаты чуфы и редиса; 2) клеточный сок листьев тех же растений. В первом варианте отборы питательных растворов проводились через каждые 7 дней, начиная со дня посева до созревания растений. Во втором варианте использовался клеточный сок, выделенный из вегетативной массы культивируемых растений чуфы и редиса после шоковой заморозки при  $-80^{\circ}\text{C}$  и последующего оттаивания. Образцы питательных растворов отбирались для анализа в стеклянные бутылки с герметичной пробкой, помещенные в лед. Сосуды заполнялись отобранным раствором таким образом, чтобы под пробкой не оставалось воздушного пространства. Клеточный сок выделялся и использовался сразу после размораживания тканей. Бесклеточный нативный водный экстракт листьев был получен посредством растирания в ступке сырой массы листьев в деионизированной воде в соотношении 1:1 по массе.

**Определение концентрации ионов  $\text{K}^+$  и нитрат-ионов в ирригационном растворе.** Для оценки динамики поглощения основных ионов  $\text{K}^+$  и  $\text{NO}_3^-$  в ирригационном растворе и растворе Кнопа использовался рН-метр – иономер «Эксперт-001» с ион-селективными электродами Вольта  $-\text{NO}_3^-$  и Вольта  $-\text{K}^+$ . Градуировка электродов производилась посредством внесения в градуировочные растворы ирригационного раствора с TDS (Total Dissolved Solids), соответствующим  $\text{pX} = 1$ , с последующими кратными разведениями. Для измерения TDS, т.е. количества растворенных частиц, интегрального показателя содержания ионов в растворе, применялся Multi-parameter analyzer C-863 Consort. В качестве измерительной ячейки использовался градуированный химический стакан  $V = 50 \text{ ml}$ , объем пробы при всех измерениях составлял 30 мл. До проведения измерений отборы растворов при необходимости хранились при температуре  $+4^{\circ}\text{C}$  не более суток. Специальная подготовка проб ирригационного раствора не проводилась.

**Анализ поглощения ионов  $\text{K}^+$  и нитрат-ионов из модельного раствора.** Для подтверждения различий в поглощении был проведен эксперимент по

изучению влияния нативного водного экстракта листьев чуфы на поглощение растениями пшеницы ионов калия и нитрат-ионов из раствора Кнопа на стадии 7-дневных проростков. Измерение изменений концентрации ионов  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{K}^+$  в растворе Кнопа проводилось с помощью иономера с ионселективными электродами, как описано выше. Опыт проводился в двух вариантах: с использованием водных экстрактов листьев чуфы (1) и листьев редиса (2). Концентрация водного экстракта листьев составляла 0,0025% от объема раствора Кнопа. В контроле использовался раствор Кнопа без добавок. Продолжительность экспозиции растений в растворе Кнопа составляла 48 часов (в объеме раствора 40 мл для каждого растения во всех вариантах). Перед измерением раствор Кнопа дополнялся деионизированной водой до исходной массы, в результате чего компенсировался транспирационный расход воды растением. Измерения концентрации нитрат-ионов и ионов калия проводились перед помещением растений в раствор и через 48 часов после их помещения и внесения экстрактов чуфы и редиса. Полученные в ходе эксперимента результаты представлены в виде диаграмм, где на оси ординат приведены данные в процентах от первоначальной концентрации ионов калия и нитрат-ионов в исходном растворе Кнопа.

**Оценка интенсивности истечения электролитов при аллелопатическом воздействии.** Оценка аллелопатического воздействия клеточного сока редиса и чуфы проводилась на 7-дневных проростках. Свежевыжатый клеточный сок из размороженной вегетативной массы растений вносился в питательный раствор до концентрации 0,0025% v/v. Продолжительность экспозиции растений при аллелопатическом воздействии составляла 48 часов. Далее корни и ростки разделялись, ополаскивались деионизированной водой и помещались в пробирки с 20 мл свежей деионизированной воды для последующей экспозиции. Слайсинг тканей не проводился. Корни и побеги экспонировались в течение часа на шейкере SK-600 Jeio Tech при скорости 200 rpm, после чего для оценки интенсивности истечения электролитов проводилось измерение электропроводности воды, в которой экспонировался растительный материал. Далее пробирки с содержимым автоклавировались для полного разрушения растительных тканей. Интенсивность истечения электролитов оценивалась по разности электропроводности деионизированной воды до и после внесения в нее образца тканей исследуемого растения. Результат выражался в % электропроводности, измеренной после экспозиции растительной ткани в воде, от электропроводности воды после полного разрушения ткани растения при автоклавировании. Измерение электропроводности воды с электролитом проводилось при помощи Multi-parameter analyzer C-863 Consort с электродом SK10B из комплекта прибора. Для измерения TDS использовалась та же система. Получение реагентной воды для оценки выхода электролитов и компенсации транспирационного расхода воды в ирригационном растворе осуществлялось посредством доочистки дистиллированной воды в деионизаторе Elgastat.

Использовалась только свежеприготовленная деионизированная вода. Расчет повреждения проводился по формуле:  $E = \rho_1 / \rho_2 \times 100$ , где  $\rho_1$  – электропроводность воды после экспозиции на шейкере;  $\rho_2$  – электропроводность воды после полного разрушения тканей растения при автоклавировании. Общее содержание ионов в растворе при истечении электролитов определялось посредством измерения показателя TDS, как указано выше. Расчет повреждения в процентах производился так же, как при измерении общей электропроводности, при этом значение  $\rho$  в формуле замещалось значением TDS. Статистическая обработка результатов измерений проводилась в пакете компьютерных программ Statistica 6.0. В качестве планки погрешности выставлялась ошибка средней.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Анализ урожайности

Анализ урожайности растений пшеницы, выращенных на гидропонике, ППС I и ППС II, был

проведен по следующим показателям: масса растения, масса 1000 зерен, длина побега главного колоса. Выбранные параметры являются характеристиками конечной точки роста, развития и продуктивности растения. Результаты анализа приведены на рис. 1, 2 и 3. Показатели урожайности растений, культивированных в гидропонике на растворе Кнопа, были значительно выше по сравнению с растениями, выращенными на почвоподобном субстрате, т. е. почвоподобный субстрат сам по себе оказал негативное влияние на урожайность вегетативной и съедобной биомассы пшеницы. ППС I и ППС II оказали наибольшее влияние на сухую биомассу растения в целом (рис. 1) и выполненность зерна, что выразилось в снижении значений массы 1000 зерен в вариантах опыта с почвоподобными субстратами (рис. 2). Менее значимое влияние данные факторы оказали на высоту растений (рис. 3).

