

DOI: 10.24412/2309-348X-2021-4-93-101

УДК 57.574.24;57.042

## СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ КОРНЕВЫХ ЭКССУДАТОВ РАСТЕНИЙ (Обзорная статья)

Ю.С. ЛАРИКОВА, О.Г. ВОЛОБУЕВА, кандидаты биологических наук  
E-mail: yu.larikova@mail.ru, ovolobueva@list.ru

РГАУ – МОСКОВСКАЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ  
ИМЕНИ К.А. ТИМИРЯЗЕВА

*Корневая экссудация – одна из важнейших функций растительных организмов, реализующая принцип обратной связи во взаимоотношениях растение – почва. В обзоре приводятся свидетельства, показывающие, что корневые экссудаты могут принимать участие в событиях сигнализации, которые инициируют выполнение этих взаимодействий. Корневые экссудаты участвуют в нескольких типах взаимодействий, как положительных, так и отрицательных, например, растение – растение, растение – микробы и тритрофических (растение – микробы – нематоды). Положительные взаимодействия растений и микробов включают симбиотические отношения, сопровождаемые стимулированием роста растений ризобактериями (PGPR), эпифитами и микоризными грибами. Химические соединения корневых экссудатов специфичны для конкретного вида растений и зависят от окружающей корни биотической и абиотической среды. Через экссудацию широкого спектра соединений, корни могут регулировать микробное сообщество почвы в их непосредственной близости, бороться с травоядными насекомыми, способствовать полезным симбиотическим отношениям, изменять химические и физические свойства почвы и препятствовать росту конкурирующих видов растений. Используя разнообразные механизмы, корневые экссудаты играют фундаментальную роль в минеральном питании растений.*

**Ключевые слова:** корневые экссудаты, взаимодействия растения – почвенная биота, аутоинтоксикация, ризобактерии, экзометаболиты.

## MODERN IDEAS ABOUT THE ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ROLES OF ROOT EXUDATES OF PLANTS (REVIEW)

Yu.S. Larikova, O.G. Volobueva

RUSSIAN STATE AGRARIAN UNIVERSITY – K.A. TIMIRYAZEV AGRICULTURAL ACADEMY, MOSCOW

**Abstract:** *Root exudation is one of the most important functions of plant organisms, implementing the principle of feedback in the plant – soil relationship. The review provides evidence showing that root exudates can participate in signaling events that trigger these interactions. Root exudates are involved in several types of interactions, both positive and negative, for example, plant - plant, plant - microbes and tritrophic (plant – microbes – nematodes). Positive interactions between plants and microbes include symbiotic relationships accompanied by plant growth stimulation by rhizobacteria (PGPR), epiphytes and mycorrhizal fungi. Chemical compounds of root exudates are specific for a particular plant species and depend on the surrounding roots of the biotic and abiotic environment. Through the exudation of a wide range of compounds, roots can regulate the microbial community of the soil in their immediate vicinity, combat herbivorous insects, promote beneficial symbiotic relationships, alter the chemical and physical properties of the soil, and inhibit the growth of competing plant species. Using a variety of mechanisms, root exudates play a fundamental role in the mineral nutrition of plants.*

**Keywords:** root exudates, plant – soil biota interactions, autointoxication, rhizobacteria, exometabolites.

Характерная особенность всех живых организмов состоит в выделении в окружающую среду продуктов их метаболизма. И в онтогенезе, и в филогенезе основным биологическим принципом организма является принцип последовательной адаптации одних видов к выделяемым в среду продуктам метаболизма других видов. Корневые системы растений выделяют различные органические вещества: сахара, кислоты, соединения азота, фосфора, продукты вторичного метаболизма. Корневые выделения различных растений отличаются друг от друга, поэтому, естественно, что комплексы микроорганизмов (бактерий, грибов) ризосферы того или иного растения могут быть также различны. С другой стороны, в ризосфере могут иногда накапливаться и вредные для высшего растения организмы, что связано с состоянием самого растения и со всеми экологическими условиями. Следовательно, в ризосфере складываются очень сложные взаимосвязи, особенно многообразно выраженные у тех растений, которые имеют микоризу. Вместе с тем, в естественных растительных сообществах, которым свойственно разнообразие видового состава высших растений, может быть менее выражено влияние отдельных видов на состав микроорганизмов ризосферы, преобразованное во влияние всего сообщества высших растений. Количество и видовой состав населения ризосферы дикорастущих и культурных растений зависят от сезонов года, а также периодов вегетации и возраста этих растений [1].

