



ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

ВЕСНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2025 ТОМ 108 ВЫПУСК
VOLUME ISSUE 3



Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia

ЭКЗОМЕТАБОЛИТЫ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В КАЧЕСТВЕ СРЕДСТВ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К ТОКСИЧЕСКОМУ ВОЗДЕЙСТВИЮ АЛЮМИНИЯ

Д.В. Попыванов*, А.Е. Агеева, М.И. Мулина

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого, Киров

*ответственный за переписку, e-mail: lfast@mail.ru

Изучено влияние экзометаболитов базидиальных грибов на морфометрические параметры проростков мягкой пшеницы сорта Награда в условиях алюминиевого стресса. В ходе экспериментов проведена оценка действия внеклеточных метаболитов, полученных при глубинном культивировании на среде из пивного сусла шести видов ксилотрофных грибов: *Trametes pubescens*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis betulina*, *Plicaturopsis crispa*, *Schizophyllum commune* и *Hypsizygus marmoreus*. В работе был использован фильтрат культуральных жидкостей в разведениях 1:10 и 1:100, что позволило установить, что наиболее выраженное положительное влияние на ростовые параметры фильтрата *T. pubescens* проявлялось при разведении 1:100. При этом наблюдалось увеличение длины корней и высоты побегов по сравнению с положительным контролем, где использовался алюминий. Прочие экзометаболиты не оказывали заметного защитного действия, а в отдельных случаях (при использовании фильтрата *F. fomentarius*), даже усиливали угнетающее действие алюминия на рост растений пшеницы. Таким образом, эффект изученных экзометаболитов в значительной степени зависит от вида базидиальных грибов и концентрации фильтрата. Данные, полученные в настоящей работе, свидетельствуют о токсичности некоторых экзометаболитов базидиомицетов для растений.

Ключевые слова: ксилотрофные грибы, ионная токсичность, алюминиевый стресс, стресс-протекторы растений, погружное культивирование

Поступила в редакцию: 16.05.2025

Принята к печати: 18.08.2025

Введение

Алюминиевый стресс является одним из серьезных ограничивающих факторов для роста растений на кислых почвах. По оценкам, до 40% пахотных земель в мире имеют кислую реакцию, и токсичность ионов алюминия на таких почвах существенно угрожает продуктивности сельскохозяйственных культур (Huabin et al, 2022; Новоселова, Бакулина, 2020; Шуплецова, Щенникова, 2016; Шуплецова, Широких, 2015). Избыток подвижного Al^{3+} в кислых условиях главным образом поражает корневую систему растений: в частности, наблюдается резкое ингибирование удлинения первичного корня и снижение его жизнеспособности (Huabin et al, 2022). Это сопровождается уменьшением поглощения воды и элементов питания, угнетает рост растений и, как следствие, снижает их урожайность. Разработка методов повышения устойчивости культур к алюминиевому стрессу имеет важное значение для сельского хозяйства. Исследования показывают, что некоторые виды ксилотрофных базидиальных грибов способны улучшать всхожесть, усиливать рост и повышать устойчивость растений к различным стрессовым факторам, включая засуху и ионную токсичность (Киселева и др, 2020; Ермошин и др, 2020; Бызова и др, 2022; Никконен, 2021).

В настоящее время все больше внимания уделяется использованию биологических препаратов на основе метаболитов высших грибов базидиомицетов для защиты растений (Liu P et al, 2022). Ксилотрофные базидиальные

грибы синтезируют широкий спектр экзометаболитов – внеклеточных веществ (включая полисахариды, фенольные соединения и др.), обладающих биологической активностью. Предполагается, что эти природные метаболиты могут стимулировать рост растений и повышать их устойчивость к стрессовым факторам, выступая альтернативой химическим средствам защиты растений (Wang, 2021; Hossain, 2024). В опытах с пшеницей было показано, что экзополисахариды *Flammulina velutipes*, *Ganoderma colossus*, *Ganoderma neojaponicum*, *Grifola umbellata*, *Laetiporus sulphureus*, *Pleurotus ostreatus* ускоряли накопление биомассы и рост проростков, а также усиливали активность антиоксидантных ферментов и снижали окислительное повреждение липидов у растений (Tsivileva et al, 2024).

