

Оригинальная статья / Original article

УДК 577.13:577.19

DOI: <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-2-240-250>

Поиск биологически активных веществ природного происхождения на основе малополярных экстрактов хвойных

© Д.В. Пятрикас*, Е.Л. Горбылева*, А.В. Федяева*, С.С. Захарова***, А.В. Шпатов** С.А. Попов**, Г.Б. Боровский*

*Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, г. Иркутск, Российская Федерация

**Новосибирский институт органической химии им. Н.Н. Ворожцова Сибирского отделения Российской академии наук, г. Новосибирск, Российская Федерация

***Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, г. Новосибирск, Российская Федерация

Резюме: Применение биологически активных веществ – один из путей повышения урожайности и устойчивости сельскохозяйственных растений, который активно развивается в последние годы. Преимуществами природных веществ являются их экологическая безопасность, многофункциональность действия, в том числе способность снижать разнообразные стрессовые воздействия окружающей среды на растения, что определяет перспективность их использования в современных агротехнологиях. Одним из источников получения биологически активных веществ являются хвойные деревья, что оправдано как с экономической, так и с экологической точки зрения. Важной задачей является поиск новых соединений из хвойных, обладающих рострегулирующей и стресс-защитной активностью в отношении растений. Для решения данной задачи на модели, использующей в качестве показателя рост корней и листовой розетки арабидопсиса, была протестирована ростмодулирующая и антистрессовая биологическая активность восьми экстрактов, содержащих малополярные соединения из хвои и ветвей трех видов сосны (род *Pinus*). Полученные данные подтвердили возможность применения используемой растительной модели для выявления биологической активности экстрактов малополярных метаболитов. Показано подавление роста главного корня, боковых корней и листовых розеток арабидопсиса экстрактами и фракциями малополярных веществ хвойных рода *Pinus*. Наибольшую подавляющую рост главного корня активность продемонстрировал гексановый экстракт хвои *P. koraiensis* (НИОХ-28/1), нейтральные вещества гексанового экстракта хвои *P. sibirica* (НИОХ-32/1) подавляли рост не только главного корня, но и придаточных корней. Показанное аллелопатическое подавление роста корней и листовых розеток арабидопсиса экстрактами и фракциями малополярных веществ рода *Pinus* ставит задачу дальнейшего изучения наиболее активных экстрактов для возможного использования их в качестве гербицидов. Установлено отсутствие положительного влияния исследованных экстрактов на устойчивость роста корня арабидопсиса к тепловому шоку.

Ключевые слова: хвойные рода *Pinus*, биологическая активность, стресс-устойчивость, гербициды природного происхождения, арабидопсис

Благодарности: Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Трансляционная химическая геномика растений: реконструкция генных сетей и выход за видовые границы продуктивности и стрессоустойчивости» (проект 54.2 в Комплексной программе фундаментальных исследований Сибирского отделения Российской академии наук «Междисциплинарные интеграционные исследования» на 2018–2020 гг.).

Авторы выражают признательность к.б.н. Л.М. Пшенниковой (Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток), к.б.н. Е.А. Королук (Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск) за сбор и видовую идентификацию образцов сосен.

Информация о статье: Дата поступления 21 ноября 2019 г.; дата принятия к печати 29 мая 2020 г.; дата онлайн-размещения 30 июня 2020 г.

Для цитирования: Пятрикас Д.В., Горбылева Е.Л., Федяева А.В., Захарова С.С., Шпатов А.В., Попов С.А., Боровский Г.Б. Поиск биологически активных веществ природного происхождения на основе малополярных экстрактов хвойных. *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2020. Т. 10. N 2. С. 240–250. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-2-240-250>

Search for biologically active substances of natural origin based on low-polar conifer extracts

Darya V. Pyatrikas*, Elena L. Gorbyleva*, Anna V. Fedyaeva*, Sofia S. Zakharova*****, Alexander V. Shpatov**, Sergey A. Popov**, Gennadii B. Borovskii*

* Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russian Federation

**N.N. Vorozhtsov Novosibirsk Institute of Organic Chemistry of SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation

***Novosibirsk National Research State University, Novosibirsk, Russian Federation

Abstract: In recent years, research interest in the application of biologically active substances as a means of increasing the yield and stability of agricultural plants has been increasing. The main advantages of natural substances, which determines the prospects of their application in contemporary agricultural technologies, are seen in terms of their environmental safety and multifunctionality of action, including the ability to reduce various environmental stresses on plants. For both economic and ecological reasons, one of the main sources of biologically active substances consists of coniferous trees. Thus, an important task is presented in the search for new compounds from coniferous trees having growth-regulating and stress-protective properties as applied to various plants of commercial interest. In order to solve this problem, the growth-modulating and anti-stress biological activity of eight extracts containing compounds from needles and branches of three low-polar pine species (*Pinus* gen.) was tested using a model based on the *Arabidopsis* (thale cress) root and leaf rosette growth indicator. The obtained data confirmed the possibility of using the studied plant model for identifying the biological activity of low-polar metabolite extracts. Growth inhibition of the *Arabidopsis* main root, lateral roots and leaf rosettes by extracts and fractions of low-polar substances of the *Pinus* coniferous trees was demonstrated. The most significant growth inhibition of the main root was characteristic of the *P. koraiensis* (NIOC-28/1) needle hexane extract, while the neutral substances of the *P. sibirica* (NIOC-32/1) needle hexane extract suppressed the growth of both the main and accessory roots. The demonstrated allelopathic growth inhibition for *Arabidopsis* roots and leaf rosettes caused by extracts and fractions of low-polar substances of the *Pinus* coniferous trees shows the relevance of further study into the most active extracts for their possible application as herbicides. The absence of a positive effect for the studied extracts on the growth stability of the *Arabidopsis* root to heat shock was established.

Keywords: *Pinus* coniferous trees, biological activity, stress resistance, herbicides of natural origin, *Arabidopsis*

Acknowledgement: This work was supported by the project "Translational chemical genomics of plants: reconstruction of gene networks and moving beyond the species boundaries of productivity and stress tolerance" (project 54.2 in the Comprehensive Program for Basic Research of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences "Interdisciplinary Integration Studies" for 2018–2020).