Корни растений выделяют в ризосферу низкомолекулярные органические соединения весьма широкого физиологического назначения, которые принимают участие во взаимодействиях корень-корень, корень-насекомое, корень-микроорганизмы. За последнее десятилетие были предприняты большие усилия к пониманию этих типов взаимодействий, в связи с чем, эта область биологии растений признала важность корневых выделений в опосредовании биологических взаимодействий между организмами, организмами и средой. Ризосфера является весьма динамичной в процессе взаимодействия между корнями и болезнетворными или полезными почвенными микроорганизмами, беспозвоночными, корневыми системами конкурентов. Так как корни растений находятся в почве, многие интересные явления, в которых они участвуют, остаются практически незамеченными. В частности, совсем недавно среди множества функций корневых выделений растений стала обсуждаться возможность их использования в качестве химических сигналов. Таким образом, с каждым годом всё большее количество исследователей утверждает в мысли, что сигналинг между корнями растений и другими почвенными организмами осуществляется на основе химических соединений, содержащихся в корневых выделениях [2].

Большое внимание учеными уделяется корневым выделениям бобовых растений, участвующим в мобилизации труднодоступных минеральных соединений, а также в установлении симбиотических отношений с бактериями [3]. Помимо органических кислот, при дефиците фосфора в питательной среде корни люпина белого (*Lupinus albus*) выделяют флавоноид генистеин, который является предшественником в биосинтезе антимикробных фитоалексинов и фитоантисипинов и у других бобовых. Растения люпина, кроме генистеина, образуют и другие моно- и дипрениловые изофлавоноиды, которые являются моделями для изучения биосинтеза прениловых ароматических соединений. Предполагается, что выделение люпином флавоноидов в ризосферу играет значительную роль в его стратегии обеспечения потребности в фосфоре, препятствуя микробное разложение цитрата, который позволяет мобилизовать труднодоступный фосфор. Кроме того, кластерные корни люпина выделяют противогрибковые ферменты глюканазу и хитиназу, которые, как полагают, предотвращают биодegradацию карбоксилатов грибами. Определено, что прениловые флавоноиды и изофлавоноиды также весьма эффективны против грибковых патогенов. Пираноизофлавоны, содержащиеся в корневых выделениях *Lupinus albus*, ингибируют индуцированное стриголактонами ветвление гиф грибов, образующих эндомикоризу, препятствуя, таким образом, распознаванию грибом растения-хозяина и прикреплению к

корням гиф гриба. В сочетании с уменьшением экссудации стриголоктонов, выделение пирано-изофлавонов в качестве аллелохимикалий, может играть, как положительную роль, предотвращая заражение растений люпина грибом-патогеном, так и отрицательную, подавляя взаимодействие растения-хозяина с видом гриба, образующим микоризу на его корнях и обеспечивающим поглощение фосфора из труднодоступных соединений [4, 5].

Вещества, выделяемые здоровыми и неповрежденными корнями в окружающую среду, в совокупности обозначаются как корневые экссудаты. Эти вещества влияют на состав микробного сообщества в непосредственной близости от корней растений и происходящих процессов в ризосфере [6]. Многие соединения высвобождаются корнями растений, включая неорганические ионы и вещества, аминокислоты, амиды, сахара, алифатические кислоты, ароматические кислоты, летучие ароматические соединения, газы, такие как этилен, витамины, пептиды, белки, ферменты, растительные гормоны, спирты, кетоны, олефины, мочевины, фитоалексины [7]. Всего в корневых экссудатах присутствует более 200 различных молекул, содержащих углерод, и до 40% чистого углерода, фиксированного в ходе фотосинтеза. Наиболее сложные химические, физические и биологические взаимодействия, которые осуществляют наземные растения - это те, которые происходят между корнями и окружающей их почвой (т. е. ризосферой). Ризосфера – это узкий участок почвы (2-3 мм), прилегающий к корням растения и попадающий под непосредственное действие корневых выделений и почвенных микроорганизмов. Взаимодействия с участием корней растений в ризосфере включают взаимодействия между корнями соседних растений, между корнями и насекомыми, корнями и микробами. За последнее десятилетие, значительные усилия были предприняты к пониманию этих типов взаимодействий и в последнее время биология растений признала важность корневых выделений в осуществлении этих взаимодействий [8]. Ризосфера представляет собой очень динамичную область для взаимодействий между корнями и патогенными или полезными микробами почвы, беспозвоночными и корневыми системами конкурентов. Так как корни растений скрыты в почве, много интересных явлений, в которых они участвуют, остаются, в основном, незамеченными. В частности, роль химических сигналов в регуляции внутрипочвенных взаимодействий только начинает изучаться. Химическая сигнализация между корнями растений и другими почвенными организмами, в том числе корнями соседних растений, часто основана на выделяемых корнями химических соединениях. Химические сигналы могут варьировать в зависимости от вида растений–доноров и акцепторов химических соединений, содержащихся в корневых экссудатах. Химический состав корневых экзометаболитов может сдерживать один организм, привлекая другой, или два разных организма могут быть привлечены с различными последствиями для растений. Конкретный пример различных видов секретлируемых химических сигналов, например, связан с изофлавонами корней сои, которые привлекают, с одной стороны, при мутуалистических взаимоотношениях, *Bradyrhizobium japonicum*, с другой – патогенного возбудителя *Phytophthora sojae* [9]. Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют о том, что корневые экссудаты играют важную роль в определении результатов взаимодействий в ризосфере и, в конечном счете, динамике формирования сообщества растения - почва. Итак, по мере накопления биологически активных веществ, корни растений непрерывно производят и выделяют химические соединения в ризосферу [10]. Экссудация корней может разделяться на два активных процесса. Первый - экскреция корня, включает градиент, обуславливающий выход веществ с неизвестными функциями, тогда как второй активный процесс – включает в себя экссудацию соединений с известными функциями, такими как смазка корневых окончаний и защита от фитопатогенов. В экссудации корней участвуют как минимум два потенциальных механизма: 1) корневые экссудаты транспортируются через клеточную мембрану и выделяются в окружающую ризосферу; 2) растительные продукты выделяются из пограничных клеток по мере их роста. Корневые экссудаты часто делят на два класса соединений: 1) низкомолекулярные вещества такие, как аминокислоты, органические кислоты, сахара, фенолы и другие вторичные соединения,

