



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2023. Т. 23, вып. 2. С. 209–218
Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2023, vol. 23, iss. 2, pp. 209–218
<https://ichbe.sgu.ru> <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-2-209-218>, EDN: ZGHIDJ

Научная статья
УДК 581.524.1:581.524.2

О значении хемосистематической корреляции при изучении аллелопатического потенциала аборигенных и чужеродных видов трав



Е. В. Черняева¹✉, А. Е. Журавлева², В. П. Викторов¹, В. С. Коничев¹, Г. М. Козленков¹

¹Московский педагогический государственный университет, Россия, 119991, г. Москва, ул. Малая Пироговская, д. 1, стр. 1

²МОУ «Школа № 53», Россия, 140060, Московская область, Люберецкий городской округ, Октябрьский р-н, ул. Первомайская, д. 22

Черняева Екатерина Вадимовна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ev.chernyaeva@mpgu.su, <https://orcid.org/0000-0002-2998-9751>

Журавлева Алёна Евгеньевна, учитель биологии, zhuralena0714@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8453-0153>

Викторов Владимир Павлович, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники, vp.viktorov@mpgu.su, <https://orcid.org/0000-0002-4100-6578>

Коничев Владимир Сергеевич, доцент кафедры ботаники, vs.konichev@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7720-8596>

Козленков Григорий Михайлович, магистрант, gm_kozlenkov1@student.mpgu.edu, <https://orcid.org/0000-0002-3925-2024>

Аннотация. Представлены результаты скрининга на аллелопатическую активность трех пар «абориген–интродуцент» из систематически близких на уровне рода видов трав, в том числе инвазивных. Показано, что экстракты листьев концентрацией 1% *Solidago virgaurea* и *S. canadensis*, *Pulmonaria obscura* и *P. saccharata*, *Veronica serpyllifolia* и *V. filiformis* в связи с хемосистематической корреляцией фитосостава оказали близкое или равновеликое ингибирующее воздействие на прорастание семян и рост корней тест-культуры в биотестах. Экстракты видов *Solidago sp.* и *Pulmonaria sp.* тормозили скорость прорастания и роста корней в 1,5–2 раза ниже контроля, в вариантах *Solidago sp.* динамика ростовых процессов развивалась по типу стресс-реакции. У аборигенного и чужеродного видов *Solidago sp.* итоговая всхожесть была близкой или равной контрольной, при этом абсолютная скорость роста корней в интервале 36–48 ч после посева различалась в два раза, $16,8 \pm 0,43$ и $8,99 \pm 0,23$ мм/сутки соответственно. В паре сравнения *Pulmonaria sp.* всхожесть снизилась на 58,66 и 43,5% соответственно. Экстракт *V. filiformis* тормозил прорастание на 24,4% сильнее аборигенного вида. При концентрации 0,05% экстракты *Solidago sp.* не оказали влияния, *P. saccharata* и *V. filiformis* вызвали эффекты гормезиса. В варианте *P. saccharata* – ускорение абсолютной и относительной скорости роста корней тест-культуры в два раза, превышение итоговой длины корней вдвое по сравнению с контролем и аборигенным видом сравнения. В варианте *V. filiformis* – торможение скоростей прорастания и роста корня на 25,8 и 50,2% от значений парного вида соответственно. Сравнительный метод повышает уровень анализа данных биотестов, способствует обнаружению и более глубокому изучению видоспецифических модулов воздействия аллелохимиков.

Ключевые слова: аллелопатия, инвазивный вид, хемосистематическая корреляция, биотесты, гормезис, стресс-реакция, скорость прорастания, линейный рост корня

Для цитирования: Черняева Е. В., Журавлева А. Е., Викторов В. П., Коничев В. С., Козленков Г. М. О значении хемосистематической корреляции при изучении аллелопатического потенциала аборигенных и чужеродных видов трав // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2023. Т. 23, вып. 2. С. 209–218. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-2-209-218>, EDN: ZGHIDJ

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

On the importance of chemosystematic correlation in the study of the allelopathic potential of congeneric native and exotic species of herbs

Е. В. Черняева¹✉, А. Е. Zhuravleva², В. П. Viktorov¹, В. С. Konichev¹, Г. М. Kozlenkov¹

¹Moscow Pedagogical State University, build. 1/1 Malaya Pirogovskaya St., Moscow 119991, Russia

²MEI "School No. 53", 22 Pervomayskaya St., Oktyabrsky District, Luberetsky City District, Moscow Region, 140060, Russia

Ekaterina V. Chernyaeva, ev.chernyaeva@mpgu.su, <https://orcid.org/0000-0002-2998-9751>

Alyona E. Zhuravleva, zhuralena0714@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8453-0153>

Vladimir P. Viktorov, vp.viktorov@mpgu.su, <https://orcid.org/0000-0002-4100-6578>

Vladimir S. Konichev, vs.konichev@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7720-8596>

Grigory M. Kozlenkov, gm_kozlenkov1@student.mpgu.edu, <https://orcid.org/0000-0002-3925-2024>



Abstract. This abstract presents the results of screening for allelopathic activity of three pairs “aboriginal-exotic” of comparison species of herbs, including invasive species, systematically related at the level of the genus. It was shown that a 1% leaf extract of *Solidago virgaurea* and *S. canadensis*, *Pulmonaria obscura* and *P. saccharata*, *Veronica serpyllifolia* and *V. filiformis* had a similar or equal inhibitory effect on the germination and growth of test-plant roots in biotests owing to its chemosystematic correlation. Extracts of *Solidago* and *Pulmonaria* species slowed down the rate of germination and root growth by 1.5–2 times lower than the control. In the *Solidago sp.* experiment options the dynamics of the processes developed according to the type of stress-reaction. The absolute rate of root growth at the exponential stage differed twice in the *Solidago sp.* options: 16.8 ± 0.43 and 8.99 ± 0.23 mm/day in native and exotic specie, respectively. The total germination was close to or equal to the control level. In a comparison pair *Pulmonaria sp.* germination decreased by 58.66 and 43.5%. *V. filiformis* extract inhibited germination by 24.4% more than the native species. Extracts 0.05% extracts of *Solidago sp.* had no effect, *P. saccharata* and *V. filiformis* extracts caused the effects of hormesis. *P. saccharata* option produced an – acceleration of the absolute and relative root growth rate of the test-plants by two times, exceeding the total length of the roots by half compared to the control and the native species. In the *V. filiformis* option, the rates of germination and root growth was inhibited by 24.7 and 50.2% of the values of the paired species, respectively. The comparative method increases the level of analysis of bioassay data, allows for a deeper study of the specifics of test-plants reactions, and allows the evaluation of the modes of action of allelochemicals.