The authors are grateful to Ph. D. L.M. Pshennikova (Botanical Garden Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok) and Ph. D. E.A. Korolyuk (Central Siberian Botanical Garden of the SB RAS, Novosibirsk) for the collection and species identification of pine samples.

Information about the article: Received November 21, 2019; accepted for publication May 29, 2020; available online June 30, 2020.

For citation: Pyatrikas DV, Gorbyleva EL, Fedyaeva AV, Zakharova SS, Shpatov AV, Popov SA, Borovskii GB. Search for biologically active substances of natural origin based on low-polar conifer extracts. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2020;10(2):240–250. (In Russian) <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-2-240-250>

ВВЕДЕНИЕ

Современные сорта сельскохозяйственных растений по ряду ключевых параметров достигли границ природной генетической изменчивости, и дальнейшее значительное увеличение их продуктивности и стрессоустойчивости с помощью традиционных подходов крайне сложно. Так, применение пестицидов в сельском хозяйстве неизбежно приводит к их накоплению в

почве, посредством подземных вод происходит их распространение на обширные территории, попадание в реки, озера, что угрожает не только всей водной биоте, но и здоровью человека [1]. Использование биостимуляторов различной природы рассматривается как перспективный путь устойчивого развития, позволяющий увеличивать урожаи без вредного влияния на окружающую среду [2–6].

Преимуществами природных стимуляторов роста растений являются их экологическая безопасность, многофункциональность действия, в том числе способность снижать разнообразные стрессовые воздействия окружающей среды на растения, что определяет перспективность их использования в современных агротехнологиях. В органическом земледелии они успешно заменяют синтетические пестициды и агрохимикаты, а достигаемое при их применении увеличение урожайности растений в значительной степени компенсирует потери от комплекса вредных организмов [7]. Получение различных биологически активных веществ (БАВ) из хвойных является экономически перспективным, поскольку хвойные деревья имеют очень высокую распространенность и широко используются в лесозаготовке и лесопереработке. Важным аргументом в пользу получения БАВ из хвойных также является экологичность такого решения, поскольку в процессе лесозаготовки образуется много неиспользуемых отходов (хвоя, кора, ветки, опилки, щепа). Ранее более подробно о биопрепаратах из хвойных пород было написано в обзоре [8]. В качестве примера успешного применения БАВ из хвойных можно привести ряд препаратов, разработанных на основе суммы тритерпеновых кислот, выделяемых из пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), – «Силк», «Биосил», «Новосил», которые проявляют рострегулирующую активность [9]. Использование этих препаратов повышает устойчивость растений к различным заболеваниям, при этом повышается активность генов стрессоустойчивости. Так, показано, что препарат «Новосил» в небольших дозах (0,3 мл/л) повышает стрессоустойчивость растений картофеля (на примере изменения активности пероксидазы) и в высокой концентрации подавляет рост возбудителя кольцевой гнили картофеля. Хозяйственно ценным результатом действия препарата в этих экспериментах стало увеличение урожайности картофеля [10]. В других экспериментах выявлена высокая ростостимулирующая активность гексановых экстрактов коры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) при укоренении черенков фасоли. Прибавки общей биомассы корней к контролю составляли от 143 до 186 % [11].

Важной задачей является поиск новых соединений из хвойных, обладающих рострегулирующей и стресс-защитной активностью в отношении растений. В рамках решения данной задачи на живой модели, использующей в качестве показателя биологической активности рост корней и розеток арабидопсиса, протестировали ростмодулирующую и антистрессовую биологическую активность восьми экстрактов, содержащих малополярные соединения из хвои и ветвей трех видов рода *Pinus*, при концентрации $5 \cdot 10^{-4}$ %.

Более высокую концентрацию веществ ($5 \cdot 10^{-3}$ %) протестировали в предварительных экспериментах, где было обнаружено, что действие экстрактов прекращало рост корней. При этом использованный в качестве эмульгатора Tween 80 также вызывал торможение роста главного корня на 70–80 % (данные не представлены). Поскольку длина корня в проведенных экспериментах являлась одним из основных показателей величины биологической активности экстрактов, использовать такую концентрацию для работы было невозможно. Поэтому для описанных ниже экспериментов выбрали концентрацию $5 \cdot 10^{-4}$ % как наиболее высокую из приемлемых для проведения исследований.

Во всем мире тепловой стресс является одной из главных проблем для сельского хозяйства. Как сезонные, так и суточные колебания температуры могут привести к снижению урожайности культурных растений [12, 13]. С другой стороны, высокая температура является удобным, простым и универсальным стрессором, который индуцирует множество систем защиты растений и индуцирует кросс-толерантность к другим абиотическим стрессам [14], а термотолерантность может использоваться в качестве индикатора общей устойчивости растений. Поэтому в качестве стрессового агента в данном исследовании выбрали тепловую обработку проростков арабидопсиса. Таким образом, цель настоящей работы состояла в исследовании биологической активности восьми экстрактов из хвои и ветвей трех видов рода *Pinus*, содержащих малополярные соединения, и их влияния на проростки арабидопсиса в обычных условиях и при повреждающем тепловом воздействии.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В работе использовали семена *Arabidopsis thaliana* (Columbia). Семена стерилизовали и помещали в каждую секцию четырех-секционной чашки Петри по 4 шт. на твердую питательную среду $\frac{1}{2}$ Мурасиге – Скуга, содержащую 0,7 % фитогеля и 2 % сахарозы. В секцию с контролем ничего не добавляли. В остальные секции добавляли в разведении 1:10000 Tween 80 и различные БАВ (таблица).

Чашки с семенами подвергали стратификации в течение 3 дней в темноте при температуре 4 °C. Затем семена проращивались в климатической камере Binder KBWF 720 в условиях 50–70 % относительной влажности при температуре 22 °C и 16-часовом световом дне в течение 2–3-х суток.