которые определяют разнообразие корневых выделений; 2) высокомолекулярные, такие как слизи (полисахариды) и белки, менее разнообразны и часто составляют большую долю по массе.

### Взаимодействия между растениями и участие в них корневых экссудатов

Конкуренция за ресурсы, химическое взаимодействие, и/или паразитизм приводят к негативным взаимодействиям между растениями (Рисунок 1). На эти взаимодействия корневые экссудаты могут влиять при помощи трёх механизмов: 1) для ряда видов растений корневые экссудаты играют роль фитотоксинов (т. е. аллелопатия), 2) корневые экссудаты имеют решающее значение для развития ассоциаций между некоторыми паразитическими растениями и их хозяевами, 3) корневые экссудаты могут играть важную роль в процессах конкуренции путём изменения химии почв, почвенных процессов и микробных популяций.

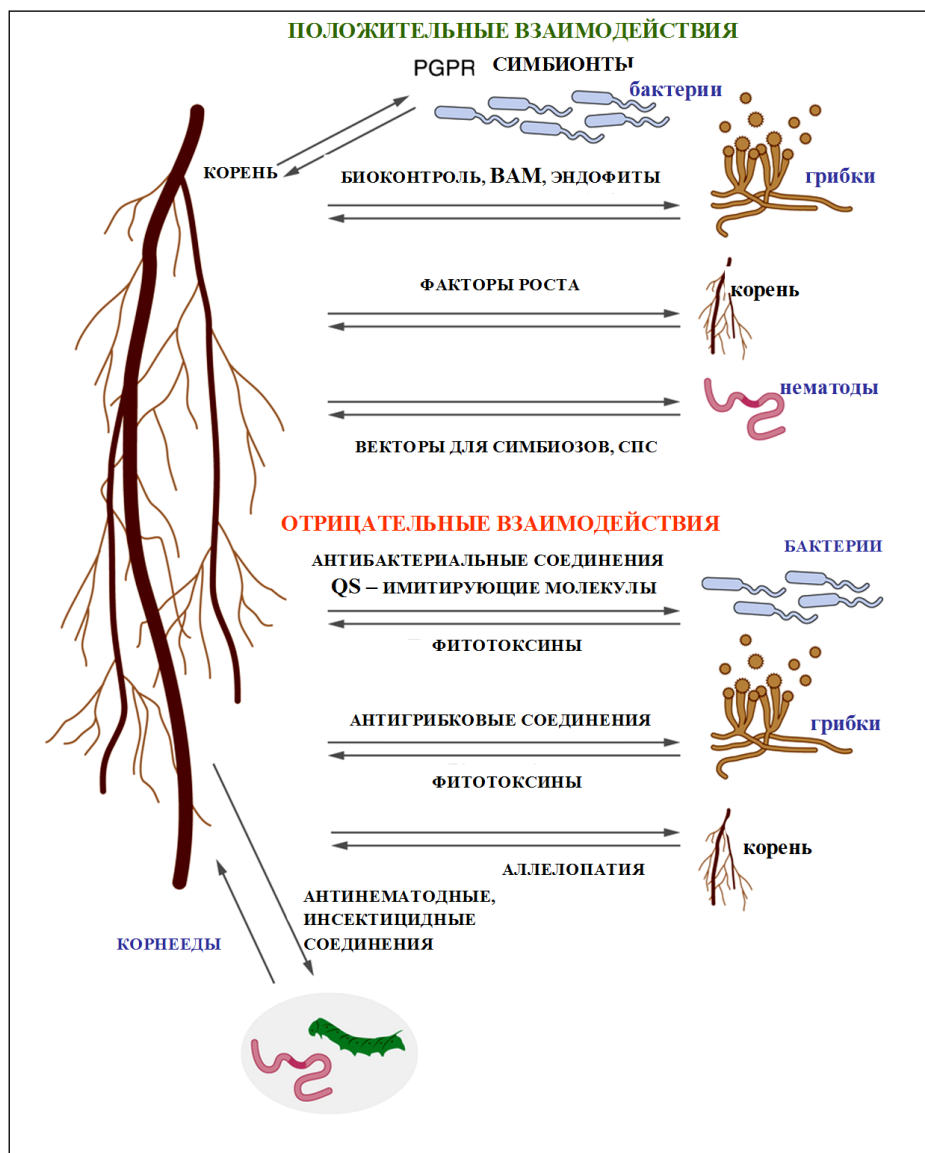


Рис. 1. Взаимодействие между растениями и биотой почвы в пределах ризосферы [11]

PGPR – ризобактерии, VAM – визикулярно-арбускулярная микориза, СПС – системное приобретённое сопротивление, QS – имитационные молекулы, вырабатываемые растениями, как результат коммуникативного процесса с бактериями.

Положительные взаимодействия, опосредуемые корневыми экссудатами, включают стимуляторы роста или регуляторы, имитирующие рост других растений. Они также выполняет перекрестную сигнализацию с ризосферными беспозвоночными. Отрицательные взаимодействия, опосредуемые корневыми экссудатами, включают секрецию

противомикробных препаратов, фитотоксинов, нематоцидных и инсектицидных соединений. Положительные взаимодействия между растениями также иногда контролируются корневыми экссудатами. В частности, корневые экссудаты могут оказывать защитное действие от соседних растений. В некоторых случаях, защита растений, обусловленная экссудатами корней, просто уменьшает подверженность к воздействию патогенной инфекции, тогда как в других случаях это защитное действие заключается в синтезе и экскреции летучих веществ, которые привлекают хищников врагов растений. Кроме того, корневые экзометаболиты могут оказывать некоторое положительное действие на почвенные процессы и микробные популяции, являющиеся благоприятными для соседних растений. Взаимодействие между растениями при участии выделяемых ими химических соединений, или аллелопатия, является одним из способов, благодаря которому одно растение может получать преимущество перед конкурентами. Растения, которые образуют и выделяют мощные фитотоксины, могут ингибировать прорастание семян, рост или выживание соседних растений, уменьшая, таким образом, конкуренцию и сохраняя наличие ресурсов. Растения содержат фитотоксины в разлагающихся листьях и корнях, в фильтрате из живых тканей, в живых зеленых листьях, в корневых экссудатах. Фитотоксины, образуемые растениями, значительно различаются по химической структуре, механизмам действия и силе воздействия на другие растения. Фитотоксины, содержащиеся в корневых экссудатах, могут действовать на фотосинтез, дыхание, трансмембранный перенос, прорастание семян, рост корней, повышают смертность клеток восприимчивых растений. Это, в свою очередь, может отразиться на составе и динамике почвенной биоты.