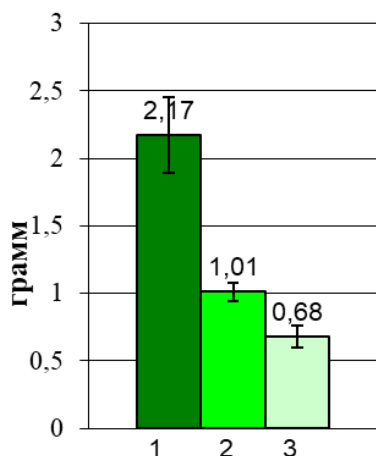


Рис. 1. Средняя масса растений пшеницы линии 232 при культивировании на различных субстратах. Сухая масса растения: 1 – на гидропонике; 2 – на ППС-I; 3 – на ППС-II с эксудатами чужфы

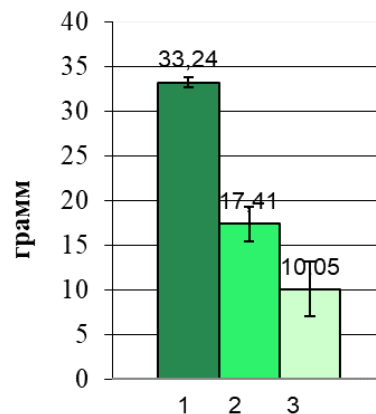


Рис. 2. Масса 1000 зерен растений пшеницы линии 232 при культивировании на различных субстратах: 1 – на гидропонике; 2 – на ППС-I; 3 – на ППС-II с эксудатами чужфы

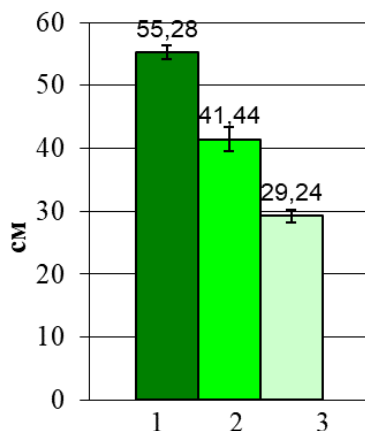


Рис. 3. Длина побега главного колоса растений пшеницы линии 232 при культивировании на различных субстратах: 1 – на гидропонике; 2 – на ППС-I; 3 – на ППС-II с эксудатами чужфы

Сравнение результатов, полученных при выращивании растений на ППС I, где растения до созревания поливались только ирригационным раствором пшеницы, и на ППС II, где растения при появлении всходов однократно поливались ирригационным раствором чуфы, а далее до созревания – исходным ирригационным раствором пшеницы, позволило выявить значительное снижение всех трех показателей урожайности в варианте с ППС II. Это свидетельствует о существенном депрессивном влиянии экссудатов чуфы на рост растений пшеницы, выражающемся в снижении урожайности их вегетативной и съедобной биомассы. В сравнении с сухой массой культивируемых на гидропонике (контроль) растений, составляющей в среднем 2,17 г, общая сухая масса растений, выращенных на почвоподобном субстрате, была значительно ниже – в пределах 1 г или немного выше. Растения, культивируемые на субстрате того же состава, при внесении ирригационного раствора, содержащего корневые экссудаты чуфы, характеризовались еще меньшей урожайностью общей биомассы, не достигавшей 1 г у всех растений в данном варианте опыта. Выполненность зерна, выраженная в массе 1000 зерен, на гидропонике в среднем составила 33,24 г, тогда как на ППС I – 17,41 г, а на ППС II – 10,05 г. Высота растений на гидропонике составляла в среднем 55,28 см, на ППС I и ППС II – 42,35 и 35,26 соответственно.

#### Влияние метаболитов чуфы и редиса на прорастание и интенсивность роста проростков пшеницы

Для оценки интенсивности действия экстрактов вегетативной массы чуфы и раствора, содержащего ее

корневые экссудаты, использовались показатели всхожести семян и интенсивности роста проростков пшеницы. Для сравнения интенсивности воздействия метаболитов чуфы и редиса, культивируемых в искусственных экосистемах, семена пшеницы проращивались также на экстракте вегетативной массы редиса и в растворе, содержащем его корневые экссудаты.

Результаты оценки действия вытяжки из растений чуфы и редиса, а также раствора, содержащего корневые выделения данных растений, представлены на рис. 4 и 5. Из приведенных графиков видно, что наиболее достоверное депрессивное воздействие на рост корней и проростков оказал экстракт вегетативной массы чуфы (рис. 4, а). Угнетающее влияние экстракта вегетативной массы редиса на рост проростков было более слабым: он оказывал депрессивное воздействие на рост корней пшеницы и незначительно повлиял на рост побегов (рис. 4, б). Корневые выделения вегетирующих растений чуфы не оказали значительного воздействия на рост корней пшеницы (рис. 5, а). Достоверного влияния корневых экссудатов чуфы на побеги проростков пшеницы также не наблюдалось (рис. 5, а). Корневые выделения редиса не оказывали достоверного воздействия на рост побегов проростков пшеницы в течение первых 6-ти дней эксперимента, а к 7-му дню экспозиции проявилось их стимулирующее влияние на линейный прирост корней проростков пшеницы.