4-дневные проростки *A. thaliana* подвергали тепловому шоку при 45 °C в климатической камере Binder KBW 720 в течение часа. Процедура теплового воздействия подбира-

Название и характеристика экстрактов малополярных веществ
из частей исследуемых хвойных рода *Pinus*
Name and characteristics of extracts of low-polar substances from parts
of the studied conifers of the genus *Pinus*

Экстракт	Описание
НИОХ16/1	Экстракт хвои <i>P. pumila</i> метил-трет-бутиловым эфиром (эфирный экстракт) после экстракции гексаном.
НИОХ22/1	Гексановый экстракт обесхвоенных ветвей <i>P. pumila</i>
НИОХ28/1	Гексановый экстракт хвои <i>P. koraiensis</i>
НИОХ29/1	Гексановый экстракт обесхвоенных ветвей <i>P. koraiensis</i>
НИОХ31/1	Кислоты гексанового экстракта хвои <i>P. sibirica</i>
НИОХ32/1	Нейтральные вещества гексанового экстракта хвои <i>P. sibirica</i>
НИОХ35/1	Гексановый экстракт обесхвоенных ветвей <i>P. sibirica</i>
НИОХ42/1	Гексановый экстракт однолетних вегетативных побегов <i>P. sibirica</i> в фазе появления хвои из чехликов

лась таким образом, чтобы растения получили существенную задержку роста, но не погибли совсем. Длина корней оценивалась на 5-е сутки после теплового воздействия с помощью программы ImageJ со сканированных изображений.

Для получения экстрактов и их фракций в работе использовали следующий растительный материал. Охвоенные ветви кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.) собраны 14.04.2017 г. в окрестностях г. Владивосток (Приморский край, Россия), идентифицированы к.б.н. Л.М. Пшенниковой (Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения РАН, г. Владивосток). Охвоенные ветви кедра сибирского (*P. sibirica* Du Tour) собраны 08.06.2016 г. в окрестностях с. Иогач (Республика Алтай, Россия), идентифицированы к.б.н. Е.А. Королюк (Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск – ЦСБС СО РАН). Охвоенные ветви кедрового стланика (*P. pumila* (Pall.) Regel) собраны 10.04.2017 г. в окрестностях с. Оротук (Магаданская обл., Россия), идентифицированы к.б.н. Е.А. Королюк (ЦСБС СО РАН).

Охвоенные побеги были высушены при комнатной температуре в течение 5–7 дней до постоянного веса и разделены на хвою и обесхвоенные побеги. Высушенный растительный материал измельчали на части размером 10–15 мм и последовательно экстрагировали гексаном и метил-трет-бутиловым эфиром (МТБЭ) в аппарате Сокслета в течение 24 ч. Экстракты концентрировали в вакууме, гексановые экстракты разбавляли МТБЭ. Обрабатывая полученные растворы 1 %-м водным раствором NaOH, разделяли их на фракции свободных кислот (К) и нейтральных веществ (Н) [15].

Экстракты хвои и обесхвоенных побегов представляют собой сложные по составу смеси веществ различной химической природы, которые невозможно напрямую анализировать методом газовой хромато-масс-спектрометрии

(ГХ-МС). Поэтому фракции **Н** омыляли кипячением в 5 %-м водно-этанольном растворе KOH и разделяли на фракции кислот, образовавшихся после омыления связанных кислот (**СК**) и неомыляемых нейтральных веществ (**НВ**) [16]. Фракции кислот (**К**, **СК**) превращали в метиловые эфиры обработкой раствором диазومتана в диэтиловом эфире [17]. Подробное описание использованных для анализа ГХ-МС оборудования и методик приведены в статье [18]. Составы фракций **К**, **СК**, **Н**, **НВ** гексановых экстрактов были подобны описанным ранее в работах [18] (для *P. koraiensis* и *P. sibirica*) и [19] (для *P. pumila* см. данные для сахалинской популяции). Препаративные формы экстрактов и их фракций готовили следующим образом. К 0,5 массовым частям экстракта или фракции экстракта добавляли 0,5 массовых частей эмульгатора Tween 80. Смесь перемешивали до образования однородной массы при нагревании до 40–70 °С. Затем добавляли по каплям при перемешивании 99 массовых частей автоклавированной воды при 40–50 °С с охлаждением до комнатной температуры. Смесь перемешивали до образования гомогенной эмульсии. Аналогично получены 0,5 % эмульсии экстрактов или их фракций (см. таблицу).

Все биологические эксперименты повторяли минимум четыре раза. Полученные данные проанализированы статистически, т.е. определены средние арифметические и стандартные ошибки. Для сравнения контрольного образца с каждым из полученных экстрактов использовался критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обработка проростков арабидопсиса всеми исследуемыми экстрактами при нормальной температуре инкубации приводила к подавлению роста главного корня по отношению к контролю (рис. 1, а).

При тепловой обработке различий в длине корня у контрольных проростков и проростков,

выращенных с добавлением Твееп 80 и всех исследуемых экстрактов, не наблюдалось (рис. 1, б). По нашему мнению, это связано с подавлением роста главного корня после теплового шока, что нивелирует тормозящее рост действие экстрактов. У проростков, выращенных с добавлением только Твееп 80, изменение длины главного корня не наблюдалось как при нормальной температуре инкубации, так и после тепловой обработки.

Подавление роста боковых корней при нормальной температуре инкубации наблюдалось у проростков, выращенных с добавлением экстракта хвой (НИОХ-16/1) и обесхвоенных ветвей (НИОХ-22/1) *P. pumila*, а также нейтральных веществ хвой *P. sibirica* (НИОХ-32/1) (рис. 2, а).