Установлено, что экстракт из плодового тела *Fomes fomentarius* значительно ослабляет токсичность кадмия для проростков злаков. В опытах с *Hordeum vulgare* добавление экстракта из базидиома *F. fomentarius* (1 мг/мл) снизило угнетение корневой системы под действием Cd^{2+} : длина корня составила 30% от контроля, тогда как при добавлении одного лишь кадмия она достигла только 5%. Корни проростков при совместном действии грибного экстракта и кадмия были в 6 раз длиннее, чем на среде с кадмием. Уменьшение повреждения наблюдалось и для побегов: под действием Cd высота побега снижалась на 44% от контроля, тогда как с экзометаболитом – лишь на 29%,

приближаясь к 71 % от контроля. Таким образом, экстракты из плодового тела *F. fomentarius* частично компенсировали ростовые потери от тяжелого металла. Предполагается, что это связано с антиоксидантными и хелаторными свойствами экстракта (Ermoshin et al, 2020).

Имеются сведения, что гриб *Trametes pubescens* при совместном культивировании с растениями улучшает их рост под воздействием ионной токсичности металлов. Например, в гидропонной системе с *Oryza sativa*, *T. pubescens* защищал корневую систему от Cd-стресса: гриб колонизировал корни и адсорбировал ионы Cd²⁺, снижая их концентрацию в питательной среде и токсичность для растения (Liu J et al, 2022). В результате через 15 дней содержание кадмия в тканях риса было существенно ниже – концентрация кадмия в корнях снизилась на 53.5 %, а в побегах на 86.4 % по сравнению с контролем без гриба. Растения с грибом имели более здоровые корни, близкие по морфологии к контролю без Cd, тогда как у необработанных кадмием корней наблюдалось отмирание клеток верхушки.

Схожие результаты получены на *Triticum aestivum*, инокулированный мицелием *Trametes hirsuta*. Этот гриб был выделен как эндофит из растений на свинцово-загрязненных почвах и показал высокую толерантность к Pb (Malik et al, 2020). Инокуляция проростков пшеницы мицелием *T. hirsuta* повысила их устойчивость к свинцу (1000–1500 мг/кг Pb): наблюдалось увеличение суммарного роста (биомассы) на 24 % и содержания хлорофилла в листьях на 18 % по сравнению с необработанными растениями. Это подтверждает, что взаимодействие с трутовыми грибами может улучшать рост и физиологическое состояние пшеницы на загрязненных металлами субстратах.

В целом, культуральные жидкости многих ксилотрофных базидиомицетов обладают фитостимулирующими свойствами. В недавнем широком скрининге 20 штаммов грибов (13 видов, включая *Armillaria*, *Flammulina*, *Ganoderma*, *Grifola*, *Lentinula*, *Pleurotus* и др.) обнаружено, что их внеклеточные полисахариды улучшают рост и состояние проростков пшеницы. Обработка ростков растворами экзополисахаридов (15–80 мг/л) приводила к достоверному повышению биомассы, удлинению побегов и корней, увеличению числа придаточных корней.

Методы

Объектами исследования являлись проростки пшеницы сорта «Награда». Зерновки предварительно замачивали на 12 часов в растворе экзометаболитов, выделенных из разных видов базидиомицетов при жидкофазном культивировании (изоляты TPub1, FF2/1, FF2/2, Gyps, N7, N8. Семена проращивали в рулонной культуре (на фильтровальной бумаге). Экзометаболиты грибов получали путем глубинного культивирования каждого вида гриба на жидкой питательной среде (100 мл пивного сусла, разведенного до 4° по Баллингу) в колбах Эrlenmайера объемом 250 мл с ватно-марлевыми пробками. Жидкую культуру инкубировали на орбитальном шейкере (150 об/мин) при температуре 25 °C до достижения поздней экспоненциальной фазы роста мицелия (10 дней), после чего культуральную жидкость фильтровали через фильтр белая лента. Фильтрат, содержащий экзометаболиты грибов, использовали