Keywords: allelopathy, invasive species, chemosystematic correlation, biotests, hormesis, stress reaction, germination rate, linear root growth

For citation: Chernyaeva E. V., Zhuravleva A. E., Viktorov V. P., Konichev V. S., Kozlenkov G. M. On the importance of chemosystematic correlation in the study of the allelopathic potential of congeneric native and exotic species of herbs. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2023, vol. 23, iss. 2, pp. 209–218 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2023-23-2-209-218>, EDN: ZGHIDJ

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Аллелопатия – процесс, при котором растения обеспечивают себе конкурентное преимущество, выделяя фитотоксичные вещества в окружающую среду [1, 2]. Растущий интерес к аллелопатии обусловлен значительным влиянием этого феномена на продуктивность агрофитоценозов и биотехнологических процессов, на устойчивость естественных сообществ и успех инвазий [3]. Мета-анализы глобальной библиотеки исследований в области аллелопатии выявили, что чужеродные, в том числе инвазивные, виды подавляли ростовые процессы аборигенных видов чаще и в большей степени, чем другие аборигенные виды [1], а способность к продуцированию аллелопатических веществ была обнаружена у половины изученных инвазивных видов [3]. Раскрытие механизмов аллелопатической интерференции у видов-инвайдеров может способствовать созданию эффективных стратегий управления инвазиями и сохранению биоразнообразия.

Начальным этапом исследования аллелопатии традиционно являются лабораторные биотесты с семенами тест-культур [2]. Биотесты быстры, недороги и не требуют сложного оборудования. Семена высевают в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную водным экстрактом листьев, корней, плодов. Посевы помещают в термостат с постоянной температурой в темноту или чередуя освещенные и темновые периоды. Обычно длительность биотеста не превышает 7 дней. Каждые 6–24 ч подсчитывают количество проросших семян, измеряют длину корешка и гипокотыля.

В последние годы сложилось устойчивое мнение, что отличающиеся от контрольных

итоговые всхожесть семян и длина корней проростков тест-культур в биотестах не могут быть достаточным доказательством аллелопатического потенциала вида [1]. А. М. Гродзинский отмечал, что «...экстракты из листьев почти без исключения обладают очень высокими фитотоксическими свойствами» и «...вытяжка из листьев любого растения будет физиологически активна...» [2, с. 56–57].

Доказательность аллелопатической активности вида-донора предполагает раскрытие специфичности воздействия его экзометаболитов на растения-реципиенты [3]. Растительные экстракты, как правило, вызывают общие неспецифические реакции, маскирующие возможный специфический ответ [4]. Обнаружить специфичное и избирательное воздействие известных органических и неорганических веществ, в том числе ксенобиотиков, поллютантов, тяжелых металлов, на ростовые процессы растений возможно путем тестирования различных концентраций веществ и сравнения реакций тест-культур на близкие по химическому составу изомеры, производные, конъюгаты [5–7]. Однако, на этапе поискового скрининга на аллелопатическую активность, химический состав и концентрации экзометаболитов неизвестны. Кроме того, открытые к настоящему времени аллелохемики обладают более разнообразными, чем ксенобиотики, физиолого-биохимическими модусами воздействия, например, гормоноподобным и цитостатическим [5].

Мы предположили, что специфические реакции в биотестах можно обнаружить при сопоставлении эффектов, вызванных биологически активными веществами близкородственных видов трав, которые обладают схожим фитохимическим составом [8]. Хемосистематиче-



ская корреляция более выражена в отношении вторичных метаболитов, к которым относятся аллелохимики. Для эксперимента мы выбрали виды, систематически близкие на уровне рода, образующие пары «абориген–интродуцент». Визуальным результатом нарушения метаболических процессов аллелохемиками является изменение интенсивности ростовых процессов, в первую очередь кинетики прорастания семян и линейных показателей роста проростков [5, 6]. Признаком специфичности ответа могут быть различия амплитуд кривых, описывающих зависимость функции от фактора [4]. В зарубежной и отечественной литературе для анализа кинетики прорастания семян используют абсолютные и относительные расчетные показатели [8, 9]. В последние годы аллелопатию рассматривают как разновидность стресс-фактора, к изучению которого могут быть привлечены существующие концепции и подходы [10, 11].

Целью нашего исследования была апробация различных методов сравнительного анализа кинетических показателей всхожести и линейного роста корня проростков тест-культуры в биотестах на аллелопатическую активность близкородственных аборигенных и чужеродных видов трав для оценки возможных механизмов действия аллелохимиков.

В целом данная работа предполагает повышение уровня анализа данных биотестов, развитие и совершенствование методологического инструментария аллелопатии как точной науки.

Материалы и методы

Объекты исследования. Аборигенные виды – медуница темная (*Pulmonaria obscura* Dumort.), вероника тимьянолистная (*Veronica serpyllifolia* L.), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), и чужеродные – медуница сахарная (*Pulmonaria saccharata* Mill.), в том числе инвазивные золотарник канадский (*Solidago canadensis* L.) [12] и вероника нитевидная (*Veronica filiformis* Sm.) [13]. Ранее аллелопатическая активность была обнаружена у *P. saccharata* и *S. canadensis* [14–16]. Об аллелопатической активности остальных видов нет информации.

