

## АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ ЛИСТОВОГО ОПАДА *Betula pendula* НА НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА *Rumex aquaticus*

© 2020 г. Е. Г. Крылова<sup>а, \*</sup>, Э. В. Гарин<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

\*e-mail: [panova@ibiw.ru](mailto:panova@ibiw.ru)

Поступила в редакцию 27.08.2019 г.

После доработки 24.12.2019 г.

Принята к публикации 28.01.2020 г.

В лабораторных условиях изучено аллелопатическое влияние вытяжки из листового опада *Betula pendula* Roth на начальные этапы онтогенеза (прорастание семян, рост и развитие проростков) *Rumex aquaticus* L. Выявлено достоверное уменьшение всхожести семян в 1.5–36.3 раза в зависимости от концентрации вытяжки. Изменение коэффициента ингибирования подтвердило фитотоксичность исследованного экстракта. Угнетающее действие вытяжки в концентрации  $\geq 50\%$  контроля на проростки проявилось в снижении морфометрических показателей подземной (корневой системы и гипокотыля) и надземной (семядоли) частей проростков.

**Ключевые слова:** аллелопатическое влияние, листового опад, коэффициент ингибирования, начальные этапы онтогенеза, *Rumex aquaticus*

**DOI:** 10.31857/S0320965220040117

Листовой опад древесных растений играет важную роль в формировании наземных и водных фитоценозов, оказывая действие на прорастание семян, рост и развитие проростков формирующих их видов (Коношина и др., 2014; Anser et al., 2015; Debnath et al., 2017). Аллелохимические вещества (фенолы, алкалоиды, флавоноиды, углеводы и аминокислоты) накапливаются в листьях, которые относятся к метаболически наиболее активным органам (Jabran, Fargoq, 2012; Regiosa et al., 2013). В стареющих листьях при подготовке к листопаду происходит накопление, в первую очередь, фенольных производных, проявляющих свойства природных ингибиторов (Запрометов, 1993; Коношина и др., 2014). Они могут тормозить прорастание семян, а также влияют на ряд экологических функций, связанных с взаимоотношением растений с другими организмами (Carvalho et al., 2015; Uddin et al., 2014).

По данной проблеме имеются работы, однако исследования проводят в основном на сельскохозяйственных культурах (Callaway, Ridenour, 2004; Wardani et al., 2018). Нами в качестве объекта для изучения выбран шавель водный *Rumex aquaticus* L., многолетний гигрогеллофит, широко распространённый в средней полосе Европейской части России, произрастающий по берегам водоемов и на заболоченных лугах. *Betula pendula* Roth является наиболее часто встречающимся видом по бе-

регам естественных и искусственных водоемов в лесных участках средней полосы Европейской части России.

Цель работы – выяснить, оказывает ли экстракт листьев *Betula pendula* Roth аллелопатическое действие на прорастание семян, рост и развитие проростков *Rumex aquaticus*.

Проращивание семян шавеля водного проводили в лабораторных условиях. Для эксперимента собирали свежий листового опад березы, в емкость объемом 10 л помещали 3 кг листьев и заливали шестью литрами воды из пруда на 24 ч. Затем фильтровали вытяжку и разбавляли чистой прудовой водой до концентраций 25, 50, 75 и 100%, согласно работам (Anser et al., 2015; Debnath et al., 2017). Предварительно проверенные на всхожесть семена помещали по 50 шт. в чашки Петри на увлажненную вытяжкой из опада фильтровальную бумагу при температуре 20–25°C. В контроле использовали воду из пруда, на мелководье которого произрастал *R. aquaticus*. Полив семян свежеприготовленной вытяжкой осуществляли ежедневно. Опыты проводили в пяти повторностях при освещенности 3200 лк и фотопериоде 9/15 (свет/темнота, ч). Эксперимент длился 15 сут. Пропорции времени от начала эксперимента до момента прорастания (лаг-время), период прорастания – время, в течение которого семена прорастали, лабораторную всхожесть – процент пророс-

**Таблица 1.** Изменение коэффициента ингибирования прорастания семян *Rumex aquaticus* при повышении концентрации раствора вытяжки листового опада

Концентрация раствора, %	Всхожесть семян, %	Коэффициент ингибирования
Контроль	80.0	
25	53.3	1.50
50	14.5	5.52
75	6.7	11.94
100	2.2	36.36

ших семян в конце эксперимента и коэффициент ингибирования ( $K_{\text{ing}}$ ), который вычисляли по соотношению числа проросших семян в контроле ( $N_k$ ) к числу проросших семян в опыте ( $N_{\text{exp}}$ ):  $K_{\text{ing}} = N_k/N_{\text{exp}}$  (Чеснокова и др., 2016). У проростков (по 20 штук из вариантов, в которых они развивались) измеряли длину главного и количество придаточных корней, длину гипокотила, длину и ширину семядолей. Данные представлены в виде средних и их стандартных отклонений ( $x \pm SE$ ). Достоверность различий величин оценивали по  $t$ -критерию Стьюдента при уровне значимости  $p \leq 0.05$ .

