

Аллелопатия: теоретические и прикладные аспекты использования

Аннотация. Рассмотрена химическая природа аллелопатических веществ, пути их поступления и механизмы трансформации в окружающей среде. Показана роль аллелопатических веществ в экосистемах. Приведены фундаментальные и прикладные направления развития исследований в области аллелопатии.

Ключевые слова: аллелопатические вещества, биофунгициды, механизмы проявления аллелопатии.

Аллелопатия – процесс, включающий вторичные метаболиты, производимые растениями, водорослями, бактериями и грибами, которые влияют на рост и развитие сельскохозяйственных и биологических систем.

Мы сталкиваемся с этим явлением при выращивании комнатных растений, которые плохо «соседствуют» друг с другом. Например, комнатные розы не совместимы с гвоздиками, а citrusовые растения плохо сочетаются с лавром. «Отношения» растений друг к другу учитывают и при составлении букетов, так как неверно составленная композиция сокращает срок их свежести. Между тем, явление аллелопатии выходит далеко за рамки комнатных растений, о чём свидетельствует определение выше.

Несмотря на сравнительную молодость аллелопатии как направления (термин «аллелопатия» появился только в 1937 году, а современное значение приобрел в 1996 году), первые упоминания об угнетении одного растения другим встречались давно. Теофраст, ученик Аристотеля впервые описал ингибирующее влияние мари белой на люцерну. Разумеется, этого недостаточно для того, чтобы считать данный момент точкой зарождения аллелопатии как науки. Тем не менее, потребовалось больше 2 000 лет для того, чтобы направление аллелопатии оформилось в самостоятельное. Для понимания того, с чем это связано, ответим на ряд вопросов.

Первый из них заключается в том, каков химический состав аллелопатических соединений? Выделяют 14 классов соединений, обладающих аллелопатической активностью:

1. простые водорастворимые органические кислоты, спирты с неразветвленной цепью, алифатические альдегиды и кетоны
2. простые ненасыщенные лактоны
3. жирные кислоты с длинной цепью
4. нафтохиноны, антрахиноны и сложные хиноны
5. терпеноиды и стероиды
6. простые фенолы, бензойная кислота и их производные
7. коричная кислота и ее производные
8. кумарины
9. флавоноиды
10. танины
11. аминокислоты и полипептиды
12. алколоиды и циангидрины
13. сульфиды и гликозиды горчичного масла
14. пурины и нуклеозиды

Создается впечатление, что при наличии такого разнообразия соединений исследования в области аллелопатии должны развиваться с ошеломляющей скоростью: соединений много, поэтому можно ставить опыты по принципу «выделить аллелопатическое соединение – проверить его влияние на выбранный организм». Однако каждый из 14 классов, представленных выше, включает сотни и тысячи соединений, обладающих биологической активностью. Известно не менее 10 000 аллопатических веществ, а существование ещё 400 000 только предполагается.

Какие сложности из этого вытекают? Вы исследователь и хотите изучить влияние одного растения на другое. Как поступите? Один из вариантов заключается в определении аллелопатических веществ, выделяемых корнями растений, произрастающих на песке, который не будет закреплять эти соединения (рис. 1). В ходе экспериментов вы установили, что

растение А при длительном совместном произрастании на песке с растением Б замедляет его развитие. Вы извлекли корневые выделения растения А и химическими методами определили в них 25 веществ.



Рис. 1. Схема проведения опытов по оценке влияния аллелотоксинов на растения.

Можно ли считать работу на этом законченной?

Нет. Потому что характер взаимодействия между этими веществами остается неизвестным. Ниже приведены варианты взаимодействия соединений в смеси:

- 1) Токсичные вещества в смеси усиливают влияние друг друга.
- 2) Нетоксичное соединение усиливает действие токсичных.
- 3) Два нетоксичных вещества при взаимодействии образуют токсичные вещества.
- 4) Вещества ослабляют негативные эффекты друг друга.

В подобных условиях предсказать эффект от совместного влияния веществ в смеси практически невозможно.

Однако трудности исследования аллелопатических веществ на этом не заканчиваются, так как в зависимости от условий аллелопатические вещества поступают в окружающую среду путем:

- Испарение.
- Выщелачивание.
- Выделение корнями.

- Выделение микроорганизмами.
- Разложение растительных остатков в почвах.

Например, гидроксифенилуксусная кислота, образующаяся в почве в ходе разложения остатков риса, проявляет фитотоксический эффект на рост корешков семян риса при концентрациях до 25 ppm (0,025 г/л).