Получение экстрактов. Все растения, дико-растущие (*P. obscura*, *S. virgaurea*, *S. canadensis*, *V. serpyllifolia*) и культурные (*P. saccharata*, *V. filiformis*), произрастали в одном экотопе на опушке сосново-березового леса Пушкинского района Московской области (56.0600°N 37.838459°E). Листья собирали в августе 2020 и 2021 гг. с 20 хорошо развитых растений. Собранный материал в лаборатории промыли водопроводной

водой, высушили до воздушно-сухого состояния и хранили при комнатной температуре в бумажных пакетах. Для получения экстракта сухие листья измельчили и просеяли через сито с отверстиями 2 мм. Водные экстракты с дистиллированной водой приготовили в соотношении 1:50 v/w, настаивали в темноте при комнатной температуре 24 ч. Для биотестирования полученный исходный экстракт концентрацией 2% развели дистиллированной водой до 1 и 0,05%.

Биотесты. Биотестирование с семенами кресс-салата (*Lepidium sativum*) сорт Весенний провели по стандартной методике, в стерильных чашках Петри, по 5 аналитических повторностей в каждом варианте опыта ($n = 50$). Опыт повторили дважды ($n = 100$). Прорастание семян и длину корней фиксировали каждые 2–6 ч в течение 72 ч. В качестве контроля использовали аналитические повторности с дистиллированной водой.

Статистическая обработка данных. Полную всхожесть G_T (Germination Total) вычислили по формуле:

$$G_T = N_T \times 100/N.$$

Вместо общего числа семян N для расчета использовали итоговое число проросших семян в контроле ($N_{\text{контроль}}$). В этом случае, поскольку часть семян тест-культур может не прорасти при обычных условиях (погибшие, незрелые, невыполненные, покоящиеся), в вариантах биотеста, где аллелохемики вызвали стимуляцию прорастания таких семян, итоговая всхожесть превысила 100%. Средневзвешенное значение периода прорастания одного семени $T_{\text{ср}}$ рассчитали по формуле А. Ф. Бухарова с соавторами [9]:

$$T_{\text{ср}} = \sum (N_{\%n} \times T_n) / \sum N_{\%},$$

где $T_{\text{ср}}$ – средневзвешенный показатель, отражающий период прорастания одного семени, ч, T_n – время, начиная с момента постановки опыта, $N_{\%n}$ – доля проросших семян, процент от общего числа семян в каждые отдельные часы n , T_n – число часов с момента закладки опыта, $\sum N_{\%}$ – сумма ежесуточных долей проросших семян или итоговый процент проросших семян на последний день наблюдений. Абсолютную среднюю скорость прорастания (V) в единицах «семян / сутки» рассчитали для временного интервала между прорастанием первого и последнего семени по формуле:

$$V_n = N_n / n,$$

где V_n – значение средней абсолютной скорости прорастания семян за период n суток, N_n – число проросших семян за период n суток, n – число суток, за которые проросли семена.



Абсолютную длину корня RL (*Root Length*) фиксировали в последнем наблюдении. Абсолютную среднюю скорость роста корня G_{Rr} (*Growth Rate, root*) вычислили для периодов с момента наклевывания семян до последнего измерения, мм/сутки по формуле:

$$GR_r = [RL_n - RL_{n-1}] / n.$$

Относительную скорость роста корня $RGRr$ (*Relative Growth Rate, root*) рассчитали как среднюю величину прироста длины корня по отношению к длине корня в предыдущий день (мм/мм сутки⁻¹) по [15]. Показатель рассчитали по формуле:

$$RGRr = (RL_n - RL_{n-1}) / RL_{n-1} \times n.$$

Статистическую обработку провели с помощью дисперсионного факторного анализа с повторными измерениями ANOVA и однофакторного анализа. Парные сравнения выборок по одному или нескольким параметрам проводили с помощью Тьюки-теста (*Tukey HSD*). Данные предварительно тестировали на нормальность. Определяли среднее арифметическое и стандартную ошибку. Учетная единица во всех случаях – среднее значение признака \pm стандартная ошибка ($m \pm SE$). Расчеты выполнены в программе STATISTICA 12 (StatSoft, USA).

Результаты и их обсуждение

Полученные результаты подтвердили предположение о сходстве воздействия экстрактов листьев близкородственных видов на прорастание семян тест-культуры в связи с хемотаксономической корреляцией и не различались по годам сбора материала. Показатели полной всхожести G_T во всех вариантах опыта, кроме вариантов *Pulmonaria sp.*, при концентрации экстрактов 1%, были близки или не отличались от контрольных (табл. 1). Расчет средневзвешенного периода прорастания одного семени (T_{cp}) для 1% экстрактов показал значительное, достоверное и равное по силе между видами сравнения торможение прорастания более, чем в полтора – два раза по сравнению с контролем экстрактами листьев видов *Solidago sp.* и *Pulmonaria sp.* (см. табл. 1). В то же время кривые, иллюстрирующие кинетику ростовых процессов и расчетные параметры скорости прорастания и линейного роста корней проростков, обнаружили разнообразие реакций тест-культуры на фитохимическое воздействие.

Экстракты концентрацией 1% видов *Solidago sp.* вызвали сходные трехфазные стресс-реакции с периодами торможения прорастания, адаптации и восстановления (рис. 1).