одновременно снижались показатели окислительного стресса – концентрация малонового диальдегида (МДА) в тканях была ниже, содержание пероксида водорода уменьшалось, а активность антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазы и пероксидазы) возрастала. Наиболее выраженный положительный эффект отмечен при концентрации около 40 мг/л. Эти данные свидетельствуют, что внеклеточные метаболиты ксилотрофных базидиомицетов способны одновременно стимулировать ростовые процессы и повышать антиоксидантную защиту растений (Tsivileva et al, 2024).

Экзометаболиты базидиальных грибов (как в форме культуральной жидкости, так и в форме жидкого мицелия) в большинстве случаев улучшают морфометрические параметры растений – увеличивают длину корней и побегов, массу, содержание хлорофилла. Особенно важно, что они частично нейтрализуют угнетающее действие тяжелых металлов (Cd, Pb) на рост, что позволяет прогнозировать схожий положительный эффект и при ионной токсичности алюминия. Таким образом, имеются основания рассматривать экзометаболиты ксилотрофных базидиомицетов как активные компоненты биопрепаратов, способных индуцировать у растений защитные реакции на стрессовые воздействия (Zhang et al., 2022).

Целью данной работы была оценка влияния влияния экзометаболитов базидиальных грибов на рост и развитие проростков мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*) сорта Награда в условиях ионной токсичности алюминия. В рамках исследования решались следующие задачи: анализ изменения морфометрических показателей проростков (длина корней, высота побегов, масса проростков) под действием экзометаболитов некоторых видов грибов; оценка способности экзометаболитов снижать негативное влияние ионов алюминия на рост пшеницы; сравнение эффективности экзометаболитов разных видов базидиомицетов – *Trametes pubescens* (TPub1), *Fomes fomentarius* (FF2/1), *Fomitopsis betulina* (FF2/2), *Gypsizigus marmoreus* (Gyps), *Plicaturopsis crispa* (N7), *Schizophyllum commune* (N8) – в качестве стимуляторов роста и потенциальных средств защиты растений от алюминиевого стресса на примере пшеницы.

в опытах в двух вариантах – разбавление 1:10 и 1:100 (с дистиллированной водой). Контролем служила среда в аналогичном разведении.

Для создания стрессовых условий в рулонной культуре использовали раствор соли алюминия Al₂(SO₄)₃·18H₂O в концентрации ионов алюминия (Al³⁺) 30 мг/л. Контрольными условиями считалась дистиллированная вода. Культивирование растений проводили в течение 10 суток с фотопериодом 16 ч./сут. при температуре 23–25 °C.

По окончании опыта в каждом варианте измеряли длину корня и высоту ростка (мм), определяли сырой вес биомассы проростков без зерновки (г), а также подсчитывали процент прорастания семян (всходесть, %). Каждый вариант опыта закладывали в трех биологических повторностях (n=3). Полученные данные обработаны методами дисперсионного анализа. Достоверность различий между

средними значениями оценивали с помощью однофакторного ANOVA с последующим тестом Дункана при уровне значимости $p \leq 0.05$. Различия считались статистически значимыми при отсутствии пересечения соответствующих

групп согласно критерию Дункана (обозначаемых разными буквами). Статистическая обработка выполнена в программе SPSSSTATISTICS 23.0.0.0.