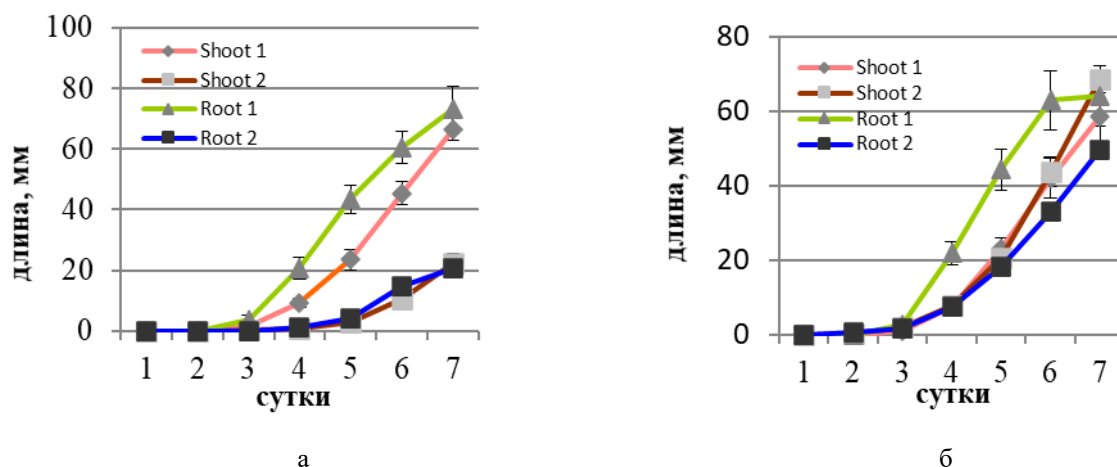


Рис. 4. Рост проростков пшеницы под действием экстракта вегетативной массы растений чуфы (а) и редиса (б): Shoot 1 – рост побегов на H<sub>2</sub>O; Root 1 – рост корней на H<sub>2</sub>O; Shoot 2 – рост побегов на экстракте чуфы (а) и редиса (б); Root 2 – рост корней на экстракте чуфы (а) и редиса (б)

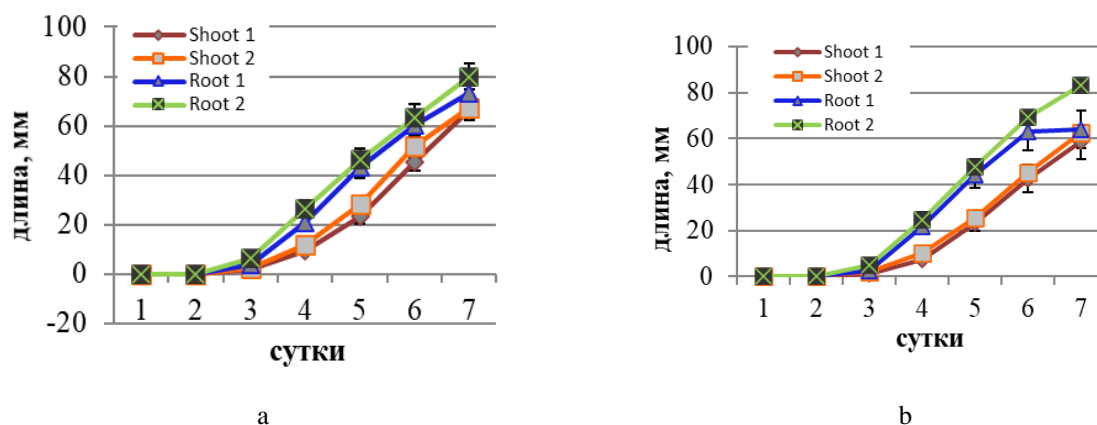


Рис. 5. Рост проростков пшеницы под действием корневых экссудатов растений чufы (а) и редиса (б): Shoot 1 – рост побегов на растворе корневых экссудатов чufы (а) и редиса (б); Root 1 – рост корней на растворе корневых экссудатов чufы (а) и редиса (б); Shoot 2 – рост побегов на H<sub>2</sub>O; Root 2 – рост корней на H<sub>2</sub>O

#### Интенсивность поглощения ионов

Снижение интенсивности прироста биомассы растений, культивируемых на ППС II, при внесении раствора, содержащего корневые экссудаты чufы, позволило предположить, что компоненты раствора могут влиять не только на интенсивность ростовых процессов, но и снижать интенсивность поглощения основных элементов питания (макроэлементов) из питательного раствора. Для изучения причин значительного снижения урожайности растений пшеницы под действием метаболитов чufы периодически в течение всей вегетации пшеницы проводилась оценка влияния ирригационного раствора и экстрактов вегетативной массы чufы на интенсивность поглощения основных элементов питания (калия и азота в форме нитратов) из ирригационного раствора.

#### Поглощение ионов из ирригационного раствора

Результаты анализа интенсивности поглощения ионов из ирригационного раствора растениями,

выращиваемыми на ППС I и ППС II, приведены на рис. 6.

Как видно из представленных графиков, на обоих субстратах интенсивно поглощался нитратный азот, причем концентрация нитратных форм азота изначально была достаточно высокой. Для пшеницы характерна относительно плавная динамика поглощения нитратного азота, приближающаяся к снижению концентрации по экспоненте. При анализе динамики поглощения нитратного азота растениями пшеницы, культивируемыми на ППС I и ППС II, выявлены значительные различия между данными вариантами опыта. Если на ППС I растения пшеницы интенсивно поглощали нитратный азот (рис. 6, график NO<sub>3</sub>, 1), то при культивировании на ППС II, в процессе которого было проведено однократное внесение ирригационного раствора с корневыми экссудатами чufы, отмечено некоторое снижение интенсивности поглощения нитратов (рис. 6, график NO<sub>3</sub>, 2). Возможно, оно было вызвано воздействием корневых экссудатов чufы, поскольку остальные условия культивирования были идентичными.