Таблица 1 / Table 1

Средневзвешенное время прорастания одного семени (T_{cp}), абсолютная средняя скорость прорастания (V), полная всхожесть (G_T) семян тест-культуры
Mean germination time of one seed (T_m), absolute mean speed of germination (V), total germination (G_T) of test-plant seeds

Вариант опыта / Experiment option	Показатель прорастания / Germination indice					
	T_{cp} / T_m , ч / hour		V , семян/сутки / seeds/day		G_T , %	
Концентрация экстракта, % / Extract concentration, %	1	0,05	1	0,05	1	0,05
Контроль / Control	19,52±0,29a		9,69±0,66a		100a	
<i>P. saccharata</i>	43,66±1,14b	17,08±0,45a	2,78±0,24b	11,18±0,36a	56,5±2,74b	103,64±2,4a
<i>P. obscura</i>	45,06±1,39b	19,33±0,13a	1,91±0,18c	9,45±0,36a	41,34±2,88b	95,56±1,16a
<i>S. canadensis</i>	30,53±0,37d	18,65±0,1a	6,13±0,54d	8,95±0,45a	86,04±0,49c	89,32±2,52a
<i>S. virgaurea</i>	31,51±2,5d	17,23±0,13a	6,92±0,72d	9,82±0,21a	92,39±0,56ac	100,02±0,59a
<i>V. serpyllifolia</i>	18,62±0,73a	16,87±0,24a	9,32±0,48a	9,82±0,21a	97,87±0,99a	95,8±1,82a
<i>V. filiformis</i>	23,44±0,18c	22,67±0,66c	9,08±0,39a	7,29±0,37d	95,74±1,41a	87,92±2,69a

Примечание. В таблице приведены средние значения признака \pm стандартная ошибка. Разные литеры означают достоверное различие данных по одному показателю прорастания, $p \leq 0,05$ согласно Тьюки-тесту. Жирным шрифтом выделены достоверные различия показателей в парах близкородственных видов.

Note. The table shows the mean values \pm standard error. Different letters mean a significant difference in data on one germination indice, $p \leq 0.05$ according to the Tukey-test. Bold text highlights significant differences in pairs of closely related species.

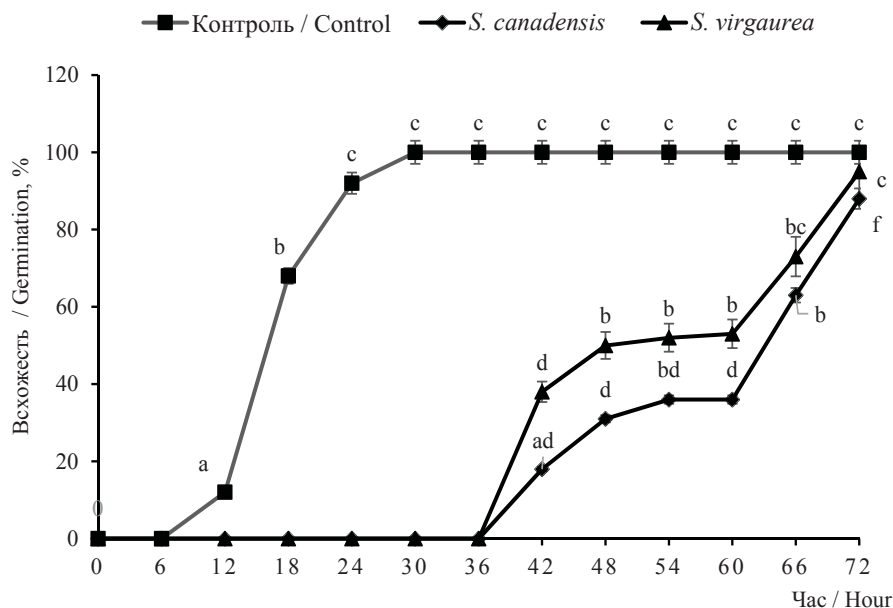


Рис. 1. Влияние 1% экстрактов *S. canadensis* и *S. virgaurea* на кинетику прорастания семян тест-культуры. Бары – стандартная ошибка среднего. Разные буквы над маркерами обозначают различия между группами данных согласно Тьюки тесту на уровне $p \leq 0.05$

Fig. 1. The effect of *S. canadensis* and *S. virgaurea* 1% extracts on the kinetics of germination of seeds of the test-plant. Bars is a standard error of mean. Different letters above the markers indicate differences between data groups according to the Tukey-test at the level $p \leq 0.05$

Стресс-реакция растительного организма является защитно-адаптивным ответом на повреждающее и раздражающее действие стресс-фактора [17]. Соотношение неспецифических и специфических составляющих в ней может меняться в зависимости от силы стресс-фактора и продолжительности его действия [4]. Торможение прорастания семян является одной из форм неспецифической реакции защитного торможения метаболизма, позволяющей предотвратить серьезные повреждения клеточных структур [18, 19]. С другой стороны, известна способность аллелохемиков оказывать гормоноподобное действие, блокировать синтез или активность эндогенных гормонов или нарушать процесс поглощения воды семенами [20]. Поскольку выход семян из состояния покоя регулируется фитогормонами, а последующая инициация растяжения клеток в осевых органах семян является результатом водной регуляции [21], задержка прорастания может быть вызвана специфическим действием аллелохемиков, а адаптация и восстановление – неспецифическим проявлением адаптивных механизмов тест-культуры.

Экстракты концентрацией 1% видов *Solidago sp.* оказали угнетающее действие и не вызвали гибели семян (см. табл. 1). Итоговая всхожесть

снизилась только в варианте *S. canadensis* на 13,96% от контрольной ($p = 0,0261$). При концентрации экстрактов 0,05% они не оказали статистически подтвержденного воздействия ни на один из параметров прорастания и линейного роста корня.

Прорастание семян под воздействием 1% экстракта *P. saccharata* показало линейную зависимость, *P. obscura* – сглаженную стресс-реакцию (рис. 2). Воздействие экстрактов *Pulmonaria sp.* было повреждающим, так как вызвало гибель почти половины семян, а у оставшихся – значительное, на 69,86 и 80,29% соответственно, торможение средней скорости прорастания, в варианте аборигенного вида *P. obscura* – достоверно более сильное ($p \leq 0,01$), по сравнению с чужеродным видом (см. табл. 1). Таким образом, в паре *Solidago sp.* более сильное воздействие на прорастание оказал экстракт инвазивного чужеродного вида, в паре *Pulmonaria sp.* – аборигенного.

В вариантах опыта с *Veronica sp.* и во всех вариантах опыта при концентрации экстрактов 0,05% получили линейные кривые. Под воздействием 1% экстракта *V. filiformis* семена прорастали медленнее на 16,1% (T_{cp}) и 24,4% (V), чем в вариантах *V. serpyllifolia* и контрольном, которые не отличались между собой (см. табл. 1).