Ряд фитотоксических соединений выявлен в корневых экссудатах. Фитотоксические корневые выделения могут оказывать отрицательные воздействия на рост и развитие при отношениях растение – растение только при наличии достаточных концентраций. Химическая стабильность и скорость образования фитотоксинов в органах растений определяют их концентрацию в ризосфере. Экологическая значимость фитотоксического корневого экссудата также зависит от толерантности растений, с которыми осуществляются аллелопатические взаимодействия.

#### **Корневые выделения как причина аутоинтоксикации растений**

Множество растений образуют вторичные метаболиты, которые блокируют рост растений того же вида (аутоотоксичность). Аутоотоксичность широко наблюдается в агроэкосистемах при выращивании культурных и лекарственных растений, а также у растений в природных растительных сообществах, длительное время произрастающих на одном месте (синузии). Химические вещества корневых экссудатов опосредуют аутоингибирование по крайней мере, некоторых видов, включая *Asparagus officinalis*, *Cucumis sativa* и *Centaurea maculosa*. Признаки аутоотоксичности при монокультуре проявляют и лекарственные растения. Так, многолетнее травянистое растение – *Rehmannia glutinosa* (Libosch), высоко ценится в традиционной китайской медицине. Она обеспечивает лечение заболеваний эндокринной, сердечно-сосудистой, нервной и иммунной систем. Однако длительная монокультура *R. glutinosa* приводит к значительному снижению биомассы и качества подземных клубней, имеющих наибольшую лекарственную ценность. Поля, используемые для производства *R. glutinosa*, обычно пересаживают каждые 15-20 лет. Длительная монокультура *R. glutinosa* не приводила к снижению доступных питательных веществ в почве, а удобрение не устраняло болезней саженцев и не улучшало рост растения [12]. При выращивании *R. glutinosa* в монокультуре в стерильных условиях корневые экссудаты содержали десять фенольных кислот, включая кумариновую, протокатеховую, фталевую, п-гидроксibenзойную, ванилиновую, сиригиновую, ванилин, феруловую, бензойную и салициловую кислоты. Количественный анализ с ВЭЖХ показал, что большинство фенольных кислот увеличивалось с длительностью монокультуры *R. glutinosa*. Было исследовано влияние фенольных кислот в корневых экссудатах на рост *Pseudomonas* sp. W12 и *F. oxysporum*. Смесь фенольных кислот, взятых в том же соотношении, что и в почве ризосферы, значительно способствовала росту мицелия *F. oxysporum*, большинство