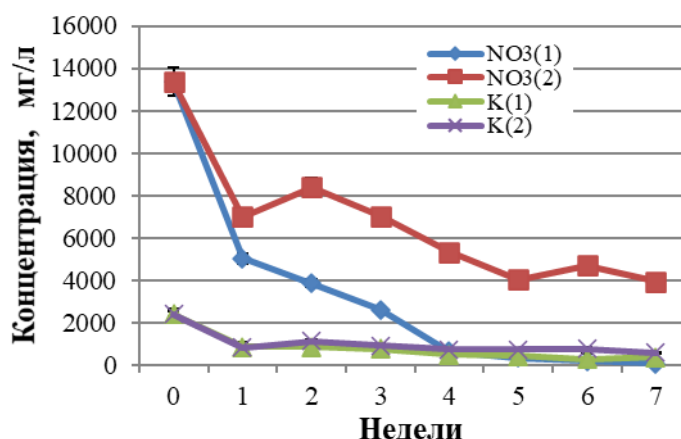


Рис. 6. Интенсивность поглощения растениями пшеницы Л-232 ионов K<sup>+</sup> и NO<sub>3</sub><sup>-</sup> из почвоподобного субстрата: 1 – из ППС I; 2 – из ППС II

### ***Поглощение ионов $K^+$ и нитрат-ионов из модельного раствора***

Для экспериментального подтверждения различий в поглощении ионов под влиянием метаболитов редиса и чуфы был проведен эксперимент с использованием нативного водного экстракта листьев растений чуфы и нативного водного экстракта листьев растений редиса. Изучалось поглощение растениями пшеницы ионов калия и нитрат-ионов из раствора Кнопа с добавлением экстракта листьев чуфы

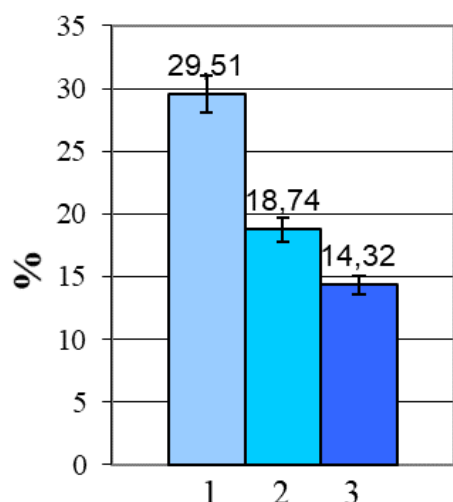


Рис. 7. Поглощение нитрат-ионов растениями пшеницы (в % от исходной концентрации): 1 – из раствора Кнопа; 2 – из раствора Кнопа с экстрактом вегетативной массы редиса; 3 – из раствора с экстрактом вегетативной массы чуфы

и редиса и из раствора Кнопа в контроле на стадии 7-дневных проростков. Оценивалось изменение концентрации ионов  $NO_3^-$  и  $K^+$ . Результаты представлены на рис. 7 и 8.

В ходе проведенного эксперимента установлено ингибирование поглощения нитрат-ионов из раствора Кнопа под действием нативной вытяжки из вегетативной массы редиса и чуфы. На ингибирование поглощения нитрат-ионов корневой системой пшеницы более значительное влияние оказала вытяжка чуфы, ионов калия – вытяжка редиса.

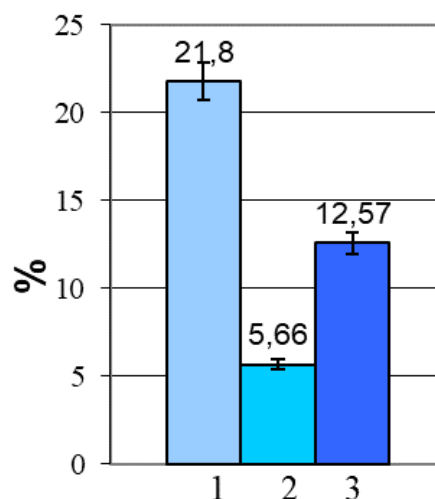


Рис. 8. Поглощение ионов калия растениями пшеницы (в % от исходной концентрации): 1 – из исходного раствора Кнопа; 2 – из раствора Кнопа с экстрактом растений редиса; 3 – из раствора Кнопа с экстрактом вегетативной массы чуфы

### **Выход электролитов**

Еще одним показателем, характеризующим степень повреждающего действия нативных вытяжек из вегетативной массы растений редиса и чуфы, может являться интенсивность истечения электролитов из поврежденных тканей корней пшеницы, являющейся тест-растением. Как известно, истечение электролитов из поврежденных тканей растений является неспецифическим последствием различных повреждающих факторов, действующих на растительные ткани и органы (Iswari, 1989). Концентрация вытяжки из вегетативной массы редиса и вытяжки из вегетативной массы чуфы (действующего фактора) составляла 0,0025% по объему, так же как в экспериментах по изучению поглощения ионов из раствора.