Кислоты гексанового экстракта (НИОХ-31/1) вызывали хотя и небольшое, но значимое увеличение суммарной длины боковых корней. Остальные исследуемые экстракты не приводили к какому-либо значимому эффекту. В то же время при тепловом шоке наблюдалась другая картина: экстракт обесхвоенных ветвей (НИОХ-22/1) *P. pumila* и экстракт хвой *P. koraiensis* (НИОХ-28/1) не влияли на рост боковых корней. Однако обработка проростков арабидопсиса экстрактами НИОХ-16/1, НИОХ-29/1, НИОХ-31/1, НИОХ-32/1, НИОХ-35/1 или НИОХ-42/1 сопровождалась подавлением роста боковых корней (рис. 2, б). Таким образом, тепловой шок усиливал ростингибирующий эффект большинства экстрактов либо не оказывал значимого воздействия.

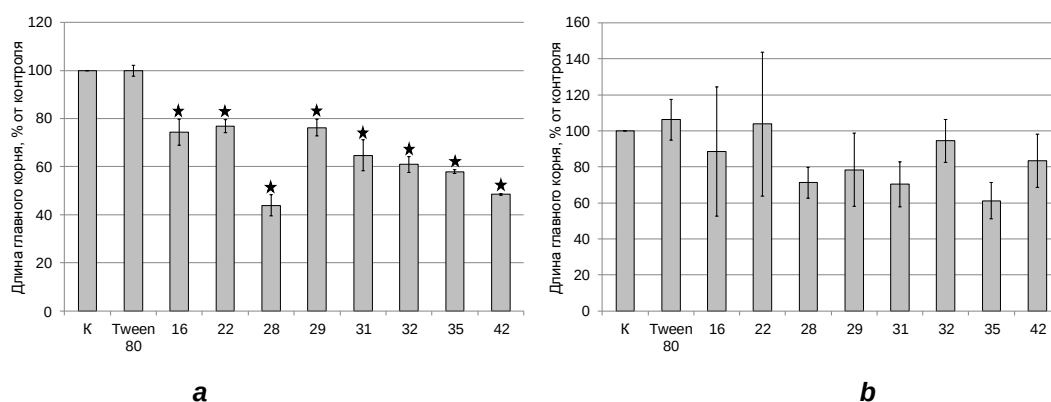


Рис. 1. Влияние исследуемых экстрактов на рост главного корня у проростков *A. thaliana* при обычной температуре (а) и при тепловом шоке 45 °C 1 ч (б):
16 – НИОХ-16/1; 22 – НИОХ-22/1; 28 – НИОХ-28/1; 29 – НИОХ-29/1; 31 – НИОХ-31/1; 32 – НИОХ-32/1; 35 – НИОХ-35/1; 42 – НИОХ-42/1. Представлены средние четырех независимых экспериментов $\pm$ SE. * $p < 0,05$ (парный t-критерий Стьюдента)

Fig. 1. The effect of the studied extracts on the growth of the main root in *A. thaliana* seedlings at the normal temperature (a) and heat shock 45 °C 1 h (b):
16 – NIOC-16/1; 22 – NIOC-22/1; 28 – NIOC-28/1; 29 – NIOC-29/1; 31 – NIOC-31/1; 32 – NIOC-32/1; 35 – NIOC-35/1; 42 – NIOC-42/1. The data are the means of four independent experiments $\pm$ SE. * $p < 0,05$ (Student's two-tailed t-test)

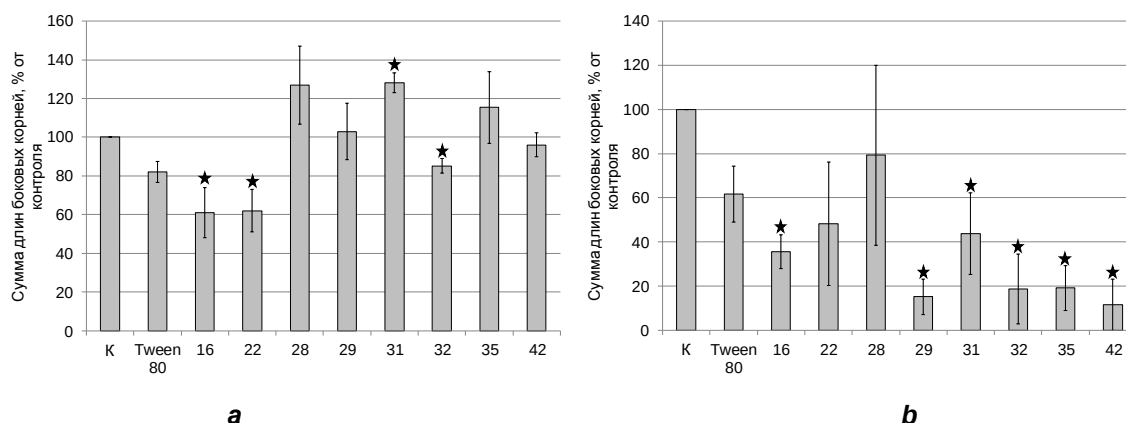


Рис. 2. Влияние исследуемых БАВ на рост боковых корней у проростков *A. thaliana* при обычной температуре (а) и при тепловом шоке 45 °C 1 ч (б) (обозначения БАВ те же, что и на рис. 1. Представлены средние четырех независимых экспериментов $\pm$ SE. * $p < 0,05$ (парный t-критерий Стьюдента))

Fig. 2. The effect of the studied extracts on the growth of the lateral roots in *A. thaliana* Seedlings at the normal temperature (a) and heat shock 45 °C 1 h (b) (Designations of biologically active substances are the same as in fig. 1. The data are the means of four independent experiments $\pm$ SE. * $p < 0,05$ (Student's two-tailed t-test))

Выращивание проростков арабидопсиса в присутствии исследуемых экстрактов сопровождалось подавлением роста листовой розетки при нормальной температуре инкубации (рис. 3, а). При тепловой обработке подавляющий эффект проявлялся только в присутствии НИОХ-16/1, НИОХ-29/1, либо НИОХ-32/1 (рис. 3, б). Остальные экстракты не влияли на данный параметр, хотя стоит отметить возрастание размаха отклонений от среднего значения при тепловом шоке.

