

УДК 582:581.481

ОЦЕНКА АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОГО ВЛИЯНИЯ ЛИСТОВОГО ОПАДА НА НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ЧАСТУХИ ПОДОРОЖНИКОВОЙ (*ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L.)

Крылова Е.Г., Гарин Э.В.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославская область, e-mail: panovaeg@mail.ru

Впервые проведено изучение влияния листового опада берёзы повислой и камыша лесного на прорастание семян и формирование проростков частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.). Семена прорастали в водной вытяжке из старых (прошлогодных) листьев при концентрации 25, 50, 75 и 100%. Доля прорастающих семян свидетельствовала о степени аллелопатического воздействия растворимых веществ из разлагающихся листьев на рост и развитие частухи подорожниковой. В конце эксперимента у проростков частухи измеряли длину главного и придаточных корней, гипокотыля, длину и ширину семядоли и листьев. Установлено, что наибольшее влияние оказали вещества листового опада берёзы: при 25% вытяжки лабораторная всхожесть увеличилась в 5,8 раза по сравнению с контролем, при 50–100% она достигла максимума (100%) и увеличилась в 6,4 раза. Выявлено, что вещества листового опада камыша также достоверно увеличивали лабораторную всхожесть при всех концентрациях, но при 100% вытяжки она достигла 72% (увеличение в 4,6 раза). Полученные данные позволяют говорить о положительном влиянии веществ листового опада как на всхожесть семян, так и на развитие проростков исследованного вида. Достоверно увеличивались длина главного корня (влияние веществ листового опада берёзы) и гипокотыля (влияние веществ листового опада обоих видов). При образовании опада накапливаются вторичные метаболиты, в том числе фенолы, которые подавляют всхожесть семян. Вероятно, в осенний и весенний периоды происходит активное вымывание фенолов из свежего опада, и к лету в прошлогоднем опаде преобладают вещества, способствующие адаптации проростков к стрессу и стимулирующие корнеобразование. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости продолжения подобных исследований.

Ключевые слова: частуха подорожниковая, *Alisma plantago-aquatica*, прорастание семян, развитие проростков, листового опада берёзы повислой, листового опада камыша лесного

EVALUATION OF THE ALLELOPATHIC EFFECT OF LEAF LITTER ON THE INITIAL STAGES OF ONTOGENESIS OF WATER PLANTAIN (*ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L.)

Krylova E.G., Garin E.V.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavlskaya oblast, e-mail: panovaeg@mail.ru

For the first time, the influence of leaf litter of silver birch and reed on seed germination and the generation of water plantain (*Alisma plantago-aquatic* L.) seedlings has been studied. The seeds were germinated in water extracts of old (last year) leaves in the concentrations of 25, 50, 75 and 100%. The proportion of germinating seeds testified to the degree of allelopathic effects of soluble substances from decomposing leaves on the growth and development of water plantain. At the end of the experiment, in seedlings, the length of main and adventitious roots, hypocotyls, the size of cotyledons and leaves were measured. It was found that birch leaf litter caused the greatest effect: at 25% concentration of the extract laboratory germination increased 5.8 times as compared with control, at 50–100% one it reached a maximum (100%) and increased 6.4 times. It was revealed that leaf litter substances of reed also significantly increased laboratory germination at all concentrations, and at 100% concentration of the extract it reached 72% (an increase of 4.6 times). The obtained data showed a positive effect of leaf litter substances on the germination of the seeds as well as on the development of seedlings of studied plant species. The length of the main root (influence of birch leaf litter) and hypocotyl (influence of leaf litter substances of both species) significantly increased. In the process of the formation of fallen leaves, secondary metabolites accumulate, including phenols, which suppress the germination of seeds. It is likely that in the autumn and spring periods, the phenols are actively washed out of the fresh litter, and by the summer in the last year's litter, substances that contribute to the adaptation of the seedlings to stress and stimulate rooting predominate. The results indicate the need to continue such studies.

Keywords: water plantain, *Alisma plantago-aquatica*, seed germination, seedling development, leaf litter of silver birch, leaf litter of reed

Органические вещества, попадающие в окружающую среду при разложении растительных остатков, используются другими организмами в качестве пищи, а также непосредственно влияют на состояние всего биогеоценоза. Выделяемые вещества можно разделить на прижизненные: выделения листьев, корней, стеблей, вещества плодов, цветков и семян, а также образующиеся по-

сле разложения отмерших органов и поступающие в почву в виде опада.