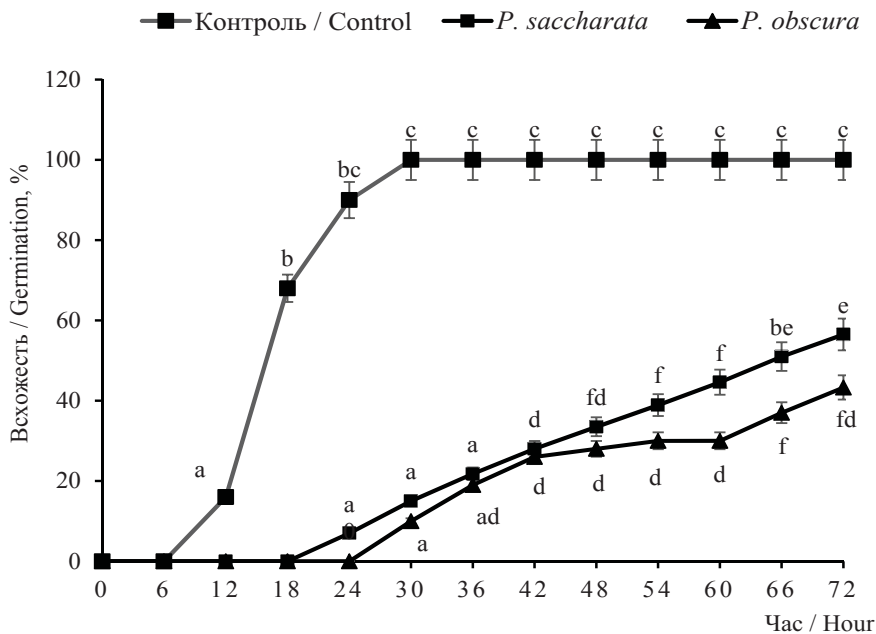


Рис. 2. Влияние 1% экстрактов *P. saccharata* и *P. obscura* на кинетику прорастания семян тест-культуры. Бары – стандартная ошибка среднего. Разные буквы над маркерами обозначают различия между группами данных согласно Тьюки-тесту на уровне $p \leq 0.05$

Fig. 2. Effect of 1% extracts of *P. saccharata* and *P. obscura* on the kinetics of germination of test-plants seeds. Bars is a standard error of mean. Different letters above the markers indicate differences between data groups according to the Tukey-test at the level $p \leq 0.05$

Кинетика линейного роста корней проростков подчинялась тем же общим закономерностям, что были обнаружены при анализе данных по прорастанию. Экстракты concentra-

цией 1% вызвали стресс-реакцию в вариантах *Solidago sp.* (рис. 3), линейную зависимость во всех остальных вариантах опыта, а также при концентрации 0,05%.

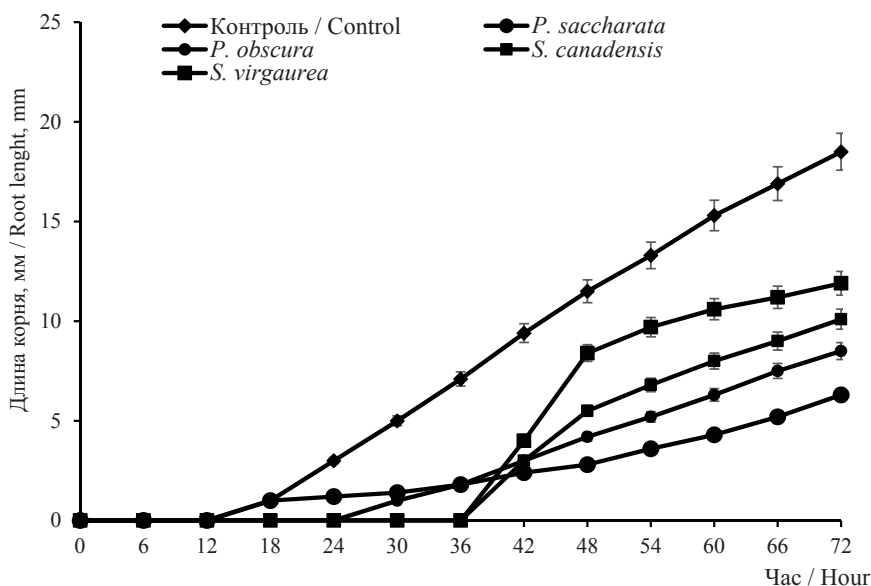


Рис. 3. Влияние 1% экстрактов на рост корня проростков тест-культуры. Бары – стандартная ошибка среднего

Fig. 3. The effect of 1% extracts on the root growth of test-plant seedlings. Bars are the standard error of the mean



В вариантах *Solidago sp.* конечная длина корня была достоверно ниже в варианте *S. canadensis* (табл. 2). Рост корней в вариантах *S. canadense* и *S. virgaurea* с 1% экстрактами на временном интервале 36–48 ч после закладки опыта, в начале адаптивной фазы стресс-реакции, проходил с относительно высокой скоростью, $8,99 \pm 0,23$ и $16,8 \pm 0,43$ мм/сутки соответственно, с двукратной достоверной разницей значений ($p \leq 0.001$). В табл. 2 приведены усредненные значения показателей GRr, поэтому они не отличались от контрольных. Более информативным в этом случае был относительный показатель RGRr – он фиксировал достоверное торможение удлинения корней

(см. табл. 2), однако в паре между собой показатели все равно не отличались. Таким образом, интервальный расчет скорости позволил подтвердить более сильное, чем у аборигенного вида, угнетающее воздействие экстракта *S. canadensis*, что может быть связано с сравнительно большим количественным содержанием аллелохимиков в листьях, форсированием аллелопатической активности инвайдера в условиях нового ареала [14]. В комплексе с сравнительно большой надземной биомассой и способностью к образованию плотных зарослей [12] *in situ* это может быть реализовано как конкурентное преимущество в процессе инвазивной экспансии вида.