Все шире применяемым подходом для повышения урожайности сельскохозяйственных растений является использование препаратов, полученных биологическим путем. Одним из направлений изучения этого вопроса является исследование влияния вторичных метаболитов одних растений на другие растения, так называемого аллелопатического эффекта [20, 21]. Экстракты, полученные из растений, могут как активировать рост культурных растений, так и подавлять рост сорняков. Например, авторами работы [22] показано, что водный экстракт, полученный из *P. roxburghii*, приводил к ингибированию роста корня сорняков на 30–50 %. В наших экспериментах использование экстрактов хвои и обесхвоенных ветвей представителей рода *Pinus* приводило к ингибированию примерно на 25–55 % роста главного корня растений арабидопсиса. При этом для ряда экстрактов (НИОХ-16/1, НИОХ-22/1, НИОХ-32/1)

также наблюдалось подавление роста боковых корней. Рост листовых розеток подавляли все экстракты (см. рис. 3). Опубликован ряд работ, посвященных изучению аллелопатического эффекта экстрактов сосен на другие растения [18, 23, 24]. Дитерпеновые и другие кислоты, содержащиеся в растениях семейства *Pinaceae*, являются известными аллелопатическими агентами. Так, бензойная кислота и другие гидроксикислоты, находящиеся в хвое сосен разных видов, например, *P. pumila* и *P. koraiensis*, и извлекаемые неполярными и малополярными экстрагентами (углеводородами, простыми эфирами), вместе с липофильными метаболитами [15, 18] эффективно ингибировали прорастание семян и рост побегов многих других растений в нижнем ярусе сосновых лесов [25]. Присутствующая в хвое *P. densiflora* 9 α ,13 β -эпидиоксиабит-8(14)-ен-18-овая кислота подавляла рост корней и побегов кресс-салата и проростков *Echinochloa crus-galli* в концентрациях более 0,1 мМ [26]. Следует отметить, что аллелопатический потенциал древесных растений все еще слабо изучен, хотя ему уделяется в последнее время все большее внимание [27–29]. В связи с этим любая дополнительная информация об активности или отсутствии действия экстрактов из древесных пород на растения очень важна для исследований в этом направлении.

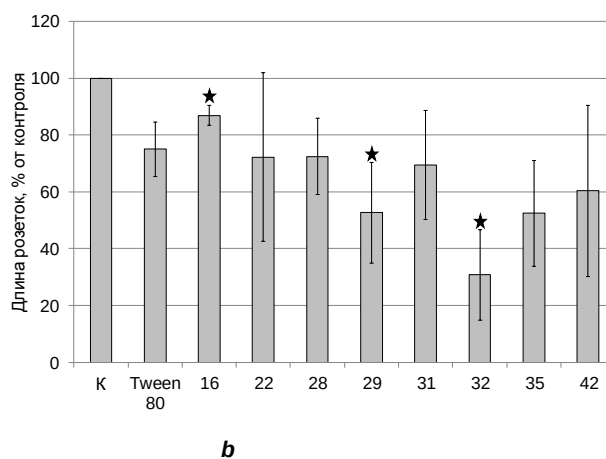
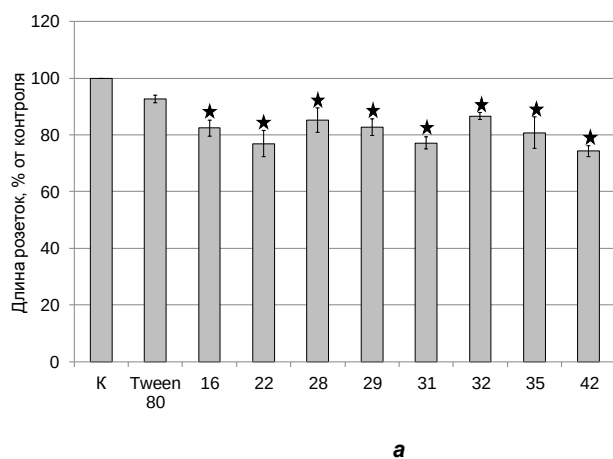


Рис. 3. Влияние исследуемых веществ на рост розеток у проростков *A. thaliana* при обычной температуре (а) и при тепловом шоке 45 °С 1 ч (б). Обозначения БАВ те же, что на рис.1. Представлены средние четырех независимых экспериментов $\pm$ SE. * $p < 0,05$ (парный t-критерий Стьюдента)

Fig. 3. The effect of the studied extracts on the growth of rosettes in *A. thaliana* seedlings at the normal temperature (a) and heat shock 45 °C 1 h (b). Designations of biologically active substances are the same as in fig. 1. The data are the means of four independent experiments $\pm$ SE. * $p < 0,05$ (Student's two-tailed t-test)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что наибольшую подавляющую рост главного корня активность продемонстрировал гексановый экстракт хвои *P. koraiensis* (НИОХ-28/1), нейтральные вещества гексанового экстракта хвои *P. sibirica*

(НИОХ-32/1) подавляли рост не только главного корня, но и придаточных корней. Показанное аллелопатическое подавление роста корней и листовых розеток арабидопсиса экстрактами и фракциями малополярных веществ рода *Pinus* ставит задачу дальнейшего изучения наиболее активных экстрактов НИОХ-16/1,

НАОХ-22/1, НАОХ-28/1 и НАОХ-32/1 для возможного использования их в качестве гербицидов. Действие экстрактов не предотвращало