Исследуя литературные данные, мы выявили, что максимальную аллелопатическую активность по сравнению с другими органами растений имеют листья. Это обусловлено высоким уровнем их обмена веществ и аккумуляцией различных полифенолов в процессе вегетации [1]. Листо-

вой опад в период формирования теряет значительную часть свойственных зрелым листьям компонентов: разрушаются фотосинтетические пигменты, белки, в пределах растительного организма происходит реутилизация азота и ряда микроэлементов.

В стареющих листьях в процессе подготовки к будущему листопаду происходит накопление вторичных соединений, в первую очередь фенольных производных, проявляющих свойства природных ингибиторов. В связи с этим встает вопрос о влиянии листового опада на прорастание семян и развитие проростков различных растений.

Исследования, посвященные данной проблеме в нашей стране немногочисленны. Так проведены работы по выявлению влияния листового опада тополя бальзамического на семена культурных и сорных растений [2]. Изучалось действие листового опада древесных растений на особенности формирования травянистых растений биоценоза [3]. Показана также активность аллелопатических свойств опада древесных растений на показатели почвы под ними [4]. Определены данные химического состава и биологической активности листового опада видов рода орех [5].

Гораздо шире изучение влияния листового опада рассмотрено в зарубежной литературе, в которой основная роль уделяется сельскохозяйственным культурам [6–8].

Рассмотрение данного вопроса в отношении водных и прибрежно-водных растений не проводилось.

Высокой биохимической и физиологической активностью обладают фенольные соединения, освобождающиеся в результате разложения опада [9]. Листовой опад является субстратом, обедненным азотом с высоким количественным соотношением «кальций/калий» [10]. Калий, как и азот, оказывает большое влияние на процессы вегетативного роста, кальция – на репродуктивные процессы, адаптацию к стрессам и корнеобразование. В образовавшемся ранее опаде, по сравнению со свежим, для видов липы и дуба выявлено значительное снижение содержания растворимых фенольных соединений, что объясняется их активным вымыванием в осенний и весенний периоды [11].

Целью нашей работы было изучение влияния старого листового опада берёзы повислой и камыша лесного на прорастание семян и развитие проростков частухи подорожниковой.

Материалы и методы исследования

Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.; Alismataceae) – земноводный летнезелёный короткокорневищный травянистый многолетний поликарпик; гелофит;

прибрежно-луговой; евро-азиатский; широко распространён по берегам рек и озёр, лужам, обводнённым канавам и кюветам, всевозможным сырым и топким местам. Семена частухи устойчивы к негативному воздействию различных факторов – сульфата никеля [12, 13], хлорида никеля [14] и ряда других тяжёлых металлов [15].

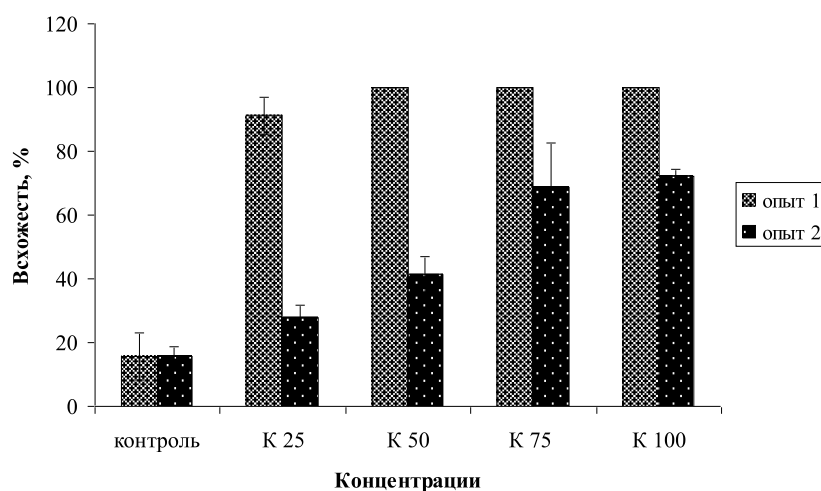
Берёза повислая (*Betula pendula* Roth; Betulaceae) – дерево первой величины; мезофанерофит; лесной; евро-западноазиатский; широко распространена как в виде чистых насаждений, так и в виде примеси в лесах разного состава, как пионерная порода – на гарях, вырубках, по берегам водоёмов, широко культивируется.