**Аллелопатическое влияние вытяжки листового опада на прорастание семян.** Семена шавеля водного имели высокую всхожесть в контроле. В опытных вариантах на начальном этапе они одновременно прорастали при низких концентрациях вытяжки. Однако при возрастании концентрации вытяжки увеличивалось лаг-время на 1–3 сут, период прорастания удлинялся на 2 сут. Достоверное изменение всхожести семян по сравнению с контрольными значениями отмечали во всех вариантах, она уменьшалась с 80% в контроле до 2%

при концентрации вытяжки листьев 100%. Соответственно, фитотоксичность вытяжки листового опада, оцениваемая по коэффициенту ингибирования прорастания семян, возрастала (табл. 1).

**Аллелопатическое влияние вытяжки листового опада на развитие проростков.** Проростки шавеля развивались при концентрациях 25 и 50% вытяжки. При концентрациях 75 и 100% отмечено только проклеивание корешком оболочки семени. Наибольшее аллелопатическое влияние вытяжка оказала на корневую систему (табл. 2). Длина главного корня уменьшалась в 1.2–2.1 раза, достоверные различия его длины по сравнению с контрольными значениями отмечали при 50% вытяжки, по количеству придаточных корней – при 25 и 50%. В контроле придаточные корни развивались у 90% проростков в количестве 2–3 шт. При использовании вытяжки уменьшалось количество проростков, имеющих придаточные корни, и общее количество корней у одного растения. Длина гипокотила достоверно не отличалась от контрольных значений, однако уменьшалась при концентрации 50% вытяжки, длина и ширина семядолей достоверно уменьшались при 25 и 50% вытяжки.

Аллелопатическое подавление может включать взаимодействие различных классов химических веществ, избыточное или недостаточное количество которых прерывает любую биохимическую реакцию и нарушает завершение процесса (Srivastava et al., 2017). Прорастание семян представляет собой сложный процесс, сопровождающийся биохимическими, физиологическими и морфологическими изменениями в определенной последовательности. Изменения лаг-времени и периода прорастания в нашем исследовании свидетельствуют о влиянии вытяжки из листового опада уже на стадии набухания семян.

**Таблица 2.** Аллелопатическое влияние веществ листового опада на морфометрические показатели проростков *Rumex aquaticus*

Показатель	Концентрация вытяжки, %		
	0	25	50
Длина главного корня, мм	19.8 ± 1.2	16.9 ± 1.4	9.7 ± 1.9*
Количество придаточных корней, шт.	2.0 ± 0.3 (225)	0.8 ± 0.2* (50)	0.2 ± 0.1* (5)
Длина гипокотила, мм	7.9 ± 0.4	7.9 ± 0.3	6.9 ± 0.6
Длина семядоли, мм:			
первой	10.1 ± 0.5	8.6 ± 0.4*	6.3 ± 0.5*
второй	9.7 ± 0.5	8.1 ± 0.5*	5.9 ± 0.4*
Ширина семядоли, мм:			
первой	2.4 ± 0.2	1.9 ± 0.1*	1.3 ± 0.1*
второй	2.3 ± 0.1	1.9 ± 0.1*	1.3 ± 0.1*

Примечание. В скобках – количество проростков с придаточными корнями. При концентрации 75 и 100% проростки не развивались.

\* Достоверные различия с контролем (%).

Рядом исследователей показано, что листовая опад *Betula pendula* содержит фенольные соединения: флавоноидный рутин и хлорогеновые кислоты (Bijaji et al., 2016). Они уменьшают прорастание семян путем ингибирования активности  $\alpha$ -амилазы (Uddin et al., 2014). Подобное действие фенольных соединений обнаружено при влиянии листового опада *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) (Uddin et al., 2017). Выявлена связь между прорастанием и  $\alpha$ -амилазной активностью *Lactuca sativa* L. и *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. (Roopraiboonpirat et al., 2013). Эффект угнетения прорастания семян вытяжкой из листового опада березы наблюдали в наших экспериментах, предположительно, по той же причине. Процесс прорастания у *Rumex aquaticus*, судя по коэффициенту ингибирования, значительно угнетался, снижение всхожести семян было достоверным.