ингибирующий эффект стрессового температурного воздействия, а, напротив, усиливало его почти у всех исследованных экстрактов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Jurado A.S., Fernandes M.A.S., Videira R.A., Peixoto F.P., Vicente J.A.F. Herbicides: the face and reverse of the coin. An *in vitro* approach to the toxicity of herbicides in non-target organisms. In: Kortekamp A.E. (eds.) *Herbicides and Environment*. IntechOpen. 2011. P. 3–44. <https://doi.org/10.5772/12976>
2. Jayaraj J., Wan A., Rahman M., Punja Z.K. Seaweed extract reduces foliar fungal diseases on carrot // *Crop Protection*. 2008. Vol. 27. Issue 10. P. 1360–1366. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2008.05.005>
3. Khan W., Rayirath U.P., Subramanian S., Jithesh M.N., Rayorath P., Hodges D.M., et al. Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development // *Journal of Plant Growth Regulation*. 2009. Vol. 28. P. 386–399. <https://doi.org/10.1007/s00344-009-9103-x>
4. Du Jardin P. The science of plant biostimulants – A bibliographic analysis: Ad hoc study report to the European Commission (contract 30-CE0455515/00-96), 2012. Available from: https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/169257/1/Plant_Biostimulants_final_report_bio_2012_en.pdf [Accessed 20th April 2020].
5. Hernandez-Herrera R.M., Santacruz-Ruvalcaba F., Ruiz-Lopez M.A., Norrie J., Hernandez-Carmona G. Effect of liquid seaweed extracts on growth of tomato seedlings (*Solanum lycopersicum* L.) // *Journal of Applied Phycology*. 2014. Vol. 26. Issue 1. P. 619–628. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0078-4>
6. Du Jardin P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation // *Scientia Horticulturae*. 2015. Vol. 196. P. 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.021>
7. Шаповал О.А., Можарова И.П., Коршунов А.А. Регуляторы роста растений в агротехнологиях // *Защита и карантин растений*. 2014. N 6. С. 16–20.
8. Горбылева Е.Л., Боровский Г.Б. Биостимуляторы роста и устойчивости растений терпеноидной природы и другие биологически активные соединения, полученные из хвойных пород // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2018. Т. 8. N 4. С. 80–89. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2018-8-4-32-41>
9. Пат. № 2108803, Российская Федерация. Способ получения биологически активной суммы тритерпеновых кислот / В.А. Ралдугин, А.Г. Друганов, В.П. Климов, А.Н. Шубин, В.М. Чекуров; заявл. 08.04.1998; опубл. 20.04.1998/
10. Graskova I.A., Kuznetsova E.V., Zhivetiev M.A., Chekurov V.M., Voinikov V.K. Effect of coniferous extract on potato plants // *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2009. Vol. 5. Issue 1-2. P. 38–44.
11. Тарабанько В.Е., Ульянова О.А., Калачева Г.С. Исследование динамики содержания терпеновых соединений в компостах на основе сосновой коры и их ростостимулирующей активности // *Химия растительного сырья*. 2010. N 1. С. 121–126.
12. Battisti D.S., Naylor R.L. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat // *Science*. 2009. Vol. 323. Issue 5911. P. 240–244. <https://doi.org/10.1126/science.1164363>
13. Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M. Heat tolerance in plants: An overview // *Environmental and Experimental Botany*. 2007. Vol. 61. Issue 3. P. 199–223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
14. Obata T., Fernie A.R. The use of metabolomics to dissect plant responses to abiotic stresses // *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2012. Vol. 69. P. 3225–3243. <https://doi.org/10.1007/s0018-012-1091-5>
15. Raldugin V.A., Demenkova L.I., Penteleva V.A. Labdane acids and other components of the needles of *Pinus pumila* // *Chemistry of Natural Compounds*. 1985. Vol. 21. Issue 2. P. 192–197. <https://doi.org/10.1007/BF00714911>
16. Гришко В.В., Шевцов С.А., Деменкова Л.И., Ралдугин В.А., Ляндрес Г.В. Групповой химический состав и основные компоненты экстракта обесхвоенных побегов кедров сибирского // *Сибирский химический журнал*. 1991. N 2. С. 94–97.
17. Zinkel D.F., Han J.S. GLC determination of the resin acid composition in rosins and oleoresins: state of the art // *Naval Stores Review*. 1986. Vol. 96. Issue 2. P. 14–19.
18. Shpatov A.V., Popov S.A., Salnikova O.I., Kukina T.P., Shmidt E.N., Um A.B.-H. Composition and Bioactivity of Lipophilic Metabolites from Needles and Twigs of Korean and Siberian Pines (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. and *Pinus sibirica* Du Tour) // *Chemistry & Biodiversity*. 2017. Vol. 14. Issue 2. e1600203. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201600203>
19. Shpatov A.V., Popov S.A., Salnikova O.I., Shmidt E.N., Kang S.W., Kim S.M., et al. Lipophilic Extracts from Needles and Defoliated Twigs of *Pinus pumila* from Two Different Populations // *Chemistry & Biodiversity*. 2013. Vol. 10. Issue 2. P. 198–208. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201200009>
20. Mallik A.U. Allelopathy in Forested Ecosystems. In: Zeng R.S., Mallik A.U., Luo S.M. (eds). *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. New York: Springer, 2008. P. 363–386. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77337-7_19