Камыш лесной (*Scirpus sylvaticus* L.; Cyperaceae) – земноводный летне-зимнезелёный длиннокорневищный травянистый многолетний поликарпик; геофит; болотно-лугово-лесной; евро-западноазиатский; часто встречается по низинным и переходным болотам, заболоченным лугам и лесам, торфяникам, ольшаникам и ивнякам, канавам, берегам рек, озёр и ручьев.

Прорастание семян частухи подорожниковой (*A. plantago-aquatica*) проводилось в лабораторных условиях в люминистате. Для извлечения водорастворимых аллелопатически активных веществ готовили 24-часовые водные (в прудовой воде) вытяжки из старых листьев берёзы и камыша лесного в концентрациях 25, 50, 75 и 100%. Концентрации были выбраны, используя литературу по данной проблеме [16]. Прозлогодние листья обоих видов были собраны со дна водоёма, отделены от веткопада, а также от свежих листьев и от полуразложившихся листьев позапрошлого года. Семена после содержания в холодильнике в течение 4 месяцев помещали в чашки Петри на увлажнённую вытяжкой из опада фильтровальную бумагу при температуре 20–25 °С. В контроле использовали прудовую воду. Полив семян свежеприготовленной вытяжкой осуществлялся ежедневно.

Повторность опытов трёхкратная, освещённость 3200 лк, фотопериод 9/15 (свет/темнота, ч.). Длительность эксперимента 15 суток. Доля прорастающих семян, помещённых в вытяжку из листьев, учитывалась в качестве показателя степени аллелопатического воздействия последних.

Для описания процесса прорастания использовали следующие показатели: лаг-время – время от начала эксперимента до момента прорастания, период прорастания – время, в течение которого семена прорастали, лабораторная всхожесть – количество проросших семян в конце эксперимента.



Аллелопатическое влияние прошлогоднего листового опада берёзы повислой (опыт 1) и камыша лесного (опыт 2) в разных концентрациях (25, 50, 75 и 100%) на лабораторную всхожесть семян частухи подорожниковой

У проростков (по 10 штук) измеряли морфологические показатели: длину главного и придаточных корней, гипокотилия, длину и ширину семядоли и листьев. При статистической обработке данных использовали программу Microsoft Excel 2003. Данные представлены в виде средних и их стандартных отклонений ($\bar{x} \pm SE$). Достоверность различий величин выявляли по критерию Стьюдента при уровне значимости $p \leq 0,05$.

Результаты исследования и их обсуждение

Влияние на прорастание семян

Семена во всех вариантах проросли дружно – лаг-время было сходно с контрольными значениями (2–3 сут), что свидетельствует о нормальном дозревании семян и хорошей способности к прорастанию. Период прорастания в контроле больше (10 сут), чем при действии вытяжки листьев березы при 50–100% (6 сут). При влиянии вытяжки из листьев камыша данный показатель увеличивался (до 12 сут) по сравнению с контрольными значениями. По-видимому, вытяжка из листового опада в той или иной степени оказывает влияние уже на стадии набухания семян.

На лабораторную всхожесть наибольшее влияние оказали вещества листового опада берёзы. Уже при 25% вытяжки она увеличилась в 5,8 раза, а при 50–100% вытяжки возрастала в 6,4 раза (рисунок), достигнув максимума (100%). Вещества листового опада камыша также достоверно увеличивали лабораторную всхожесть при

всех концентрациях вытяжки. Однако данное изменение проходило постепенно и при 100% концентрации вытяжки достигло 72% (увеличение в 4,6 раза). Полученные результаты позволяют говорить о положительном (в разной степени) влиянии прошлогоднего листового опада обоих видов на всхожесть семян частухи подорожниковой.

Подобный эффект был обнаружен при изучении влияния вытяжки листового опада тополя бальзамического на прорастание семян сорных растений. Под действием 5%-ной концентрации раствора вытяжки из опада наблюдалось стимулирование прорастания семян по отношению к контролю на 12% [2].