Отмечено, что ингибирующий эффект более выражен при высоких концентрациях экстракта (Debnath et al., 2017). Подобное действие вытяжки листового опада зарегистрировано и в наших опытах – всхожесть *R. aquaticus* при 100% концентрации экстракта уменьшалась в 36.3 раза по сравнению с контролем и значительно больше, чем при меньших концентрациях. Это может быть связано с присутствием большого количества фитотоксических веществ в вытяжке, которые высвобождались во время экстракции.

Тот факт, что проростки *R. aquaticus* развивались только при 25 и 50% концентрации экстракта, свидетельствует о чувствительности данного вида. При развитии проростков вытяжка наибольшее действие оказывала на корневую систему, первой испытывающей ее фитотоксичность. Длина главного корня достоверно отличалась от контроля при всех концентрациях экстракта. Возможно, это связано с изменением проницаемости клеточных мембран и нарушением процессов роста и растяжения клеток корня. При этом изменялось и количество придаточных корней. В работе Борелла и др. (Borella et al., 2009) также показано, что корни *Lactuca sativa* более чувствительны, чем наземная часть, к действию аллелопатических экстрактов. Значительного аллелопатического влияния на гипокотиль нами не обнаружено.

Надземная часть *Rumex aquaticus* в меньшей степени реагировала на влияние вытяжки листового опада. Механизм угнетения роста растений фенолом связан не только с изменением проницаемости мембран, но и с ингибированием поглощения питательных веществ, влияющих на синтез эндогенных растительных гормонов, активность ферментов, процессы фотосинтеза и синтеза белка, а также с замедлением деления и удлинения клеток (Wardani et al., 2018). Это свидетельствует о том, что аллелохимические вещества частично водорастворимы и могут выщелачиваться из тканей

(Zaller, 2006). Предполагается, что увеличение фенолов приводит к образованию реактивных видов кислорода. В свою очередь, увеличение образования реактивных форм кислорода вызывает окислительный стресс, который препятствует прорастанию и росту растений (Li et al., 2010).

**Выводы.** Выявлен ингибирующий эффект вытяжки листового опада *Betula pendula* на начальные этапы онтогенеза *Rumex aquaticus*. Фитотоксичность исследованного экстракта проявилась в уменьшении всхожести семян, снижении морфологических показателей корневой системы и надземной части проростков.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственной темы Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (№ АААА-А18-118012690099-2 “Растительный покров водоемов и водотоков России: структура и динамика”).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Zaller, 2006). Предполагается, что увеличение фенолов приводит к образованию реактивных видов кислорода. В свою очередь, увеличение образования реактивных форм кислорода вызывает окислительный стресс, который препятствует прорастанию и росту растений (Li et al., 2010).
- Выводы.** Выявлен ингибирующий эффект вытяжки листового опада *Betula pendula* на начальные этапы онтогенеза *Rumex aquaticus*. Фитотоксичность исследованного экстракта проявилась в уменьшении всхожести семян, снижении морфологических показателей корневой системы и надземной части проростков.
- ФИНАНСИРОВАНИЕ**
- Исследование выполнено в рамках государственной темы Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (№ АААА-А18-118012690099-2 “Растительный покров водоемов и водотоков России: структура и динамика”).
- СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**
- Zaprometov M.H. 1993. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. Москва: Наука.
- Коношина С.Н., Хилкова Н.Л., Прудникова Е.Г. 2014. Аллелопатическая активность листового опада древесных растений Орловской области // Уч. записки Орловс. гос. ун-та. Т. 3. № 59. С. 152.
- Чеснокова С.М., Савельев О.В., Губская С.В. 2016. Оценка фитотоксичности и ферментативной активности почв городских ландшафтов, загрязненных тяжелыми металлами (на примере города Судогда) // Усп. совр. естествознан. № 2. С. 187.
- Anser A., Nasir A., Maqbool M.M. et al. 2015. Influence of soil applied moringa leaf extract on vegetative growth of *Cyperus rotundu* // Asian J. Agricult. Biol. V. 3. № 2. P. 79.
- Bijaji K., Šoštari N., Petlevski R. et al. 2016. Effect of *Betula pendula* Leaf Extract on  $\alpha$ -Glucosidase and Glutathione Level in Glucose-Induced Oxidative Stress // J. Evidence-Based Complementary Altern. Med. № 3. P. 1. <https://doi.org/10.1155/2016/8429398>
- Borella J., Wandscheer A.C.D., Bonatti L.C., Pastorini L.H. 2009. Efeito alelopatico de extratos aquosos de *Persea americana* Mill. sobre *Lactuca sativa* L. // Revista Brasileira de Biociencias. Porto Alegre. V. 7. № 3. P. 260.
- Callaway R.M., Ridenour W.M. 2004. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 2. № 8. P. 436. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002)
- Carvalho F.P., Melo C.A.D., Machado M.S. et al. 2015. The Allelopathic Effect of Eucalyptus Leaf Extract on Grass Forage Seed // Planta Daninha. № 33. P. 193. <https://doi.org/10.1590/0100-83582015000200004>
- Debnath G., Das P., Saha A.K. 2017. Allelopathic effect of *Clerodendrum infortunatum* L. leaf extract on seed germination and seedling growth of some agricultural crops of Tripura, India // Int. Res. J. of Pharm. V. 8. № 1. P. 46. <https://doi.org/10.7897/2230-8407.08019>