штаммов которого являются фитопатогенами, при этом самый высокий стимулирующий эффект на рост *F. oxysporum* оказывали ванилиновая и феруловая кислоты. Тем не менее, эффект смеси, повышающий рост грибка, выше, чем у отдельных соединений. Помимо этого, смесь фенольных кислот значительно способствует споруляции *F. oxysporum*, и стимулирующий эффект увеличивается по мере роста их концентрации. Очищенный изолят *F. oxysporum* быстро вызывает болезнь увядания на проростках из культуры тканей *R. glutinosa*, так как колонизирует сосуды ксилемы.

Таким образом, разнообразие растений улучшает защиту от почвенных патогенов путем создания антагонистических сообществ бактерий, в то время как монокультуры растений отрицательно влияют на разнообразие антагонистических бактерий. В условиях четырехлетней монокультуры *R. glutinosa* минимум два фактора влияют на снижение её продуктивности: 1) снижение в ризосфере активности полезных бактерий с антагонистической активностью по отношению к патогенам и 2) повышение восприимчивости к заболеваниям *R. glutinosa* вследствие плохого роста в то время, когда патогенные микробы стали доминирующими. Эти знания необходимы при разработке методов решения проблем монокультуры лекарственных растений.

#### **Ассоцирование микроорганизмов корнями растений**

Изучение ризосферных бактерий растений очень важно, так как они оказывают влияние на рост растений, образование и выделение экзометаболитов. Таксономический состав бактерий в ризосфере зависит от вида растения, типа почвы, микробных взаимодействий и других факторов среды. Ризобактерии PGPR (рисунок) и виды бактерий, относящиеся к родам *Azospirillum*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* и *Serratia*, оказывают благотворное влияние на рост растений. Основными механизмами, с помощью которых PGPR непосредственно способствует росту растений, является образование фитогормонов, таких как ауксины, цитокинины и гиббереллины, улучшающее питание растений путем солюбилизации таких минералов, как фосфор и железо, производство сидерофоров и ферментов, снижение уровней этилена и индукция системной толерантности. Например, в ризосфере лекарственного растения *Alpinia galanga* *Alpinia galanga* (L.) WILLD были выделены: 21 бактериальная колония, 5 грибковых колоний и 3 колонии актиномицетов [13]. В составе бактериальных колоний были идентифицированы *Bacillus* sp I, *Bacillus* sp II, *Neisseria* sp, *Bacillus* sp III, *Bacillus* sp IV, *Bacillus lichiniformis*, *Streptococcus* sp I, *Paenibacillus popilliae*, *Bacillus* sp V, *Bacillus* sp VI, *Neisseria denitrificans*, *Staphylococcus* sp, *Micrococcus* sp, *Serratia* sp, *Pseudomonas* sp1, *Enterococcus* sp, *Veillonella* sp, *Rhizobium* sp1 и *Pseudomonas* sp II. В колонии грибов были идентифицированы *Aspergillus* sp, *Rhizopus* sp, *Penicillium* sp, *Trichoderma* sp и *Fusarium* sp. Актиномицеты были представлены *Streptomyces* sp и *Frankia* sp. Приведённые результаты будут полезными исследователям, изучающим разнообразие микроорганизмов ризосферы растений в естественных и агрофитоценозах.

#### **Корневые экссудаты – медиаторы при поглощении элементов минерального питания (ЭМП) из почвы.**

Доступность ЭМП в почвах считается ключевым фактором, влияющим на жизнедеятельность растений и распределение видов. Несмотря на то, что ограниченное содержание питательных веществ в наземных экосистемах является обычным явлением, растения развили многочисленные механизмы для ликвидации дефицита питательных элементов, используя сложную морфологическую структуру корневых систем и специфические физиологические функции, например, корневую экссудацию. Корневая экссудация, пассивное или активное выделение неорганических ионов, летучих веществ и первичных и вторичных метаболитов из корней, является распространенным явлением в высших растениях. Корневые экссудаты могут увеличить доступность питательных веществ в ризосфере, влияя на pH почвы, конкурируя за места адсорбции минералов, хелатируя минеральные питательные вещества и солюбилизируя почвенные минералы. Экссудаты также могут косвенно улучшать усвоение растениями ЭМП путем взаимодействия с