Результаты измерения данного показателя представлены на рис. 9. Из приведенных диаграмм следует, что при внесении в питательный раствор

нативного экстракта чуфы и редиса нарушаются целостность и нормальное функционирование клеточных мембран в тканях корневой системы пшеницы. Это приводит к тому, что экссудация ионов из клеток корня превышает их поглощение, в результате чего происходят нарушение нормальной работы корневой системы и значительное снижение урожайности съедобной биомассы. Это подтверждается результатами прямого измерения количества растворенных частиц (TDS) в деионизированной воде после экспозиции контрольных и поврежденных растений. На рис. 10 приведена диаграмма интенсивности истечения электролитов при измерении концентрации растворенных частиц (TDS) непосредственно в растворе Кнопа. Данный показатель удобен тем, что концентрация растворенных частиц выражается количеством граммов (или миллиграммов) в литре измеряемого раствора.



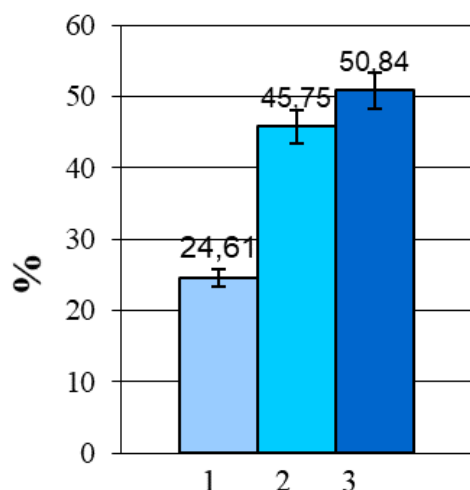


Рис. 9. Истечение электролитов в деионизированную воду при аллелопатическом воздействии вытяжки из вегетативной массы редиса и чуфы. Выход электролитов: 1 –при естественном функционировании корня в растворе Кнопа; 2 – при воздействии экстракта растений редиса; 3 – при воздействии экстракта вегетативной массы чуфы

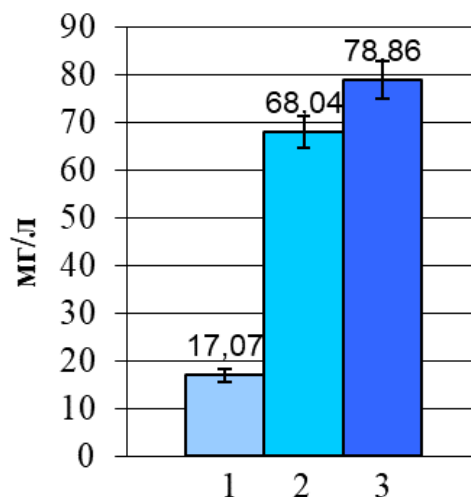


Рис. 10. Истечение электролитов из тканей корня растений пшеницы при увеличении концентрации растворенных частиц (TDS) в деионизированной воде: 1 – в растворе Кнопа; 2 – при воздействии экстракта редиса; 3 – при воздействии экстракта чуфы

## ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении ряда компонентов чуфы, полученных из различных органов и тканей растения, исследователи использовали различные виды экстракции эндогенных соединений, их выделения из смеси фракционирования и очистки. При этом действие аллелопатически активных соединений распространяется на целый ряд функций и систем растительного организма (Chen et al., 2015). Различные по химическому составу аллелопатически активные химические компоненты могут оказывать как специфическое физиологическое действие, характерное для данного соединения, так и вызывать физиологические эффекты при воздействии совокупности соединений разного химического состава (Yoo et al., 2006). Настоящее исследование было направлено на качественную и количественную оценку воздействия суммы метаболитов чуфы и редиса, полученных из вегетативной массы данных растений. Проведенные эксперименты позволили выявить значительную физиологическую активность корневых экссудатов и свежих водных тканевых экстрактов, полученных из вегетативной массы. Исследователи, изучавшие химический состав вегетативной массы и плодов чуфы, обнаружили в экстрактах ее плодов значительное количество фенольных соединений в виде ароматических кислот: феруловой, ванилиновой, пара-гидроксибензойной, паракумаровой и им подобных (Sanches et al., 1973). Установлено, что в масле, содержащемся в плодах чуфы, преобладают жирные кислоты: олеиновая, линолевая, стеариновая, пальмитиновая (Bail et al., 2009). При помощи хроматомасспектрометрии в составе масла обнаружены бензальдегид, бензилацетальдегид, бензиловый спирт, ацетил-

пиррол и значительное количество других ароматических и алифатических соединений (Cantalejo et al., 1997). Кроме того, в масле чуфы обнаружены монотерпеноиды (Kubmarawa et al., 2005). Для редиса характерно наличие цис- и трансизомеров 4-метилтио-3-бутенил-изотиоцианата, содержащихся во всех частях растения и определяющих острый вкус его плодов (Friis, Kjaer, 1966). Другими соединениями, характерными для редиса, являются индолил глюкозинолаты: глюкорабрасцин и 4-метоксиглюкорабрасцин, которые присутствуют в большинстве растений семейства *Brassicaceae*; их концентрация в значительной степени зависит от внешних условий (Schreiner et al., 2002). Кроме того, для редиса также характерны глюкорафанин и глюкорафазатин, содержащие S-C=N группы в своей молекулярной структуре (Castro-Torres et al., 2014). Рядом исследований также подтверждено наличие фенольных соединений в метаболитах редиса. При анализе вторичных метаболитов редиса в их составе обнаружены антоцианы и фенолокислоты: ванилиновая, феруловая, п-гидроксибензойная (Chang et al., 2016). Все указанные соединения обладают значительной физиологической активностью, проявляющейся в ауксин- и гиббереллин-подобном действии и оказывающей влияние на интенсивность клеточных делений, растяжение клеток и формирование тканей растений. Аллелопатическая активность фенольных соединений известна довольно давно (Inderjit et al., 1996). В связи с этим в настоящем исследовании при культивировании растений пшеницы использовался весь пул органических соединений, содержащихся в ирригационном растворе чуфы, без их фракционирования. Снижение интенсивности поглощения нитратов и ионов калия из