21. Scognamiglio M., D'Ambrosia B., Esposito A., Pacifico S., Monaco P., Fiorentino A. Plant growth inhibitors: allelopathic role or phytotoxic effects? Focus on Mediterranean biomes // *Phytochemistry Review*. 2013. Vol. 12. Issue 4. P. 803–830. <https://doi.org/10.1007/s11101-013-9281-9>
22. Anwar T., Qureshi R., Qureshi H., Khan S., Khan S.A., Fatimah N., et al. Natural herbicidal potential of selected plants on germination and seedling growth of weeds // *Applied Ecology and Environmental Research*. 2019. Vol. 17. Issue 4. P. 9679–9689. http://dx.doi.org/10.15666/aeer/1704_96799689
23. Fernandez C., Santonja M., Gros R., Monnier Y., Chomel M., Baldy V., et al. Allelochemicals of *Pinus halepensis* as Drivers of Biodiversity in Mediterranean Open Mosaic Habitats During the Colonization Stage of Secondary Succession // *Journal of Chemical Ecology*. 2013. Vol. 39. Issue 2. P. 298–311. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0239-6>
24. Li B., Shen Y.-H., He Y.-R., Zhang W.-D. Chemical Constituents and Biological Activities of *Pinus* Species // *Chemistry & Biodiversity*. 2013. Vol. 10. Issue 12. P. 2133–2160. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201100373>
25. Kil B.S., Yim Y.-J. Allelopathic effects of *Pinus densiflora* on undergrowth of red pine forest // *Journal of Chemical Ecology*. 1983. Vol. 9. Issue 8. P. 1135–1151. <https://doi.org/10.1007/BF0098217>
26. Kato-Noguchi H., Fushimi Y., Shigemori H. An allelopathic substance in red pine needles (*Pinus densiflora*) // *Journal of Plant Physiology*. 2009. Vol. 166. Issue 4. P. 442–446. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.06.012>
27. Lebedev V.G., Krutovsky K.V., Shestibratov K.A. ...Fell upas sits, the hydra-tree of death, or the phytotoxicity of trees // *Molecules*. 2019. Vol. 24. Issue 8. P. 1636. <https://doi.org/10.3390/molecules24081636>
28. Уфимцев В.И., Беланов И.П. Аллелопатический режим в фитогенном поле сосны обыкновенной на техногенных элювиях Кузбасса // *Вестник КрасГАУ*. 2016. № 2 (113). С. 8–13.
29. Лебедев В.М., Лебедев Е.В. Вопросы аллелопатии в лесных фитоценозах – состояние и перспективы // *Агрохимия*. 2015. № 4. С. 85–91.
1. Jurado AS, Fernandes MAS, Videira RA, Peixoto FP, Vicente JAF. Herbicides: the face and reverse of the coin. An *in vitro* approach to the toxicity of herbicides in non-target organisms. In: Kortekamp AE. (ed.) *Herbicides and Environment. IntechOpen*. 2011:3–44. <https://doi.org/10.5772/12976>
2. Jayaraj J, Wan A, Rahman M, Punja ZK. Seaweed extract reduces foliar fungal diseases on carrot. *Crop Protection*. 2008;27(10):1360–1366. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2008.05.005>
3. Khan W, Rayirath UP, Subramanian S, Jithesh MN, Rayorath P, Hodges DM, et al. Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2009;28:386–399. <https://doi.org/10.1007/s00344-009-9103-x>
4. Du Jardin P. The science of plant biostimulants – A bibliographic analysis: Ad hoc study report to the European Commission (contract 30-CE0455515/00-96), 2012. Available from: https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/169257/1/Plant_Biostimulants_final_report_bio_2012_en.pdf [Accessed 20th April 2020].
5. Hernandez-Herrera RM, Santacruz-Ruvalcaba F, Ruiz-Lopez MA, Norrie J, Hernandez-Carmona G. Effect of liquid seaweed extracts on growth of tomato seedlings (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of Applied Phycology*. 2014;26(1):619–628. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0078-4>
6. Du Jardin P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation // *Scientia Horticulturae*. 2015;196:3–14. <https://doi.org/10.1016/j.scientia.2015.09.021>
7. Shapoval OA, Mozharova IP, Korshunov AA. Plant growth regulators in agrotechnologies. *Zashchita i karantin rastenii*. 2014;6:16–20. (In Russian)
8. Gorbyleva EL, Borovskii GB. Growth and stability biostimulators for plants containing terpenoids and other biologically-active compounds. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2018;8(4):80–89. (In Russian) <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2018-8-4-32-41>
9. Raldugin VA, Druganov AG, Klimov VP, Shubin AN, Chekurov VM. Method of preparing triterpenic acid biologically active content. Patent RF, no. 2108803;1998. (In Russian)
10. Graskova IA, Kuznetsova EV, Zhivetiev MA, Chekurov VM, Voinikov VK. Effect of coniferous extract on potato plants. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2009;5(1-2):38–44.
11. Tarabanko VE, Ul'yanova OA, Kalacheva GS. Study of the dynamics of the terpene compounds content in composts based on pine bark and their growth-promoting activity. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ya* = Chemistry of plant raw material. 2010;1:121–126 (In Russian)
12. Battisti DS, Naylor RL. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat. *Science*. 2009;323(5911):240–244. <https://doi.org/10.1126/science.1164363>
13. Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad M. Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*. 2007;61(3):199–

223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>

14. Obata T, Fernie AR. The use of metabolomics to dissect plant responses to abiotic stresses. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2012;69:3225–3243. <https://doi.org/10.1007/s00018-012-1091-5>

15. Raldugin VA, Demenkova LI, Pentegova VA. Labdane acids and other components of the needles of *Pinus pumila*. *Chemistry of Natural Compounds*. 1985;21(2):192–197. <https://doi.org/10.1007/BF00714911>

16. Grishko VV, Shevtsov SA, Demenkova LI, Raldugin VA, Lyandres GV. Group chemical composition and the main components of the extract of Siberian cedar decanted shoots. *Sibirskii khimicheskii zhurnal*. 1991;2:94–97. (In Russian)

17. Zinkel DF, Han JS. GLC determination of the resin acid composition in rosins and oleoresins: state of the art. *Naval Stores Review*. 1986;96(2):14–19.

18. Shpatov AV, Popov SA, Salnikova OI, Kukina TP, Shmidt EN, Um AB-H. Composition and Bioactivity of Lipophilic Metabolites from Needles and Twigs of Korean and Siberian Pines (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. and *Pinus sibirica* Du Tour). *Chemistry & Biodiversity*. 2017;14(2):e1600203. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201600203>

19. Shpatov AV, Popov SA, Salnikova OI, Shmidt EN, Kang SW, Kim SM, et al. Lipophilic Extracts from Needles and Defoliated Twigs of *Pinus pumila* from Two Different Populations. *Chemistry & Biodiversity*. 2013;10(2):198–208. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201200009>

20. Mallik AU. Allelopathy in Forested Ecosystems. In: Zeng RS, Mallik AU, Luo S.M. (eds). *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. New York: Springer, 2008:363–386. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77337-7_19

21. Scognamiglio M, D'Abrosca B, Esposito A, Pacifico S, Monaco P, Fiorentino A. Plant growth inhibitors: allelopathic role or phytotoxic

effects? Focus on Mediterranean biomes. *Phytochemistry Review*. 2013;12(4):803–830. <https://doi.org/10.1007/s11101-013-9281-9>