Результаты

Алюминийоказал выраженное ингибирующее действие на рост проростков пшеницы. В контроле без Al^{3+} средняя длина корня за период опыта достигала около 150 мм, тогда как в условиях алюминиевого стресса (контроль с добавлением алюминия без экзометаболитов) она составила всего около 40 мм, то есть уменьшилась почти в 4 раза. Длина надземной части (проростка) снизилась менее значительно: с 114 мм (контроль) до 102 мм при действии Al^{3+} , а сырой вес одного проростка уменьшился с 0.38 г до 0.32 г. Доля проросших в присутствии Al^{3+} семян уменьшилась незначительно (с 95% до 93%), что свидетельствует о том, что основное воздействие алюминиевого стресса проявляется именно в торможении роста корней и побегов, а не в остановке прорастания семян (табл. 1).

Добавление культуральной жидкости (КЖ) базидиомицетов в среду проращивания привело к существенным различиям в ростовых показателях проростков по сравнению с положительным контролем. В положительном контроле алюминий угнетал рост корней по сравнению с контролем без Al^{3+} . Вариант с добавлением разбавленной (1:100) КЖ показал частичное смягчение воздействия Al^{3+} : средняя длина корня увеличилась в 1.5 раза. Экзометаболиты *Trametes pubescens* в разведении 1:100 также несколько улучшили рост корней (на 25%), хотя этот эффект был менее выражен. Напротив, некоторые экзометаболиты усиливали угнетение корней по сравнению с положительным контролем – например, КЖ *Fomes fomentarius* при концентрации 1:10 приводил к сокращению длины корня на 38%, а КЖ *Hypsizygus marmoreus* – на 28%.

Таблица 1. Морфометрические показатели проростков пшеницы на стрессовом фоне с ионной токсичностью алюминия после обработки экзополисахаридами грибов

Table 1. Morphometric parameters of wheat seedlings under stress with aluminum ion toxicity after treatment with mushroom exopolysaccharides

Вариант Variant	Длина корня, мм Root lenth, mm	Длина побега, мм Shoot length, mm	Биомасса, г Biomass, g	Всходесть, % Germination, %
1. Контроль с дист. водой Control (distilled water)	150±6 i	114±9 hi	0.38±0.03 g	95±4 f-h
2. Соль алюминия Aluminium salt	40±3 d-f	102±9 f-h	0.32±0.08 c-g	93±6 f-h
3. Сусло 1:10 Wort 1:10	48±4 ef	97±3 d-h	0.32±0.02 c-g	99±2 h
4. Сусло 1:100 Wort 1:100	66±3 g	105±8 f-h	0.34±0.03 e-g	96±3 gh
5. FF2/1 1:10	25±2 a	58±2 a	0.22±0.02 a-b	96±3 gh
6. FF2/1 1:100	41±7 d-f	89±8 c-f	0.32±0.03 d-g	99±2 h
7. TPub 1:10	40±6 d-f	96±9 d-g	0.33±0.03 e-g	97±4 h
8. TPub 1:100	49±5 f	113±3 g-i	0.34±0.04 fg	97±4 h
9. FF2/2 1:10	32±10 ab	104±9 f-h	0.27±0.04 b-f	73±9 a-c
10. FF2/2 1:100	29±3 ab	99±10 e-h	0.23±0.06 ab	81±2 c-e
11. Gyps 1:10	28±4 ab	95±9 d-f	0.24±0.04 a-c	87±10 e-g
12. Gyps 1:100	23±3 ab	88±10 c-f	0.25±0.07 a-d	98±2 h
13. N8 1:10	36±1 b-d	83±5 b-e	0.26±0.07 b-e	80±10 b-e
14. N8 1:100	27±3 ab	82±14 b-d	0.23±0.01 a-b	72±11 a-c
15. N7 1:10	40±2 c-e	80±8 b-d	0.28±0.02 b-f	86±7 d-f
16. N7 1:100	31±1 a-c	71±11 a-b	0.18±0.04 a	68±3 a