Таблица 2 / Table 2

Показатели линейного роста корня проростков тест-культуры по вариантам опыта
Indices of linear root growth of test-plant seedlings

Вариант опыта / Experiment option	Показатель / Indice					
	GRr, мм/сутки / mm/day		RGRr, мм мм / сутки / mm mm / day		RL, мм / mm	
Концентрация экстракта, % / Extract concentration, %	1	0,05	1	0,05	1	0,05
Контроль / Control	7,42±0,31a		4,32±0,11a		17,99±0,91a	
<i>P. saccharata</i>	2,46±0,42b	16,26±0,48d	1,65±0,09b	7,44±0,29c	6,45±0,47b	41,22±2,67d
<i>P. obscura</i>	2,93±0,55b	9,37±0,32a	1,77±0,07b	3,93±0,03a	8,92±0,96b	20,32±1,17a
<i>S. canadensis</i>	6,62±0,38a	6,21±0,29a	1,7±0,08b	6,19±0,22a	9,89±0,13b	15,94±0,83a
<i>S. virgaurea</i>	7,72±0,94a	7,39±0,41a	1,57±0,03b	5,65±0,51a	11,76±0,6bc	16,41±1,29a
<i>V. serpyllifolia</i>	5,1±0,53a	6,67±0,33a	1,74±0,14b	3,65±0,08a	16,19±0,4a	19,18±0,78a
<i>V. filiformis</i>	4,89±0,38a	3,35±0,07c	1,61±0,12b	2,66±0,03d	12,54±0,13c	11,22±0,6bc

Примечание. Приведены средние значения ± стандартная ошибка. Условные обозначения: GRr – абсолютная скорость роста корня, RGRr – относительная скорость роста корня, RL – длина корня. Разные литеры означают достоверное различие данных по одному показателю, $p \leq 0,05$ согласно Тьюки-тесту. Жирным шрифтом выделены достоверные различия по парам близкородственных видов.

Note. The table shows the mean values ± standard error. Symbols: GRr – growth rate, root; RGRr – relative growth rate, root; RL – root length. Different letters mean a significant difference in data on one indice, $p \leq 0.05$ according to the Tukey-test. Bold text highlights significant differences in pairs of closely related species.

При концентрации 1% экстрактов листьев *P. saccharata* и *P. obscura* происходило значительное, более чем вдвое, торможение роста корней тест-культуры. Между видами параметры линейного роста корня достоверно различались только при концентрации 0,05%. При этом условии итоговая длина корня под влиянием экстракта чужеродного вида *P. saccharata* была достоверно ($p \leq 0,001$) почти вдвое выше, чем в варианте аборигенного вида *P. obscura*, значения показателей в котором не отличались

от контрольных (рис. 4). Явление гормезиса (от греч. *hormēsis* – быстрое движение) описывается как стимулирующее действие умеренных доз стрессоров, сила действия которых недостаточна для развития угнетающего или повреждающего эффекта [4]. Гормезис, или немонотонная зависимость «доза–эффект», заключается в ингибировании ростовых процессов высокими и стимулировании низкими концентрациями, или наоборот (парадоксальный эффект), обращении модусов воздействия, а именно усилении

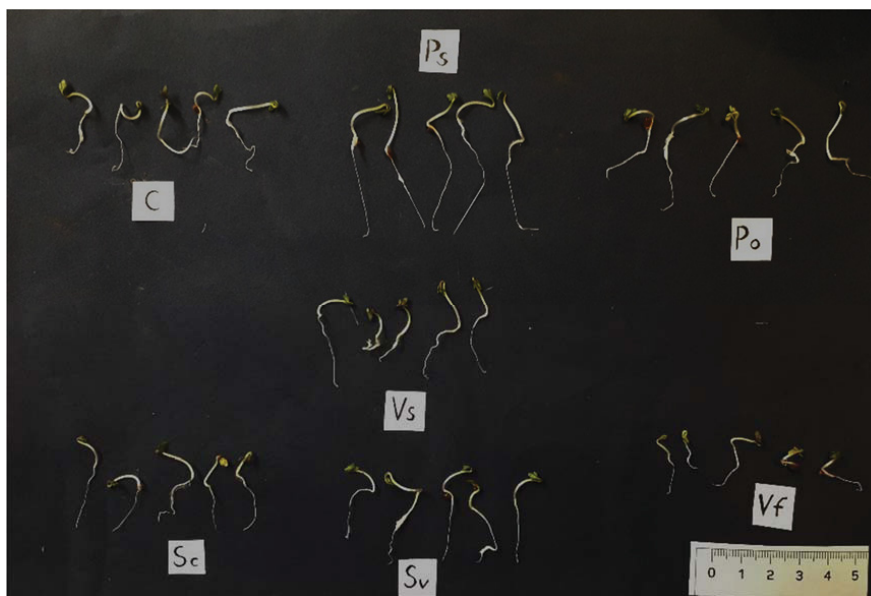


Рис. 4. Влияние экстрактов концентрацией 0,05% на ростовые процессы проростков тест-культуры на 72-й час после закладки опыта. С – контроль, Ps – *P. saccharata*, Po – *P. obscura*, Sc – *S. canadensis*, Sv – *S. virgaurea*, Vs – *V. serpyllifolia*, Vf – *V. filiformis*
Fig. 4. The effect of 0,05% extracts on the growth processes of test-plants seedlings at the 72nd hour. C – Control, Ps – *P. saccharata*, Po – *P. obscura*, Sc – *S. canadensis*, Sv – *S. virgaurea*, Vs – *V. serpyllifolia*, Vf – *V. filiformis*

ингибирования при снижении концентрации [22]. Горметические эффекты характерны для действия фитогормонов, регуляторов роста растений, аллелохимиков [23].