ирригационного раствора связано, возможно, с действием фенольных соединений на ферменты метаболизма азота, в частности на нитрат редуктазы. Возможность воздействия фенольных соединений на нитратредуктазу и другие ферменты метаболизма азота ранее установлена другими исследователями (Djanaguiraman et al., 2005). Также причиной снижения интенсивности поглощения могут быть нарушения в работе клеточных мембран, что подтверждается интенсивным истечением электролитов в гипосмотическую среду. В настоящем исследовании снижение интенсивности поглощения нитратов наблюдалось при однократном поливе экспериментальных растений ирригационным раствором, содержащим корневые экссудаты чумы. Различия в поглощении растениями пшеницы ионов калия и нитрат-ионов из раствора Кнопа на стадии 7-дневных проростков были выявлены под воздействием нативного водного экстракта листьев чумы. Установлено, что при внесении экстрактов вегетативной массы чумы значительно снижалось поглощение нитратов за короткое время. Вероятно, снижение поглощения нитрат-ионов под действием метаболитов чумы приводит к снижению общей продуктивности растений пшеницы. Результаты настоящего исследования подтверждают данное предположение: у растений пшеницы, культивируемых на почвоподобном субстрате с однократным поливом в момент появления всходов ирригационным раствором, содержащим корневые экссудаты чумы, показатели продуктивности (сухая масса растения, высота растения и масса 1000 зерен) были значительно ниже, чем у растений, культивируемых в гидропонике на растворе Кнопа и на почвоподобном субстрате без полива

ирригационным раствором с корневыми экссудатами чумы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, внесение в модельный питательный раствор Кнопа водных экстрактов чумы и редиса привело к снижению интенсивности поглощения нитрат-ионов и ионов калия растениями пшеницы. Такой же феномен наблюдался при оценке динамики концентрации указанных ионов в ирригационном растворе в вариантах с культивированием растений пшеницы на почвоподобном субстрате. Кратковременное воздействие коневых экссудатов чумы может оказывать как нейтральное, так и слабое стимулирующее влияние на прорастание зерна пшеницы и рост проростков на ранних этапах развития растений. При этом хроническое воздействие коневых экссудатов чумы на растения пшеницы приводит к значительному снижению их урожайности и изменению морфологических показателей. Угнетающее действие экзометаболитов чумы на растения пшеницы связано, вероятно, с нарушениями транспортных функций мембран клеток корня, проявляющимися в выходе электролитов в гипотоническую среду. Активными компонентами являются фенолокислоты и соединения, подобные мембраноактивным антибиотикам, такие как, например, сенеционин. Экстракты вегетативной массы растений редиса оказывают менее интенсивное воздействие на изученные физиологические показатели.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-14-00599.

## Список литературы

- Гительзон И. И., Ковров Б. Г., Лисовский Г. М., Окладников Ю. Н., Рерберг М. С., Сидько Ф. Я., Терсков И. А. Экспериментальные экологические системы, включающие человека. Проблемы космической биологии. Т. 28. М.: Наука, 1975. 312 с.
- Лисовский Г. М. (ред). Замкнутая система: человек – высшие растения (четырёхмесячный эксперимент). Новосибирск: Наука, 1979. 160 с.
- Шиленко М. П., Калачева Г. С., Лисовский Г. М., Трубачев И. Н. Чума (*Cyperus esculentus*) как источник растительных жиров в замкнутой системе жизнеобеспечения // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1979. Т. 13. № 5. С. 70–74.
- Bail S., Stuebiger G., Unterweger H., Buchbauer G., Krist S. Characterization of volatile compounds and triacylglycerol profiles of nut oils using SPME-GC-MS and MALDI-TOF-MS // Eur. J. Lipid Sci. Technol., 2009, v. 111, pp. 170–182. DOI: 10.1002/ejlt.200800007
- Cantalejo M. J. Analysis of volatile components derived from raw and roasted earth-almond (*Cyperus esculentus* L.) // J. Agric. Food Chem., 1997, v. 45, pp. 1853–1860. DOI: 10.1021/jf960467m
- Castro-Torres I. G., O-Arciniega M., Gallegos-Estudillo J., Naranjo-Rodríguez E. B., Domínguez-Ortíz M. A. *Raphanus sativus* L. var niger as a source of phytochemicals for the prevention of cholesterol callstones // Phytotherapy Res., 2014, v. 28, pp. 167–171. DOI: 10.1002/ptr.4964