В листовом опаде много целлюлозы (клетчатки). Было показано, что клетчатка представляет своего рода сорбент, снижающий количество активных молекул-ингибиторов, а кальций способен приближать реакцию водных вытяжек из опада к нейтральной. В процессе формирования опада параллельно происходит накопление вторичных метаболитов, в том числе фенолов, и вынос ряда зольных элементов с их дальнейшей реутилизацией. Фенольные соединения зачастую оказываются ответственными за подавление всхожести семян, угнетение ростовых процессов, т.е. за развитее эффектов, которые обычно свидетельствуют о наличии в среде природных ингибиторов. С другой стороны, количество отторгаемой с опадом органической массы имеет пределы, поэтому повышенное содержание клетчатки может соответствовать относительно меньшему присутствию фенольных соединений [5].

Аллелопатическое влияние веществ листового опада на морфометрические показатели проростков частухи подорожниковой

% состав выяжки	Величина главного корня, мм	Количество при- точных корней, шт.	Величина гипо- котыля, мм	Длина семядоли, мм	Ширина семядоли, мм	Длина листьев, мм		Ширина листьев, мм	
						1-й лист	2-й лист	1-й лист	2-й лист
0	b	1,2 ± 0,1	1,09 ± 0,08	14,7 ± 0,5	0,48 ± 0,05	16,4 ± 0,6	4,3 ± 1,1	0,21 ± 0,02	0,29 ± 0,05
	s	1,6 ± 0,2	1,1 ± 0,1	18,2 ± 0,6	0,29 ± 0,01	14,5 ± 0,7	4,95 ± 0,9	0,63 ± 0,06	0,37 ± 0,05
25	b	1,6 ± 0,1	1,16 ± 0,05	16,7 ± 0,9	0,52 ± 0,03	17,7 ± 0,9	6,1 ± 0,6	0,29 ± 0,02*	0,37 ± 0,03*
	s	1,7 ± 0,2	1,47 ± 0,08*	16,3 ± 0,7	0,3 ± 0	12,7 ± 1,5	4,6 ± 0,8*	0,51 ± 0,06	0,37 ± 0,05
50	b	1,1 ± 0,1	1,47 ± 0,06*	16,4 ± 0,8	0,53 ± 0,03	15,5 ± 0,7	5,2 ± 0,8	0,24 ± 0,05	0,27 ± 0,05
	s	1,8 ± 0,1	1,33 ± 0,06	16,5 ± 0,7	0,3 ± 0	14,2 ± 0,8	5,25 ± 0,9	0,56 ± 0,04	0,34 ± 0,04
75	b	1,7 ± 0,1*	1,43 ± 0,08*	16,8 ± 0,7	0,56 ± 0,02	16,8 ± 0,7	6,0 ± 0,9	0,28 ± 0,02*	0,34 ± 0,04*
	s	1,8 ± 0,1	1,41 ± 0,05*	16,8 ± 0,6	0,3 ± 0	14,4 ± 0,6	6,1 ± 0,3	0,55 ± 0,03	0,39 ± 0,02
100	b	1,6 ± 0,2	1,43 ± 0,07*	15,6 ± 0,6	0,51 ± 0,02	15,6 ± 0,6	5,2 ± 0,7	0,23 ± 0,01	0,26 ± 0,04
	s	1,9 ± 0,1	1,37 ± 0,1	17,1 ± 0,7	0,3 ± 0	14,6 ± 1,3	5,7 ± 0,8	0,53 ± 0,02	0,35 ± 0,02

Примечание. * достоверные различия с контролем; b – влияние листового опада берёзы, s – листового опада камыша лесного.

Влияние на развитие проростков

Длина главного корня достоверно увеличилась под влиянием листового опада берёзы повислой при 50–100% концентрации вытяжки и не изменялась при действии листового опада камыша лесного (таблица). При этом главный корень становился тонким и закрученным. Длина гипокотилия в первом опыте достоверно изменялась при тех же концентрациях, во втором – при 25 и 75%. Аллелопатического влияния на семядолю не выявлено. Листья также отреагировали незначительно. Однако при высоких концентрациях вытяжки они изменяли окраску до бледно-зеленого цвета.

В целом же отмечено стимулирующее влияние прошлогоднего листового опада (в большей степени берёзы повислой) на прорастание семян и развитие проростков частухи подорожниковой.

Выводы

1. Отмечено аллелопатическое влияние вытяжки из прошлогоднего листового опада берёзы повислой и камыша лесного на прорастание семян частухи подорожниковой – лабораторная всхожесть в 100% вытяжке увеличилась в 6,4 и 4,6 раз соответственно.