микробами. Например, экссудация флавоноидов является ключевым процессом при образовании клубеньков в симбиозах с азотфиксирующими бактериями. Корневые экссудаты также влияют на состав бактериального сообщества ризосферы, а также на использование углерода и питательных элементов почвы. Таким образом, корневая экссудация играет важную роль в обеспечении растений ЭМП, особенно в условиях их низкого содержания в почве. Растительные корневые экссудаты состоят из сложной смеси анионов органических кислот, фитосидерофоров, сахаров, витаминов, аминокислот, пуринов, нуклеозидов, неорганических ионов (например,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{OH}^-$ ,  $\text{H}^+$ ), газообразных молекул ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2$ ), ферментов и корней, которые оказывают непосредственное или косвенное влияние на поглощение ЭМП, необходимых для роста растений. Экссудаты могут высвобождать питательные элементы путем реакции с минералами почвы, или десорбцией из глинистых минералов, или воздействием с помощью содержащихся в них ферментов на органические вещества, при этом высвобождающиеся в почвенный раствор минеральные элементы могут быть поглощены растением. Основными химическими элементами, наиболее ограничивающими рост растений, являются N и P. Наличие азота в большинстве почв низкое из-за потерь на выщелачивание растворимых нитратов ( $\text{NO}_3^-$ ) с проникновением дождевой воды, или фиксации аммония ( $\text{NH}_4^+$ ) в глинах и органическом веществе почвы, а также вследствие бактериальной денитрификации. Фосфат ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), форма P, используемая растениями, очень нерастворима в почвах, так как связывается с окислами Ca, Al, Fe и органическим веществом почвы, что делает большую часть P недоступной для растений. При дефиците P растения используют несколько механизмов для высвобождения  $\text{PO}_4^{3-}$ , которые зависят от типа растений (двудольное и однодольное), видов и генотипов. Корни растений могут выделять в ризосферу органические кислоты (яблочную, лимонную), которые эффективно снижают pH ризосферы и солюбилизируют P, связанный с минералами почвы. Другие растения в ответ на дефицит P выделяют пицидиновую кислоту, которая хелатирует Fe, связанное в виде  $\text{FePO}_4$ , высвобождая  $\text{PO}_4^{3-}$ . Растения также используют  $\text{PO}_4^{3-}$  из органических веществ с помощью выделяемой в ризосферу кислой фосфатазы [14]. В дополнение к широко распространённым кислым фосфатазам растения с способностью образовывать кластерные корни выделяют новые кислые фосфатазы для гидролиза фосфорсодержащих соединений в непосредственной близости от протеоидных корневых волосков. Апиразы (ферменты, которые расщепляют  $\gamma$ - и  $\beta$ -фосфаты в АТФ) представляют собой еще одну группу новых ферментов, участвующих в P-питании растений. Апиразы улучшают фосфорное питание посредством выделения P из внеклеточного АТФ и других органических фосфорсодержащих молекул, которые обычно присутствуют в ризосфере. В прорастающих саженцах для высвобождения неорганического P, необходимого для проростков, фитазы гидролизуют фитиновую кислоту.

#### **Новые функции корневых экссудатов**

В последние годы в научной литературе всё чаще акцентируется внимание на том, что корневые экссудаты участвуют в нескольких типах взаимодействий, как положительных, так и отрицательных, например растение-растение, растение-микробы и тритрофических (растение-микробы-нематоды) [15]. В отличие от растений и микробов, ризосферные нематоды очень мобильны и могут реагировать на химические связи, которые происходят между микробами и растениями. Трехуровневые трофические взаимодействия (растения, микробы и нематоды) лучше всего описаны в контексте исследований с клубеньковыми бактериями, микоризными грибами и патогенными микроорганизмами растений [16]. Результаты этих исследований показали, что трехуровневые трофические взаимодействия в ризосфере происходит, когда нематоды и микробы действуют синергически, влияя на рост растений. Другие исследования показывают, что почва – местообитание нематоды *Caenorhabditis elegans*, также может являться посредником взаимодействий между корнями растений и клубеньковыми бактериями, приводя к увеличению количества клубеньков [17]. Это исследование показало, что нематода выступает в качестве вектора для *S.meliloti*, направляя её к корням растений бобовых в ответ на выделенные из корней растений летучих