В количественном отношении наибольший положительный эффект на рост корней среди испытанных вариантов оказало добавление пивного сусла в концентрации 1:100, длина корня в этом случае была в 1.6 раза больше, чем при положительном контроле (66 мм против 40 мм). По результатам статистического анализа это увеличение оказалось достоверным ($p \leq 0.05$): согласно тесту Дункана вариант с суслом 1:100 образовал отдельную группу (g) по длине корня, отличную от контроля с Al^{3+} (группа d–f). Экзометаболиты *Trametes pubescens* в разведении 1:100 также способствовали некоторому удлинению корней (до 49 мм, что на 22% больше, чем при положительном контроле). Однако данное различие не было статистически значимым (группа f по тесту Дункана, совпадающая с группой алюминиевого контроля d–f). При меньшем разведении *T. pubescens* (1:10) эффект практически отсутствовал – длина корней (40 мм) осталась на уровне положительного контроля. Добавка экзометаболитов *Fomes fomentarius* продемонстрировала нейтральный или отрицательный результат. Так, при разбавлении 1:100 длина корней (41 мм) не отличалась от варианта с положительным контролем, тогда как при более высокой концентрации (1:10) наблюдалось сильное угнетение корневой системы – средняя длина корня снизилась до 25 мм. Данная величина была минимальной среди всех изученных вариантов, и статистически она достоверно отличалась от контроля с Al^{3+} (группа “a” против d–f, $p \leq 0.05$), то есть экзометаболиты *Fomes fomentarius* усугубили ионную токсичность алюминия для корней.

Экзометаболиты других исследованных грибов (*Fomitopsis betulina*, *Plicaturopsis crispa*, *Schizophyllum commune* и *Hypsizygus marmoreus*) не проявили значимой протекторной способности от действия Al^{3+} . КЖ данных видов базидиомицетов не приводило к значимому увеличению длины корней или побегов по сравнению с положительным контролем. В некоторых случаях отмечался даже отрицательный эффект, сходный с воздействием *Fomes fomentarius*. При оработке зерновок пшеницы КЖ *Fomitopsis betulina* и *Plicaturopsis crispa* в разведении 1:10 длина корней была на уровне 36–39 мм (что сопоставимо со положительным контролем), тогда как при разведении 1:100 показатели ухудшились (на 27–31 мм). Аналогично для КЖ *Schizophyllum commune* наблюдалось отсутствие положительного эффекта: длина корней оставалась около 30–40 мм (в пределах ошибки контроля). Таким образом, ни одна из данных КЖ не показала достоверного улучшения корнеобразования по сравнению с положительным контролем, по тесту Дункана они не образовывали отдельных групп.

Обсуждение

Полученные результаты демонстрируют, что действие экзометаболитов базидиальных грибов на рост проростков пшеницы в условиях алюминиевого стресса значительно варьирует в зависимости от вида гриба и концентрации фильтрата. Присутствие фитотоксичных ионов Al^{3+} в среде резко угнетает развитие корневой системы пшеницы (Huabin et al, 2022). Первичная реакция на Al^{3+} – подавление роста корней и повреждение меристемы корней

Длина побегов проростков значительно меньше изменилась при воздействии алюминия, влияние КЖ на этот показатель также было менее выраженным. В отрицательном контроле (дистиллированная вода) длина побега составляла 114 мм, в положительном (с алюминием) – 102 мм. Обработка *T. pubescens* 1:100 дала некоторое увеличение высоты побега (в среднем до 113 мм, достигая уровня отрицательного контроля). Однако из-за высокой вариабельности это различие не значимо статистически ($p > 0.05$). КЖ других грибов не влияли или незначительно уменьшали высоту побегов: например, при обработке КЖ *F. fomentarius* 1:10 побеги были самыми короткими (58 мм), что достоверно меньше контроля с Al^{3+} (по тесту Дункана вариант *F. fomentarius* 1:10 образовал отдельную группу “a” и по длине побега). Варианты с КЖ *H. marmoreus*, *F. betulina*, *P. crispa*, *S. commune* обеспечивали длину побега в диапазоне 70–95 мм, что статистически не отличалось от положительного контроля (102 мм) из-за большой дисперсии данных.