- 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, Article 1020. DOI: 10.3389/fpls.2015.01020
- Djanaguiraman M., Sheeba J. A., Durga Devi D., Bangarusamy U. Inhibition of seed germination and growth of blackgram (*Vigna mungo* L. Hepper) due to oxidative damage as induced by phenolic compounds. *Tropical Agricultural Res.*, 2005, v. 17, pp. 203–213.
- Drost D. C., Doll J. The Allelopathic effect of yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) on corn (*Zea mays*) and soybeans (*Glycine max*). *Weed Science.*, 1980, v. 28, pp. 229–233. DOI: 10.1017/S004317450005517X
- Friis P., Kjaer A. 4-methylthio-3-butenil isothiocyanate, the pungent principle of radish root // *Acta Chem.Scand.*, 1966, v. 20, pp. 698–705. DOI: 10.3891/acta.chem.scand.20-0698
- Gitelson I. I., Terskov I. A., Kovrov B. G., Lisovskii G. M., Okladnikov Yu. N., Sid'ko F. Ya., Trubachev I. N., Shilenko M. P., Alekseev S. S., Pan'kova, I. M., Tirranen L. S. Long-term experiments on man's stay in biological life support system // *Adv. Space Res.*, 1989, v. 9, pp. 65–71. DOI: 10.1016/0273-1177(89)90030-6
- Grodzinsky A. M. 1982. Evolutionary problems of the chemical interaction among plants. // *Evolution and environment* / Ed. by Novak Y. J. A., Mlikovsky J. CSAV. Praha, 1982, pp. 133–143.
- Inderjit Plant phenolics in allelopathy // *The Botanical Review*, 1996, v. 62, pp. 186–202. DOI: 10.1007/BF02857921
- Inderjit, Wardle D. A., Karban R., Callaway R. M. The ecosystem and evolutionary context of allelopathy // *Trend in Ecology and Evolution*, 2011, v. 26, pp. 655–662. DOI: 10.1016/j.tree.2011.08.003
- Iswari S., Palta J. P. Plasma membrane ATPase activity following reversible and irreversible freezing injury // *Plant Physiology*, 1989, v. 90, pp. 1088–1095. DOI: 10.1104/pp.90.3.1088
- Itami T., Nakahata Y., Kato-Nagushi H. Allelopathic activity of some herb plant species // *International Journal of Agriculture and Biology*, 2013, v. 15, no. 6, pp. 1359–1362.
- Kelton J., Price A. J., Mosjidis J. Allelopathic weed suppression through the use of cover crop. // *Weed Control* / Ed. by Dr. A. J. Price, 2012, pp. 115–130. DOI: 10.5772/34196.
- Kubmarawa D., Ogunwande I. A., Okorie D. A., Olawore N. O., Kasali A. A. Chemical constituents of the volatile oil of *Cyperus esculentus* L. from Nigeria // *Flavour Fragr. J.*, 2005, v. 20, pp. 640–641. DOI: 10.1002/ffj.1517
- Molish, H. 1937. *Der Einfluss einer Pflanzen auf die andere Allelopathie*. Jena. Gustav Fisher Verlag, 1937. 106 p.
- Park Ch. H., Baskar T. B., Park S. Y., Kim S. J., Arasu M. V., Al-Dhabi N. A., Kim J. K., Park S. U. Metabolic Profiling and Antioxidant Assay of Metabolites from Three Radish Cultivars (*Raphanus sativus*) // *Molecules*, 2016, v. 21, no. 2, 157 p. DOI: 10.3390/molecules21020157.
- Sanches Tames R., Gesto M. D. V., Vietez E. Growth substances isolated from tubers of *Cyperus esculentus* var. *aureus*. // *Physiologia Plantarum*, 1973, v. 28, pp. 195–200. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1973.tb01175.x.
- Schreiner M., Huyskens-Keil S., Peters P., Schonhof I., Krumbein A., Widell S. 2002. Seasonal climate effects on root colour and compounds of red radish. *J. Sci. Food Agric.*, 2002, v. 82, pp. 1325–1333. DOI: 10.1002/jsfa.1189
- Tikhomirov A. A., Kudenko Yu. A., Ushakova S. A., Tirranen L. S., Gribovskaya I. V., Gros J.-B., Lasseur Ch. Use of human wastes oxidized to different degrees in cultivation of higher plants on the soil-like substrate intended for closed ecosystem. // *Adv. Space Res.*, 2010, v. 46, pp. 744–750. DOI: 10.1016/j.asr.2010.02.024.
- Usuah P. E., Udoms G. N., Edem I. D. Allelopathic effect of some weeds on the germination of seeds of selected crops grown in Akwa Ibom State, Nigeria // *World Journal of Agricultural Research*, 2013, v. 1 (4), pp. 59–64. DOI: 10.12691/wjar-1-4-3.
- Yoo M. H., Kwon Y. J., Son K. C., Kays S. J. Efficacy of indoor plants for the removal of single and mixed volatile organic pollutants and physiological effects of the volatiles on the plants // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 2006, v. 131, pp. 452–458. DOI: 10.21273/JASHS.131.4.452.
- Zolotukhin I. G., Tikhomirov A. A., Kudenko Y. A., Gribovskaya I. V. Biological and physicochemical methods for utilization of plant wastes and human exometabolites for increasing internal cycling and closure of life support systems // *Adv. Space Res.*, 2005, v. 35, pp. 1559–1562. DOI: 10.1016/j.asr.2005.01.006.

## References

- Gitel'zon I. I., Kovrov B. G., Lisovskii G. M., Orladnikov Yu. N., Rerberg M. S., Sid'ko F. Ia., Terskov I. A. Eksperimental'nie ekologicheskie sistemi, vkluchaiushchie cheloveka. [Experimental ecological systems with humans] // *Problemy kosmicheskoi biologii*, t. 28, Moscow: Nauka, 1975. 312 p.
- Lisovskii G. M. (red). *Zamknutaia sistema: chelovek – visshee rastenie (chetirekhmesiachnii eksperiment)* [Closed system: man-higher plants (four-month experiment)] Novosibirsk: Nauka, 1979. 160 p.
- Shilenko M. P., Kalacheva G. S., Lisovskii G. M., Trubachev. Chufa (*Cyperus esculentus*) kak istochnik rastitelnykh zhirov v zamknutoi sisteme zhizneobespecheniia [Chufa (*Cyperus esculentus*) as a source of vegetable fat in sealed life-support system] // *Kosmicheskaiia Biologia i Aviakosmicheskaiia Meditsina*, 1979, v. 13, no 5, pp. 70–74.
- Bail S., Stuebiger G., Unterweger H., Buchbauer G., Krist S. Characterization of volatile compounds and triacylglycerol profiles of nut oils using SPME-GC-MS and MALDI-TOF-MS // *Eur. J. Lipid Sci. Technol.*, 2009, v. 111, pp. 170–182. DOI: 10.1002/ejlt.200800007.