22. Anwar T, Qureshi R, Qureshi H, Khan S, Khan SA, Fatimah N, et al. Natural herbicidal potential of selected plants on germination and seedling growth of weeds. *Applied Ecology and Environmental Research*. 2019;17(4):9679–9689. http://dx.doi.org/10.15666/aeer/1704_96799689

23. Fernandez C, Santonja M, Gros R, Monnier Y, Chomel M, Baldy V, et al. Allelochemicals of *Pinus halepensis* as Drivers of Biodiversity in Mediterranean Open Mosaic Habitats During the Colonization Stage of Secondary Succession. *Journal of Chemical Ecology*. 2013;39(2):298–311. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0239-6>

24. Li B, Shen Y-H, He Y-R, Zhang W-D. Chemical Constituents and Biological Activities of *Pinus* Species. *Chemistry & Biodiversity*. 2013;10(12):2133–2160. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201100373>

25. Kil BS, Yim Y-J. Allelopathic effects of *Pinus densiflora* on undergrowth of red pine forest. *Journal of Chemical Ecology*. 1983;9(8):1135–1151. <https://doi.org/10.1007/BF0098217>

26. Kato-Noguchi H, Fushimi Y, Shigemori H. An allelopathic substance in red pine needles (*Pinus densiflora*). *Journal of Plant Physiology*. 2009;166(4):442–446. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.06.012>

27. Lebedev VG, Krutovsky KV, Shestibratov KA. ...Fell upas sits, the hydra-tree of death, or the phytotoxicity of trees. *Molecules*. 2019;24(8):1636. <https://doi.org/10.3390/molecules24081636>

28. Ufimtsev VP, Belanov IP. The allelopathic mode in the phytogenous field of the scots pine on technogenic eluviums of Kuzbass. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* = Bulletin of KrasGAU. 2016;2:8–13. (In Russian)

29. Lebedev VM, Lebedev EV. Questions of allelopathy in forest phytocenoses – state and prospects. *Agrokimiya*. 2015;4:85–91. (In Russian)

Критерии авторства

Пятрикас Д.В., Горбылева Е.Л., Федяева А.В., Захарова С.С., Шпатов А.В., Попов С.А., Боровский Г.Б. выполнили экспериментальную работу. Авторы совместно обобщили результаты, написали рукопись, имеют на статью равные авторские права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Contribution

Darya V. Pyatrikas, Elena L. Gorbyleva, Anna V. Fedyaeva, Sofia S. Zakharova, Alexander V. Shpatov, Sergey A. Popov, Gennadii B. Borovskii carried out the experimental work. The authors on the basis of the results summarized the material and wrote the manuscript. All authors have equal author's rights and bear equal responsibility for plagiarism.

Conflict interests

The authors declare no conflict of interests regarding the publication of this article.

*Все авторы прочитали и одобрили
окончательный вариант рукописи.*

*The final manuscript has been read
and approved by all the co-authors.*

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Пятрикас Дарья Валерьевна,
к.б.н., научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
e-mail: galdasova@sifibr.irk.ru

Горбылева Елена Леонидовна,
к.б.н., младший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
e-mail: dzubina@sifibr.irk.ru

Федяева Анна Валерьевна,
к.б.н., научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
e-mail: fedyayeva.anna@mail.ru

Захарова Софья Сергеевна,
магистрант,
Новосибирский институт органической химии
им. Н.Н. Ворожцова СО РАН,
630090, г. Новосибирск,
пр-т Акад. Лаврентьева, 9,
Российская Федерация;
лаборант,
Новосибирский национальный
исследовательский государственный
университет
630090, г. Новосибирск, ул. Пирогова, 1,
Российская Федерация,
e-mail: zakhsf@nioch.nsc.ru

Шпатов Александр Владимирович,
к.х.н., научный сотрудник,
Новосибирский институт органической
химии им. Н.Н. Ворожцова СО РАН,
630090, г. Новосибирск,
пр-т Акад. Лаврентьева, 9,
Российская Федерация,
e-mail: shpatov@nioch.nsc.ru

Попов Сергей Александрович,
к.т.н., старший научный сотрудник,
Новосибирский институт органической
химии им. Н.Н. Ворожцова СО РАН,
630090, г. Новосибирск,

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Darya V. Pyatrikas,
Cand. Sci. (Biology), Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
e-mail: galdasova@sifibr.irk.ru

Elena L. Gorbyleva,
Cand. Sci. (Biology), Junior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
e-mail: dzubina@sifibr.irk.ru

Anna V. Fedyayeva,
Cand. Sci. (Biology), Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
e-mail: fedyayeva.anna@mail.ru

Sofia S. Zakharova,
Undergraduate,
N.N. Vorozhtsov Novosibirsk Institute
of Organic Chemistry of SB RAS,
9, Acad. Lavrentiev Av., Novosibirsk, 630090,
Russian Federation,
laboratory Assistant,
Novosibirsk National Research State University
1 Pirogov St., Novosibirsk 630090,
Russian Federation,
e-mail: zakhsf@nioch.nsc.ru

Alexander V. Shpatov,
Cand. Sci. (Chemistry), Researcher,
N.N. Vorozhtsov Novosibirsk Institute
of Organic Chemistry of SB RAS,
9, Acad. Lavrentiev Av., Novosibirsk, 630090,
Russian Federation,
e-mail: shpatov@nioch.nsc.ru

Sergey A. Popov,
Cand. Sci. (Engineering), Senior Researcher,
N.N. Vorozhtsov Novosibirsk Institute
of Organic Chemistry of SB RAS,
9, Acad. Lavrentiev Av., Novosibirsk, 630090,

пр-т Акад. Лаврентьева, 9,
Российская Федерация,
e-mail: spopov@nioch.nsc.ru

Russian Federation,
e-mail: spopov@nioch.nsc.ru

Боровский Геннадий Борисович,
д.б.н., профессор,
заместитель директора по научной работе,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
e-mail: borovskii@sifibr.irk.ru

Gennadii B. Borovskii,
Dr. Sci. (Biology), Professor,
Vice-Director on Science,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
e-mail: borovskii@sifibr.irk