веществ, способствующих инициализации симбиоза растения-микробы. Еще одним хорошо изученным примером взаимодействия в трехуровневой трофической биосистеме является наличие опосредованной корневыми выделениями взаимодействия растений с паразитарными растениями и грибами, образующими арбускулярную микоризу (АМГ). Растения используют широкий диапазон смесей химических соединений для привлечения полезных и сдерживания вредных организмов. Однако привлечение полезных организмов может одновременно привлечь недоброжелательные организмы. Классическим примером такого случая является взаимосвязь между растениями, образующими АМГ вследствие возникших мутуалистических отношений, и вредными растениями-паразитами, которые опосредуются (при участии) стриголактонами и их производными. Стриголактоны обнаружены в низких количествах в экссудатах различных видов растений, включая *Lotus japonicus* и *Menispermum dauricum*. Подземная конкуренция, обусловленная корнями растений, является повсеместным явлением во многих природных и полустественных растительных сообществах. Несколько исследований подтвердили, что корни отвечают на соседние корни очень специфическими способами, которые зависят от индивидуальных особенностей соседа. Недавние данные свидетельствуют о том, что растения могут распознавать род, таким образом, влияя на конкурентные условия в корневых взаимодействиях и позволяя увеличить распределение корней при выращивании с незнакомцами, а не с «братьями» и «сестрами» [18]. Механизм по-прежнему остается неясным, но было высказано предположение, что именно корневые экссудаты играют важную роль в этом ответе.

### Заключение

Химические соединения, выделяемые в почву корнями растений, называются корневыми экссудатами. Благодаря экссудации широкого спектра соединений корни могут регулировать микробиологическое сообщество почвы в непосредственной близости от них, проявлять толерантность к травоядным насекомым, способствовать формированию полезных симбиотических связей с другими организмами почвенной биоты, изменять химические и физические свойства почвы и препятствовать росту конкурирующих видов растений. Способность секретировать обширный массив соединений в ризосферу является одной из самых замечательных метаболических особенностей корней растений, при этом почти от 5% до 21% всего фотосинтетически фиксированного углерода передается в ризосферу через корневые экссудаты [19]. Корневые экссудаты играют фундаментальную роль в минеральном питании растений. Они либо содержат сигналы, которые действуют как регуляторы роста и функций микроорганизмов, либо обладают молекулами, которые непосредственно контролируют процессы ризосферы, которые усиливают поглощение и усвоение ЭМП. Несомненно, управление некоторыми или всеми этими ризосферными процессами будет служить ключом к повышению продуктивности растений.

### Литература

1. Кондратьев М.Н., Ларилова Ю.С., Демина О.С. Физиологические функции корневых выделений у растений. В сборнике: Доклады ТСХА. – 2015. – С. 35-39.
2. Кондратьев М.Н., Ларилова Ю.С. Современный подход к рассмотрению роли аллелопатии в естественных и агрофитоценозах. В сборнике: Доклады ТСХА. – 2015. – С. 99-101.
3. Волобуева О.Г., Мирошникова М.П., Наумкина Т.С. Влияние биопрепаратов и регуляторов роста на эффективность бобово-ризобиального симбиоза фасоли // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2016. – № 3(19). – С. 56-62.
4. Демина О.С., Ларилова Ю.С., Кондратьев М.Н. Аллелопатический потенциал люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) во взаимодействии с другими сельскохозяйственными культурами // Известия ТСХА. – № 4. 2016. – С. 27-40.
5. Демина О.С. Роль корневых выделений в аллелопатической активности подсолнечника (*Helianthus annuus* L.), ржи (*Secale cereale*) и люпина (*Lupinus* Spp.). Автореферат на соискание кандидата биол. наук, – 2017. – 24 с.
6. Кондратьев М. Н., Карпова Г. А., Ларилова Ю. С. Взаимосвязи и взаимоотношения в растительных сообществах. Москва: РГАУ – МСХА. – 2014. – 300 с.
7. Волобуева О.Г. Влияние биопрепаратов Ризоторфин и Альбит на содержание фитогормонов в растениях гороха разных сортов и эффективность симбиоза // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2019. – №2 (30). – С.24-20. DOI: 10.24411/2309-348x-2019-11082