Вернёмся к нашей схеме с растениями А и Б (рис. 1). Пути поступления веществ в среду могут обуславливать их биологическую активность. Ввиду того, что различные части растений выполняют разнообразные функции, соотношение аллелопатических веществ в них также отличается. Это необходимо учитывать при рассмотрении аллелопатических эффектов. Например, исследование разложения растительных остатков в засушливых условиях и связанное с этим выделение аллелопатических веществ может оказаться нецелесообразным ввиду низкой скорости их переработки из-за дефицита воды.

Побывав на месте исследователя и оценив сложности изучения аллелопатических веществ, посмотрим на аллелопатию со стороны растения. Вы – растение и ведете прикрепленный образ жизни. Всё негативное, что происходит поблизости, влияет на ваше развитие. Вы не можете убежать от этого стресса. Остается только адаптироваться. Как? Например, замедлить собственный метаболизм, чтобы переждать стресс и нормализовать его, когда ситуация улучшится. Это первый фактор выделения аллелопатических веществ.

Будучи растением, вы делите жизненное пространство и, соответственно, ресурсы с другими видами. При недостатке этих ресурсов аллелопатические вещества могут быть выделены растением для повышения доступности закрепленных в почвах питательных элементов, или подавления конкурента. Причем, конкуренция может быть не только межвидовая, но и внутривидовая. В этом случае аллелопатические вещества могут выступать в роли сигнальных молекул, показывая другим растениям, что это место уже «занято». Таким образом происходит контроль плотности популяции.

В качестве примера можно привести распространенный в средней полосе России люпин (рис. 2), который развивает пучки корешков в условиях недостатка фосфора. Эти пучки выделяют в среду цитраты (анион лимонной кислоты), которые понижают pH почвенной среды вокруг корней, в результате чего улучшается доступность фосфатов железа и марганца.



Рис. 2. Люпин белый и формула выделяемого им цитрата (аниона лимонной кислоты)

Наряду с этим, вместе с вами в корневой зоне, называемой ризосферой, существуют микроорганизмы, которые помогают вам в усвоении питательных ресурсов и защищают от патогенов. Вы заинтересованы в поддержании этого микробного сообщества, поэтому выделяете аллелопатические вещества, которые поддерживают их жизнедеятельность. Они в ответ поставляют вам вещества, которые улучшают ваш рост, например, фитогормоны, или усиливают иммунитет в случае атаки патогенов. Например, *Bacillus subtilis* – распространенный вид почвенных микроорганизмов, используемый не только в микробиологических исследованиях, но также в промышленности. Биологическая активность таких фунгицидов как «Фитоспорин-М» и «Алирин-Б» основана на действии этих бактерий.

С другой стороны, растения паразиты или патогенные микроорганизмы также способны улавливать содержание аллелопатических веществ и определять таким образом растение хозяина. Стрига желтая (*Striga lutea* Lour.) – растение, поражающее посевы риса в юго-западной Азии (Индия, Индонезия, Бирма), кукурузы и сорго - в южной и тропической Африке и на острове Мадагаскар. Это растение чутко откликается на содержание в окружающей среде стригола, который получил название благодаря стриге. В последующем выделен ряд производных стригола, которые теперь выделены в группу растительных гормонов - стриголактонов.



Рис. 3. Стрига желтая (*Striga lutea* Lour.) – вредитель культурных растений юго-западной Азии, южной и тропической Африки.

Теперь остановимся на механизмах влияния аллелопатических веществ на растения:

1. Деление, удлинение и ультраструктура клеток
2. Синтез ДНК и РНК.
3. Индуцированный гормонами рост
4. Проницаемость мембран
5. Фотосинтез

6. Дыхание
7. Водные взаимоотношения
8. Синтез белков, метаболизм липидов и органических кислот

Представленные механизмы не исчерпывают всего разнообразия вариантов аллелопатических веществ, однако именно по ним накоплен достаточно обширный материал.

Так, камфора относится к классу монотерпеноидов и способна влиять на деление растительных клеток и синтез ДНК.

Другой пример: в корнях овсяницы красной присутствует метатирозин, который влияет на синтез белка в томатах за счёт производства активных форм кислорода, которые вызывают окислительный стресс, т.е. повреждение и нарушение функционирования клеток растений.

Теперь рассмотрим вопрос о преобразовании аллелопатических веществ в окружающей среде.

Во-первых, выделяемые организмами соединения участвуют в химических преобразованиях (гидролиз, окисление, восстановление и др.) Во-вторых, в биологическом поглощении почвенной флорой и фауной с соответствующими превращениями. В-третьих, находятся в свободном состоянии.