- Jabran K., Farooq M. 2012. Implications of potential allelopathic crops in agricultural systems // *Allelopathy: Current Trends and Future Applications*. P. 349. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-30595-5\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-642-30595-5_15)
- Li Z.H., Qiang W., Xiao R. 2010. Phenolic and Plant Allelopathy // *Molecules*. V. 15. № 12. P. 8933. <https://doi.org/10.3390/molecules15128933>
- Poonpaiboonpipat T., Pangnakorn U., Suvunnamek U. et al. 2013. Phytotoxic effects of essential oil from *Cymbopogon citratus* and its physiological mechanisms on barnyardgrass (*Echinochloa crusgalli*) // *Ind. Crops Prod.* № 41. P. 403. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.04.057>
- Regiosa M., Gomes A.S., Ferreira A.G., Borghetti F. 2013. Allelopathic research in Brazil // *Acta Botan. Brasilica*. V. 27. № 4. P. 629. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400001>
- Srivastava J.N., Ghatak A., Kumar A. 2017. Allelopathy: How plants suppress other plants // *Singh Rashtriya Krishi*. V. 12. № 1. P. 103. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16199.19361>
- Uddin M.N., Robinson R.W., Caridi D. 2014. Phytotoxicity induced by *Phragmites australis*: an assessment of phenotypic and physiological parameters involved in germination process and growth of receptor plant // *J. Plant Interact.* V. 9. № 1. P. 338. <https://doi.org/10.1080/17429145.2013.835879>
- Uddin M.N., Robinson R.W., Bultjens A. et al. 2017. Role of allelopathy of *australis* in its invasion processes // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* № 486. P. 237. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.10.016>
- Wardani D.K., Darmanti S., Budihastuti R. 2018. Allelochemical effect of *Ageratum conyzoides* L. leaf extract on Soybean [*Glycine max* (L.) Merr. cv Grobogan] growth // *J. Physics*. № 1025. P. 1. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1025/1/012044>
- Zaller J.G. 2006. Allelopathic effects of *Rumex obtusifolius* leaf extracts against native grassland species // *J. Plant Diseases and Protection Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz Special*. № 20. P. 463.

## Allelopathic Influence of *Betula pendula* Roth Sheet Deposit on the Initial Stages of *Rumex aquaticus* L. Ontogenesis

E. G. Krylova<sup>1,\*</sup> and E. V. Garin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*  
*\*e-mail: panova@ibiw.ru*

In laboratory conditions, the allelopathic effect of extracts from leaf litter *Betula pendula* on the initial stages of ontogenesis (seed germination, growth and development of seedlings) of *Rumex aquaticus* was studied. A significant decrease in laboratory germination by 1.5–36.3 times depending on the concentration of the extract was noted. A change in the coefficient of inhibition confirmed the phytotoxicity of the investigated extract. The inhibitory effect on the seedlings was manifested in a decrease in the morphometric parameters of both the underground (root system and hypocotyl) and the aboveground (cotyledon) parts of the seedlings.

**Keywords:** allelopathic effect, leaf litter, inhibition coefficient, initial stages of ontogenesis, *Rumex aquaticus*