8. Weir T. L., Park S. W., Vivanco J. M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2004. – Vol. 7. – P. 472–79.
9. Макаренко О.А., Левицкий А.П. Физиологические функции флавоноидов в растениях // *Физиология и биохимия культурных растений.* – 2013. – № 2. – С. 100-112.
10. Волобуева О.Г. Симбиотическая азотфиксация как фактор экологической безопасности и плодородия почвы // *Вестник РУДН.* – 2011. – №1. – С. 53-60.
11. Bais H.P. et al. The Role of Root Exudates in Rhizosphere Interactions with Plants and Other Organisms // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2006. – Vol. 57. – P. 233-66.
12. Wu L. K. et al. Assessment of shifts in microbial community structure and catabolic diversity in response to *Rehmannia glutinosa* monoculture // *Appl. Soil Ecol.* – 2013. – Vol. 67. – P. 1–9.
13. Beula Rani K. R., Sundar S. K., Murugan M.A. Study the Diversity of Root Associated Microorganisms of Medicinal Plant *Alpinia galangal* // *Biol. Chem. Sci.* – 2016. – Vol.7. – P. 1270-1274.
14. Sultana J., Siddique M. N. A. Quantifying the role of arbuscular mycorrhizal colonization and acid phosphatase activity in grass biomass production // *J. Mole. Stud. Medici. Res.* – 2015. – Vol. – P. 1-15.
15. Badri D.V., Vivanco J., M. Regulation and function of root exudates // *Plant, Cell and Environment.* – 2009. – Vol.32. – P. 666-681.
16. Khan A.G. et al. Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation // *Chemosphere.* – 2000. – Vol. 41. – P. 197– 207.
17. Horiuchi J. et al. Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria // *Planta.* – 2005. – Vol.222. – P. 848–857.
18. Dudley S. A, File A. B. Kin recognition in an annual plant // *Biology Letters.* – 2007. – Vol. 3. – P. – 435–438.
19. Кондратьев М.Н., Ларикова Ю.С. Экофизиология семян. Формирование фитоценозов. М.: Изд. РГАУ-МСХА, 2011. – 278 с.

### References

1. Kondratiev M.N., Larikova Yu.S., Demina O.S. Physiological functions of root secretions in plants. In the collection: Reports of the TLC, 2015, pp.35-39. (In Russian)
2. Kondratiev M.N., Larikova Yu.S. Modern approach to the consideration of the role of allelopathy in natural and agrophytocenoses. In the collection: Reports of the TLC. 2015. pp. 99-101. (In Russian)
3. Volobueva O.G., Miroshnikova M.P., Naumkina T.S. Influence of biological preparations and growth regulators on efficacy of legume-rhizobial symbiose of bean. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2016, no. 3(19), pp. 56-62. (In Russian)
4. Demina O.S., Larikova Yu.S., Kondratiev M.N. Allelopathic potential of narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.) in interaction with other agricultural crops. *Izvestiya of TAA*, No. 4. 2016, pp.27-40. (In Russian)
5. Demina O.S. The role of root secretions in the allelopathic activity of sunflower (*Helianthus annuus* L.), rye (*Secale cereale*) and lupine (*Lupinus* Spp.). Abstract for the candidate of biol.sciences, 2017, 24 p. (In Russian)
6. Kondratiev M.N., Karpova G.A., Larikova Yu. S. Interrelations and relationships in plant communities. Moscow: RSAU - MAA, 2014, 300 p. (In Russian)
7. Volobueva O.G. Effect of bioproducts Rhizotorphin and Albit on the content of phytohormones in different varieties of pea plants and efficiency of symbiosis. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2019, no. 2(30), pp.24-62. (In Russian)
8. Weir T. L., Park S. W., Vivanco J. M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals // *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2004, Vol. 7, pp. 472–79.
9. Makarenko OA, Levitsky AP Physiological functions of flavonoids in plants. *Fiziol. and biochem. cultural plants*, 2013, no. 2, pp. 100-112. (In Russian)
10. Volobueva O.G. The simbiosis nitrogen-fixation as a factor of ecological safety and soil's fertility. *Bulletin of the RUDN*, 2011, no.1, pp.53-60. (In Russian)
11. Bais H.P. et al. The Role of Root Exudates in Rhizosphere Interactions with Plants and Other Organisms // *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2006, Vol. 57, pp. 233–66.
12. Wu L. K. et al. Assessment of shifts in microbial community structure and catabolic diversity in response to *Rehmannia glutinosa* monoculture // *Appl. Soil Ecol.*, 2013, Vol. 67, pp. 1–9.
13. Beula Rani K. R., Sundar S. K., Murugan M.A. Study the Diversity of Root Associated Microorganisms of Medicinal Plant *Alpinia galangal* // *Biol. Chem. Sci.*, 2016. Vol.7, pp. 1270- 1274.
14. Sultana J., Siddique M. N. A. Quantifying the role of arbuscular mycorrhizal colonization and acid phosphatase activity in grass biomass production // *J. Mole. Stud. Medici. Res.*, 2015, pp. 1-15.
15. Badri D.V., Vivanco J., M. Regulation and function of root exudates // *Plant, Cell and Environment*, 2009, Vol.32, pp. 666–681.
16. Khan A.G. et al. Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation // *Chemosphere.* 2000, Vol. 41, pp. 197– 207.
17. Horiuchi J. et al. Soil nematodes mediate positive interactions between legume plants and rhizobium bacteria // *Planta*, 2005, Vol.222, pp. 848–857.
18. Dudley S. A, File A. B. Kin recognition in an annual plant // *Biology Letters*, 2007, Vol. 3, pp. 435-438.
19. Kondratiev M.N., Larikova Yu.S. Ecophysiology of seeds. Formation of phytocenoses – Moscow, Publishing House of RSAU – MAA, 2011, 278 p. (In Russian)