Отсутствие достоверных различий показателей прорастания и роста корня при воздействии 1% экстрактов между вариантами *Pulmonaria sp.* мы связываем с хемосистематической корреляцией и неспецифической реакцией тест-культуры, а достоверные различия при концентрации 0,05% – со специфическим гормоноподобным действием аллелохимиков *P. saccharata*. В концентрации 0,001% по общему содержанию фенолов они вызывали не только активацию прорастания и удлинение корня проростков тест-культур, но и нарушение баланса надземной и подземной частей, дисфункцию водного обмена и ассимиляции [14]. В условиях *in situ* эти повреждения приводили к ослаблению и последующей гибели проростков видов из почвенного банка семян [24]. После обработки фитогормонами (ауксины, гиббереллины) устойчивость растений к биотическим и абиотическим факторам также снижается [11]. Таким образом, основываясь только на данных биотестов, не всегда можно сделать однозначный вывод о знаке модифицирующего влияния аллелохимика.

Экстракты видов *Veronica sp.* достоверно различались по воздействию на рост корней при низкой концентрации. Чужеродный вид тормозил относительную скорость роста корня (*RGRr*) сильнее аборигенного на 98,1% ($p \leq 0,001$), а абсолютную (*GRr*) сильнее, чем при высокой на 31,7% ($p = 0,0280$). Таким образом, качественную разницу в воздействии аллелопатических веществ листьев у аборигенного и чужеродного видов мы обнаружили в парах сравнения *Pulmonaria sp.* и *Veronica sp.* Горметический характер воздействия аллелохимиков видов *P. saccharata* и *V. filiformis* может быть опосредован их относительно невысокой надземной биомассой [13, 24]. Явление гормезиса дает таким видам дополнительное преимущество в реализации аллелопатического потенциала *in situ* при изменениях количественного содержания аллелохимиков в тканях растений в связи с сезонной динамикой их накопления, влиянием почвенно-климатических и фитоценологических условий, флуктуациями концентрации веществ в смывах с листьев, разлагающемся опаде, почвенном растворе.

Заключение

Хемосистематическая корреляция близкородственных аборигенных и чужеродных видов трав предопределяет сходную или равновеликую



биологическую активность в биотестах и способствует сравнительному изучению ее качественных характеристик – неспецифических и специфических реакций тест-культуры, оценке возможных физиолого-биохимических модусов действия аллелохимиков. Анализ графических кривых прорастания семян, линейного роста корня и выбранных для описания кинетики ростовых процессов расчетных показателей – $T_{ср}$, V , GRr , $RGRr$ позволил адекватно описать большинство наблюдаемых паттернов видо- и дозозависимости. Полученные нами данные согласуются с общими представлениями о преимущественной распространенности аллелопатии у инвазивных и чужеродных видов. Явление гормезиса обнаружено при воздействии 0,05% экстрактов листьев чужеродных видов с сравнительно невысокой надземной биомассой, *V. filiformis* и *P. saccharata*. Горметические эффекты могут вносить существенные коррективы в реалистичную оценку вклада аллелопатии в успех инвазивного вида *V. filiformis* и раскрытие механизмов аллелопатической интерференции у видов рода *Pulmonaria*. Более сильное, чем у аборигенного вида, угнетающее действие экстракта листьев *S. canadensis* проявилось только при относительно высокой его концентрации. Это означает, что реализацию конкурентного преимущества *S. canadensis* в новом ареале обеспечивает интеграция аллелопатии в комплекс конкурентных факторов, в котором большая надземная биомасса и способность к образованию плотных зарослей имеют определяющее значение. Привлечение близкородственных аборигенных видов сравнения для исследования аллелопатического потенциала чужеродных и инвазивных видов может значительно повысить результативность и достоверность скрининга.

Список литературы

- Zhang Z., Liu Y., Weber E., Lin Y., Kleunen M. van. Effect of allelopathy on plant performance: A meta-analysis // *Ecol. Let.* 2020. Vol. 24, № 2. P. 348–362. <https://doi.org/10.1111/ele.13627>
- Гродзинский А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев : Наукова думка, 1965. 200 с.
- Kalisz S., Kilvin S., Bialic-Murphy L. Allelopathy is pervasive in invasive plants // *Biol. Invas.* 2021. Vol. 23. P. 367–371. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02383-6>
- Михеев А. И. Гиперадаптация. Стимулированная онтогенетическая адаптация растений. Киев : Фитоцентр, 2015. 474 с.
- Иванов В. Б. Использование корней как тест-объектов для оценки биологического действия химических соединений // *Физиология растений.* 2011. Т. 58, № 6. С. 944–952.
- Иванов В. Б. Клеточные механизмы роста растений. М. : Наука, 2011. 104 с.
- Сорокопудова О. А. Хемосистематика: основные положения и особенности // *Научные ведомости БелГУ. Естественные науки.* 2006. № 3, вып. 4. С. 75–83.
- Anjum T., Baiwa R. Importance of germination indices in interpretation of allelochemical effects // *International Journal of Agriculture and Biology.* 2005. Vol. 3. P. 417–419.
- Бухаров А. Ф., Балеев Д. Н., Бухарова А. Р. Кинетика прорастания семян. Методы исследования и параметры // *Известия ТСХА.* 2017. Вып. 2. С. 5–19.
- Селье Г. На уровне целого организма. М. : Наука, 1972. 122 с.
- Шакирова Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа : Гилем, 2001. 160 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М. : ГЕОС, 2010. 512 с.
- Виноградова Ю. К., Куклина А. Г., Галкина М. А. Темпы клонального расселения и регенеративная активность *Veronica filiformis* J. T. Smith // *Российский журнал биологических инвазий*, 2017. № 2. С. 2–12. <https://doi.org/10.1134/S2075111717030134>
- Chernyaeva E. V., Viktorov V. P. New bioassay method to study the allelopathic activity of sugar lungwort (*Pulmonaria saccharata* Mill.) // *Allelopathy Journal.* 2020. Vol. 51, № 1. P. 93–112. <https://doi.org/10.26651/allele.j/2020-51-1-1293>
- Yuan Y., Wang B., Zhang S., Tang J., Tu C., Hu S., Yong J. W. H., Chen X. Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in introduction // *Journal of Plant Ecology.* 2012. Vol. 6. P. 1–11. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts033>
- Бетехтина А. А., Ронжина Д. А., Иванова Л. А., Малыгин М. В., Иванов Л. А. Относительная скорость роста и ее компоненты у инвазивного *Heraclium sosnowski* и аборигенного *H. sibiricum* // *Российский журнал биологических инвазий.* 2018. Т. 11, № 4. С. 7–19.
- Урманцев Ю. А., Гудсков Н. Л. Проблема специфичности и неспецифичности ответных реакций растений на повреждающие воздействия // *Журнал общей биологии.* 1986. Т. 11, № 7. С. 337–349.
- Мелехов Е. М. Принцип регуляции скорости процесса повреждения клетки и реакция защитного торможения метаболизма (РЗТМ) // *Журнал общей биологии.* 1985. Т. 46, № 2. С. 174–189.
- Пятыгин С. С. Стресс у растений: физиологический подход // *Журнал общей биологии.* 2008. Т. 69, № 4. С. 294–298.
- Soln K., Klemancic M., Koce J. D. Plant cell responses to allelopathy: from oxidative stress to programmed cell death // *Protoplasma.* 2022. Vol. 259. P. 1111–1124. <https://doi.org/10.1007/s00709-021-01729-8>
- Обручева Н. В. Переход от гормональной к негормональной регуляции на примере выхода семян из покоя и запуска прорастания // *Физиология растений.* 2012. Т. 59, № 4. С. 591.