2. Выявлено стимулирующее влияние вытяжки из прошлогоднего листового опада на формирование проростков. Достоверно выросла величина главного корня (влияние веществ листового опада берёзы) и гипокотилия (влияние веществ листового опада обоих видов).

3. Старый листовой опад может быть использован в цветоводстве и сельском хозяйстве для стимуляции прорастания семян.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы ФАНО России для Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина (№ АААА-А18-118012690099-2 «Растительный покров водоёмов и водотоков России: структура и динамика», руководитель канд. биол. наук, доцент А.Г. Лапиров).

Список литературы

1. Ерёмченко Ю.А. Аллелопатические свойства адвентивных видов древесно-кустарниковых растений // Промышленная ботаника, 2012. № 12. С. 188–193.
 2. Кондрусова Е.С., Жумабаева С.Е. Растения Северного Казахстана как источники аллелопатически активных веществ // Актуальные проблемы современных наук: Матер. конф. Прага, 2010 [Электронный ресурс]. URL: http://www.rusnauka.com/15_APSN_2010/Biologia/66951.doc.htm (дата обращения: 01.12.2018).

3. Коношина С.Н., Хилкова Н.Л., Прудникова Е.Г. Аллелопатическая активность листового опада древесных растений Орловской области // Учёные записки Орловского государственного университета, 2014. № 3 (59). С. 152–155.

4. Крючкова А.И., Кульбачко Ю.Л. Аллелопатическая активность листового опада древесных растений, почвы и копролитов в парках г. Днепропетровск // Scientific Journal «ScienceRise», 2014. № 4/1(4). С. 20–24.

5. Помогайбин А.В., Кавеленова Л.М., Силаева О.Н. Некоторые особенности химического состава и биологической активности листового опада видов рода Орех (*Juglans* L.) при интродукции в Среднем Поволжье // Химия растительного сырья, 2002. № 4. С. 43–47.

6. Bais H.P., Vepachedu R., Gilroy S., Callaway R.M., Vivanco J.M. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. *Science*, 2003. Vol. 301. P. 1377–1380. DOI: 10.1126/science.1083245.

7. Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004. Vol. 2(8). P. 436–443. DOI: 10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2.

8. Csiszar A. Allelopathic effect of invasive woody plant species in Hungary. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 2009. Vol. 5. P. 9–17.

9. Запрометов М.Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993. 272 с.

10. Petrochenko K.A., Kurovskiy A.V., Babenko A.S. Ionic homeostasis and some other features of *Eiseniafetida* (Oligochaeta) cultivated on substrates of various characters and of different chemical composition // Advances in earthworm taxonomy VI (Annelida: Oligochaeta): Proceedings of the 6th International oligochaete taxonomy meeting (6th IOTM) (Palmeira de Faro, Portugal, April 22–25, 2013). Heidelberg, 2014. P. 171–176.

11. Валовенко А.В. Влияние листового опада на всхожесть семян клевера // Интеллектуальный потенциал XXI века: Ступени познания. Сборник материалов XL Молодёжной международной научно-практической конференции. Новосибирск: Общество с ограниченной ответственностью «Центр развития научного сотрудничества», 2017. С. 79–82.

12. Крылова Е.Г. Влияние сульфата никеля на прорастание семян и развитие проростков прибрежно-водных растений // Journal of Siberian Federal University. Biology 1 (2010, 3). P. 99–106.

13. Крылова Е.Г. Влияние сульфата никеля на прорастание семян водных растений // Поволжский экологический журнал. 2011. № 1. С. 36–41.

14. Лапиров А.Г., Сигарёва Л.Е., Крылова Е.Г., Тимофеева Н.А. Влияние хлорида никеля на прорастание семян и морфофизиологические показатели проростков *Alisma plantago-aquatica* L. и *Stum latifolium* L. // Биология внутренних вод. 2017. № 3. С. 66–72. DOI: 10.7868/S0320965217030093.

15. Крылова Е.Г. Прорастание семян и развитие проростков частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) в растворах солей тяжёлых металлов // Вода: химия и экология. 2013. № 10. С. 107–111.

16. Gopal Debnath, Panna Das, Ajay Krishna Saha. Allelopathic effect of *Clerodendrum infortunatum* L. leaf extract on seed germination and seedling growth of some agricultural crops of Tripura, India. *Int. Res. J. Pharm.* 2017. Vol. 8(1). P. 46–49. DOI: 10.7897/2230-8407.08019.