Вес сухой биомассы проростков в условиях ионной токсичности алюминия несколько снижался (средний вес одного проростка 0.32 г против 0.38 г в контроле без Al^{3+}). Существенного увеличения этого показателя при обработке КЖ не отмечено – ни один из вариантов не восстановил биомассу до уровня без стресса. Тем не менее, в вариантах с КЖ *T. pubescens* 1:100 и с добавлением сусла 1:100 биомасса была незначительно выше (0.34 г) по сравнению с положительным контролем (0.32 г), несмотря на это, разницы по критерию Дункана не обнаружено. Напротив, некоторые КЖ приводили к достоверному уменьшению биомассы: так, под действием *F. fomentarius* 1:10 биомасса снизилась до 0.22 г (0.32 г положительный контроль; $p \leq 0.05$), что согласуется с данными по длине корней. Минимальное значение сухой массы (0.18 г) наблюдалось у проростков, обработанных КЖ *S. commune* при разведении 1:100, что указывает на негативный эффект метаболитов гриба.

Всходесть семян в целом незначительно зависела от различных КЖ, оставаясь достаточно высоким в большинстве вариантов. В отрицательном контроле без алюминия всхожесть составляла 95%, в положительном – около 93%. Некоторые КЖ, наоборот, угнетали прорастание: так, КЖ *F. betulina* 1:10 снижала всхожесть до 73%, минимальное значение – 68% – отмечено для КЖ *S. commune* 1:100. Эти варианты достоверно отличались от контроля ($p \leq 0.05$) и образовали отдельные группы с самыми низкими значениями всхожести. Таким образом, отдельные экзометаболиты при определенных концентрациях могут тормозить не только рост, но и процесс прорастания семян.

– приводит к сокращению поглощения питательных веществ и воды, что ограничивает рост надземной части и накопление биомассы растений (Huabin et al, 2022).

Экзометаболиты грибов показали разноплановое действие. Наиболее перспективным оказался фильтрат *T. pubescens* в разбавлении 1:100 – при его добавлении наблюдалось наибольшее восстановление роста корней и побегов пшеницы под действием Al^{3+} . Хотя статистически

прибавка длины корня КЖ 1:100 не достигла достоверности, тенденция к улучшению прослеживалась (рост корня +22%, побега +10% против стрессового контроля). Это позволяет считать *T. pubescens* источником соединений, потенциально смягчающих алюминиевый стресс у растений. Известно, что некоторые базидиомицеты вырабатывают биополимеры с фитостимулирующими свойствами (Nijgi M, 2023). Возможно, *T. pubescens* секретирует во внешнюю среду полисахариды, способные выступать элиситорами защитных реакций у растений или непосредственно нейтрализовать стрессовые факторы. В работе Tsivileva et al. (2024) показано, что внеклеточные полисахариды многих ксилотрофных грибов улучшают рост пшеницы и активируют ее антиоксидантную систему (повышают активность супeroxиддисмутазы, пероксидазы и уменьшают накопление перекиси и малонового дигидрофталоидида). Вероятно, экзометаболиты *T. pubescens* могут действовать сходным образом, повышая антиоксидантную защиту в корнях и тем самым ослабляя повреждающее действие активных форм кислорода, индуцированных Al³⁺ (Tsivileva et al., 2024).

В противоположность *T. pubescens*, экзометаболиты ряда других грибов не только не проявили защитного эффекта, но и усилили стрессовое угнетение. Так, КЖ *F. fomentarius* (1:10) воздействовал на проростки более отрицательно, чем положительный контроль. Вероятная причина – наличие в культуральной жидкости *F. fomentarius* фитотоксичных вторичных метаболитов. Известно, что *F. fomentarius* содержит различные органические кислоты, терпеновые соединения и фенолы, обладающие биологической активностью. (Huabin et al, 2022). В эксперименте было установлено, что метаболиты *F. fomentarius* непригодны в качестве протектора от Al-стресса.