Нередки в природе, но пока ещё недостаточно изучены многостадийные преобразования веществ в окружающей среде. Для наглядности обратимся к схеме (рис. 4). Вещество А, выделяемое растением в среду, нетоксично. При определенных условиях освещения, температуры и рН оно преобразуется в токсичное, после чего подвергается микробной трансформации и становится третьим, также токсичным веществом. Подобный пример описан в литературе, где вещество А - дигидрохалькон цератиолин, выделяемый цератиолой эрикоидной (*Ceratiola ericoides*), веществом В – гидроциннаминовая кислота, а веществом С – ацетофенон. Как кислота, так и ацетофенон токсичны для декоративного злакового растения схизахириума метельчатого (*Schizachyrium scoparium*).



Рис. 4. Возможная схема преобразования аллелопатических веществ в почве.

Мы кратко ознакомились с природой аллелопатических соединений, причиной их выделения, функциями и преобразованиями в экосистемах. Теперь рассмотрим направления развития исследований в аллелопатии.

1. Выделение и идентификации аллелопатических соединений. Известно не менее 10 000 аллопатических веществ, а существование ещё 400 000 только предполагается.

2. Изучение природных аллелопатических соединений, используемых в качестве агрохимикатов. Сорголеон - вещество, выделенное из растения сорго, влияет на фотосинтетическую активность сорных растений, замедляя их развитие. При этом, благодаря своей гидрофобной природе сорголеон сильно сорбируется в почве, что повышает его стойкость, но эксперименты показывают, что со временем он минерализуется микроорганизмами.

3. Уточнение роли аллелопатии в биоразнообразии. Аллелопатия может регулировать плотность и продуктивность растительных сообществ под пологом доминирующего вида. Аллелопатия также действует как эволюционная стратегия выживания вида при доминирующем растении.

4. Способ действия аллелопатических соединений на рост растений. Мы рассмотрели только некоторые механизмы действия аллелопатических веществ, однако современные исследования этим не исчерпываются и следует ожидать открытия новых механизмов влияния аллелопатических веществ на растения.

5. Идентификация и выделение генов, ответственных за аллелопатические эффекты. Направление генной инженерии, благодаря

которому уже удалось повысить устойчивость растений табака к вирусу некроза путем введения в корневую зону растений микроорганизмов *Pseudomonas fluorescens*, с введенными в них генами, улучшающими иммунный отклик растения.

6. Снижение негативного влияния аллелопатических соединений на развитие растений и эффективность существующих препаратов-стимуляторов. К настоящему моменту показано, что наибольшая чувствительность растений к аллелопатическим веществам проявляется на стадии прорастания семян. При ограничении поступления аллелопатических веществ в семена улучшается полевая всхожесть растений, что напрямую влияет на урожайность получаемой сельскохозяйственной продукции.

Последнее направление представляет интерес с практической точки зрения. В ходе исследований Евразийского центра по продовольственной безопасности было установлено, что на развитие семян влияют только аллелопатические вещества, содержащиеся в почве в непосредственной близости от растений и поступающие в них за счёт обменной сорбции. При этом, препараты для предпосевной обработки влияют не только на сами семена, но и на почвенные микроорганизмы, влияние которых необходимо учитывать при разработке подходов стимуляции прорастания семян.

Список использованных источников

1. Allelopathy: a physiological process with ecological implications / Eds. M.J. Reigosa, N. Pedrol, L. González. - Netherlands: Springer Science & Business Media, 2006. - 637 p.
2. Cheng F. Research progress on the use of plant allelopathy in agriculture and the physiological and ecological mechanisms of allelopathy / F. Cheng, Z. Cheng // Front. Plant Sci. - 2015. - Vol. 6. - P. 1–16.
3. Chou C.H. Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture / C.H. Chou // Critical Reviews in Plant Sciences. - 1999. - Vol. 18. - № 5. - P. 609-636.

4. Dayan F. E. Sorgoleone / F. E. Dayan, A. M. Rimando, Z. Pan, S. R. Baerson, A. L. Gimsing, S. O. Duke //Phytochemistry. - 2010. - Vol. 71. - №. 10. P. 1032-1039.
5. Fomsgaard I. S. Microbial transformation products of benzoxazolinone and benzoxazinone allelochemicals—a review / I. S. Fomsgaard, A. G. Mortensen, S. C. K. Carlsen //Chemosphere. - 2004. - Vol. 54. - №. 8. - P. 1025-1038.