22. Belz R. G., Hurle K., Duke S. Dose-response – a challenge for allelopathy? // *Nonlinearity in Biology Toxicology and Medicine*. 2005. Vol. 3, № 2. P. 173–211. <https://doi.org/10.2201/nonlin.003.02.002.00003>
23. Duke S. O., Cedergreen N., Velini E. D., Belz R. G. Hormesis is an important factor in herbicide use and allelopathy? // *Outlook in Pest Management*. 2006. February. Vol. 17, no. 1. P. 29–33. <https://doi.org/10.1564/16feb10>
24. Черняева Е. В., Викторов В. П. Интерференция факторов в конкурентном взаимодействии чужеродного вида *Pulmonaria saccharata* (Mill) с банком семян в условиях интродукции // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2022. № 4. С. 351–362. <https://doi.org/10.31857/S1026347022040059>
12. Vinogradova Iu. K., Maiorov S. R., Khorun L. V. *Chernaia kniga flory Srednei Rossii: chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii* [The Black Book of the Flora of Central Russia: Alien Plant Species in the Ecosystems of Central Russia]. Moscow, GEOS, 2010. 512 p. (in Russian).
13. Vinogradova Iu. K., Kuklina A. G., Galkina M. A. Rates of clonal settlement and regenerative activity of *Veronica filiformis* J. T. Smith. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2017, no. 2, pp. 2–12 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S2075111717030134>
14. Chernyaeva E. V., Viktorov V. P. New bioassay method to study the allelopathic activity of sugar lungwort (*Pulmonaria saccharata* Mill.). *Allelopathy Journal*, 2020, vol. 51, no. 1, pp. 93–112. <https://doi.org/10.26651/allele.j/2020-51-1-1293>
15. Yuan Y., Wang B., Zhang S., Tang J., Tu C., Hu S., Yong J. W. H., Chen X. Enchanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in introduction. *Journal of Plant Ecology*, 2012, vol. 6, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts033>
16. Betekhtina A. A., Ronzhina D. A., Ivanova L. A., Malygin M. V., Ivanov L. A. Relative growth rate and its components in invasive *Heraculum sosnowskyi* and congeneric native *H. sibiricum*. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2018, vol. 11, no. 4, pp. 7–19 (in Russian).
17. Urmantsev Iu. A., Gudskov N. L. The problem of specificity and non-specificity of plant responses to damaging effects. *Journal of General Biology*, 1986, vol. 11, no. 7, pp. 337–349 (in Russian).
18. Melekhov E. M. The principle of regulating the speed of the cell damage process and the protective inhibition of metabolism (RIM) reaction. *Journal of General Biology*, 1985, vol. 46, no. 2, pp. 174–189 (in Russian).
19. Piatygin S. S. Stress in plants: A physiological approach. *Journal of General Biology*, 2008, vol. 69, no. 4, pp. 294–298 (in Russian).
20. Soln K., Klemancic M., Koce J. D. Plant cell responses to allelopathy: From oxidative stress to programmed cell death. *Protoplasma*, 2022, vol. 259, pp. 1111–1124. <https://doi.org/10.1007/s00709-021-01729-8>
21. Obrucheva N. V. The transition from hormonal to non-hormonal regulation on the example of the seeds coming out of rest and starting germination. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2012, vol. 59, no. 4, pp. 591 (in Russian).
22. Belz R. G., Hurle K., Duke S. Dose-response – a challenge for allelopathy? *Nonlinearity in Biology Toxicology and Medicine*, 2005, vol. 3, no. 2, pp. 173–211. <https://doi.org/10.2201/nonlin.003.02.002.00003>
23. Duke S. O., Cedergreen N., Velini E. D., Belz R. G. Hormesis is an important factor in herbicide use and allelopathy? *Outlook in Pest Management*, 2006, February, vol. 17, no. 1, pp. 29–33. <https://doi.org/10.1564/16feb10>
24. Chernyaeva E. V., Viktorov V. P. Interference of factors in the competitive interaction of the alien species *Pulmonaria saccharata* (Mill) with a seed bank in the conditions of introduction. *Biology Bulletin*, 2022, vol. 49, no. 4, pp. 271–281. <https://doi.org/10.1134/S1062359022040057>

Поступила в редакцию 11.11.22; одобрена после рецензирования 25.01.23; принята к публикации 26.01.23
The article was submitted 11.11.22; approved after reviewing 25.01.23; accepted for publication 26.01.23