Интересный результат получен относительно всхожести семян. В большинстве вариантов обработка КЖ не препятствовала прорастанию – семена достаточно успешно прорастали ($\geq 90\%$ всхожести). Это говорит о том, что зародыши семян способны переносить указанные воздействия по крайней мере до выхода ростка. Однако, в отдельных вариантах (особенно *F. betulina* 1:10, *S. commune* 1:100) всхожесть значительно снизилась (до 68–73%). Вероятно, некоторые экзометаболиты КЖ способны проникать в семена или подавлять их на ранних стадиях прорастания. Например, значительное количество растворимых фенольных соединений в растворе могло препятствовать поглощению воды или повредить зародышевые ткани. (Gholami, 2023).

Таким образом данный эксперимент выявил, что экзометаболиты *T. pubescens* обладают свойствами биостимулятора роста мягкой пшеницы при токсическом воздействии Al³⁺. В то же время экзометаболиты остальных исследованных грибов, в особенности *Fomes fomentarius*, оказывают негативное действие на проростки.

Действие культуральных жидкостей грибов многофакторное. Основные выявленные механизмы, с помощью которых экзометаболиты улучшают рост растений и их стрессоустойчивость, включают следующие:

1. Хелатообразование и иммобилизация ионов металлов. Грибы способны вырабатывать органические кислоты (например, оксаловую, цитратную) и другие метаболиты, связывающие токсичные металлы-ионы во внеклеточном пространстве. В случае *Trametes pubescens* показано, что гриб адсорбирует и аккумулирует некоторые тяжелые металлы в своей биомассе, значительно снижая остаточную концентрацию ионов в окружающей среде (Liu J, 2022). За счет этого уменьшается воздействие токсиканта на корни растений. Многие грибы реализуют подобные механизмы детоксикации: они либо исключают металл из биосистемы (осаждение в нерастворимые соли, депонирование в клеточных стенках), либо накапливают его внутри собственных структур (Elhamouly et al, 2022). В результате, при добавлении культуральной жидкости, содержащей такие хелаторы, токсичные ионы Al³⁺ могут образовывать комплексы, менее доступные для поглощения корнями. Это эксклюзионный механизм повышения устойчивости растений к алюминию, аналогичный естественному выделению корнями органических кислот для связывания Al³⁺ во внешней среде.

2. Антиоксидантное действие и снижение оксидативного стресса. Тяжелые металлы и Al³⁺ в том числе вызывают в растениях оксидативный стресс – накопление активных форм кислорода (H₂O₂, радикалов), что повреждает клетки. Экзометаболиты грибов богаты антиоксидантами, способными нейтрализовать эти свободные радикалы. Так, экстракт *Fomes fomentarius* содержит фенольные соединения (по оценке 3.5 мкг/мл в пересчете на фенолы) и показал высокую антирадикальную активность: в тесте ABTS* он ингибирировал 51% радикалов, что сопоставимо с действием стандарта – рутином (Ermoshin et al, 2020). Наличие таких полифенолов может защищать клетки растений, поглощая активные формы кислорода (АФК), образующиеся под действием Al³⁺. Кроме прямого химического нейтрализующего эффекта, экзометаболиты способны уменьшить образование АФК в растениях. В вышеупомянутом исследовании с экзополимерами грибов наблюдалось снижение уровня перекиси водорода и малондиальдегида в тканях обработанных проростков пшеницы (Licaj et al., 2024), что указывает на уменьшение степени окислительного повреждения. Вероятно, грибные компоненты нейтрализуют супероксид и перекись, либо препятствуют их избыточной генерации (например, защищая мембранные от повреждения Al³⁺ и тем самым снижая действие АФК).