- Cantalejo M. J. Analysis of volatile components derived from raw and roasted earth-almond (*Cyperus esculentus* L.) // J. Agric. Food Chem., 1997, v. 45, pp. 1853–1860. DOI: 10.1021/jf960467m
- Castro-Torres I. G., O-Arciniega M., Gallegos-Estudillo J., Naranjo-Rodríguez E. B., Domínguez-Ortíz M. A. *Raphanus sativus* L. var *niger* as a source of phytochemicals for the prevention of cholesterol callstones // Phytotherapy Res., 2014, v. 28, pp. 167–171. DOI: 10.1002/ptr.4964
- 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, Article 1020. DOI: 10.3389/fpls.2015.01020.
- Djanaguiraman M., Sheeba J. A., Durga Devi D., Bangarusamy U. Inhibition of seed germination and growth of blackgram (*Vigna mungo* L. Hepper) due to oxidative damage as induced by phenolic compounds. Tropical Agricultural Res., 2005, v. 17, pp. 203–213.
- Drost D. C., Doll J. The Allelopathic effect of yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) on corn (*Zea mays*) and soybeans (*Glycine max*). Weed Science., 1980, v. 28, pp. 229–233. DOI: 10.1017/S004317450005517X
- Friis P., Kjaer A. 4-methylthio-3-butenyl isothiocyanate, the pungent principle of radish root // Acta Chem.Scand., 1966, v. 20, pp. 698–705. DOI: 10.3891/acta.chem.scand.20-0698
- Gitelson I. I., Terskov I. A., Kovrov B. G., Lisovskii G. M., Okladnikov Yu. N., Sid'ko F. Ya., Trubachev I.N., Shilenko M. P., Alekseev S.S., Pan'kova, I.M., Tirranen L.S. Long-term experiments on man's stay in biological life support system // Adv. Space Res., 1989, v. 9, pp. 65–71. DOI: 10.1016/0273-1177(89)90030-6
- Grodzinsky A.M. 1982. Evolutionary problems of the chemical interaction among plants. // Evolution and environment / Ed. by Novak Y. J. A., Mlikovsky J. CSAV. Praha, 1982, pp. 133–143.
- Inderjit Plant phenolics in allelopathy // The Botanical Review, 1996, v. 62, pp. 186–202. DOI: 10.1007/BF02857921
- Inderjit, Wardle D. A., Karban R., Callaway R. M. The ecosystem and evolutionary context of allelopathy // Trend in Ecology and Evolution, 2011, v. 26, pp. 655–662. DOI: 10.1016/j.tree.2011.08.003
- Iswari S., Palta J. P. Plasma membrane ATPase activity following reversible and irreversible freezing injury // Plant Physiology, 1989, v. 90, pp. 1088–1095. DOI:10.1104/pp.90.3.1088
- Itami T., Nakahata Y., Kato-Nagushi H. Allelopathic activity of some herb plant species // International Journal of Agriculture and Biology, 2013, v. 15, no. 6, pp. 1359–1362.
- Kelton J., Price A. J., Mosjidis J. Allelopathic weed suppression through the use of cover crop. // Weed Control / Ed. by Dr. A. J. Price, 2012, pp. 115–130. DOI: 10.5772/34196.
- Kubmarawa D., Ogunwande I. A., Okorie D. A., Olawore N. O., Kasali A. A. Chemical constituents of the volatile oil of *Cyperus esculentus* L. from Nigeria // Flavour Fragr. J., 2005, v. 20, pp. 640–641. DOI: 10.1002/ffj.1517.
- Molish, H. 1937. Der Einfluss einer Pflanzen auf die andere Allelopathie. Jena. Gustav Fisher Verlag, 1937. 106 p.
- Park Ch. H., Baskar T. B., Park S. Y., Kim S. J., Arasu M. V., Al-Dhabi N. A., Kim J. K., Park S. U. Metabolic Profiling and Antioxidant Assay of Metabolites from Three Radish Cultivars (*Raphanus sativus*) // Molecules, 2016, v. 21, no. 2, 157 p. DOI:10.3390/molecules21020157.
- Sanches Tames R., Gesto M. D. V., Vietez E. Growth substances isolated from tubers of *Cyperus esculentus* var. *aureus*. // Physiologia Plantarum, 1973, v. 28, pp. 195–200. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1973.tb01175.x.
- Schreiner M., Huyskens-Keil S., Peters P., Schonhof I., Krumbein A., Widell S. 2002. Seasonal climate effects on root colour and compounds of red radish. J. Sci. Food Agric., 2002, v. 82, pp. 1325–1333. DOI: 10.1002/jsfa.1189
- Tikhomirov A.A., Kudenko Yu.A., Ushakova S.A., Tirranen L.S., Gribovskaya I.V., Gros J.-B., Lasseur Ch. Use of human wastes oxidized to different degrees in cultivation of higher plants on the soil-like substrate intended for closed ecosystem. // Adv. Space Res., 2010, v. 46, pp. 744–750. DOI: 10.1016/j.asr.2010.02.024.
- Usuah P. E., Udoms G. N., Edem I. D. Allelopathic effect of some weeds on the germination of seeds of selected crops grown in Akwa Ibom State, Nigeria // World Journal of Agricultural Research, 2013, v. 1 (4), pp. 59–64. DOI: 10.12691/wjar-1-4-3.
- Yoo M. H., Kwon Y. J., Son K. C., Kays S. J. Efficacy of indoor plants for the removal of single and mixed volatile organic pollutants and physiological effects of the volatiles on the plants // J. Amer. Soc. Hort. Sci., 2006, v. 131, pp. 452–458. DOI: 10.21273/JASHS.131.4.452.
- Zolotukhin I. G., Tikhomirov A. A., Kudenko Y. A., Gribovskaya I. V. Biological and physicochemical methods for utilization of plant wastes and human exometabolites for increasing internal cycling and closure of life support systems // Adv. Space Res., 2005, v. 35, pp. 1559–1562. DOI: 10.1016/j.asr.2005.01.006.