3. Индукция антиоксидантных ферментов и стресс-защитных систем в растении. Помимо прямого антиоксидантного эффекта, экзометаболиты могут выступать сигналами, приводя в готовность собственную защитную систему растения. Отмечено, что обработка внеклеточными полисахаридами грибов стимулирует активность ферментов антиоксидантной защиты у пшеницы – например, супероксиддисмутазы (СОД) и пероксидазы (Sun et al, 2024). СОД и пероксидаза составляют ключевой ферментный блок детоксикации: СОД переводит супероксидные радикалы в H₂O₂, а пероксидазы разлагают H₂O₂ до воды (Pomortsev et al, 2022). Повышение активности этих ферментов под действием грибных метаболитов было

значительным (в отдельных вариантах +150% к СОД, +40% к пероксидазе против контроля) и сопровождалось снижением накопления H_2O_2 и МДА в растениях. Интересно, что небольшое остаточное повышение уровня H_2O_2 (в пределах 4–7% к контролю) при обработке некоторыми грибными экзометаболитами, по-видимому, играет сигнальную роль – перекись водорода в малых количествах служит вторичным мессенджером, запускающим экспрессию генов антиоксидантной защиты и других стресс-соустойчивых компонентов (Bekkaye et al, 2023). Таким образом, грибные экзометаболиты могут «тренировать» растение, включая системную приобретенную устойчивость: это похоже на эффект известных элиситоров, активирующих пути защитных фитогормонов (салациловая кислота, жасмонат и пр.) и усиливающих устойчивость к стрессорам. Некоторые полисахариды грибов (например, β -глюкан шизофиллан у *Schizophyllum commune*) известны как иммуномодуляторы у растений и могли бы стимулировать укрепление клеточных стенок и антиоксидантный статус аналогично бактериальным экзополисахаридам (Naseem, Bano, 2014).

4. Фитогормоноподобное действие и стимуляция роста. Многие грибы продуцируют соединения, влияющие на рост растений как гормоны. В культуральной жидкости могут присутствовать аналоги ауксинов, цитокининов, гиббереллинов или их предшественники. В частности, показано, что *Hypsizygus marmoreus* накапливает в мицелиальной массе целый ряд индолевых соединений:

L-триптофан, 5-гидрокси-триптофан, триметилтриптамин, мелатонин и др. (Kała et al, 2022). Триптофан и производные могут служить основой для синтеза индолилуксусной кислоты – ключевого фитогормона-ауксина, стимулирующего рост корней. Мелатонин является мощным антиоксидантом и сигналом, повышающим устойчивость растений к неблагоприятным факторам (известно, что экзогенный мелатонин улучшает рост корней и снижает повреждения от солевого и тяжелометального стресса у растений за счет активации антиоксидантных генов). Таким образом, экстракти таких грибов, как *H. marmoreus*, могут обладать гормоноподобным эффектом – например, вызывать увеличение длины корней и числа боковых корешков (аналогично действию ауксина) или задерживать старение листьев (как цитокинины). В экспериментах действительно наблюдались изменения архитектуры корневой системы: под действием грибных метаболитов у пшеницы удлинялись главные корни и возрастало число придаточных (Tsivileva et al, 2024), что потенциально позволяет растению эффективнее добывать воду и избегать поверхностных токсичных слоев почвы (Traxler, 2022). Это косвенно подтверждает наличие у грибов специальных метаболитов, регулирующих транспорт металлов. Если такие метаболиты поступают в растение, они теоретически могут модулировать проницаемость мембран для Al^{3+} или стимулировать отток/изоляцию алюминия в вакуолях (внутренний толерантный механизм).

Заключение

Эксперимент показал, что экзометаболиты базидиальных грибов существенно влияют на рост проростков пшеницы сорта Награда в условиях алюминиевого стресса. Токсическое действие ионов Al^{3+} выражалось в резком угнетении роста корней (сокращение длины на 73%) и снижении биомассы проростков. Обработка культуральной жидкостью базидиомицетов привела к частичному ослаблению негативного эффекта Al^{3+} , вероятно за счет компонентов питательной среды, взаимодействующих с алюминием. Среди шести протестированных видов грибов положительный эффект отмечен у КЖ *Trametes pubescens*: его внеклеточные метаболиты при разведении 1:100 несколько стимулировали рост корней и побегов пшеницы под воздействием Al^{3+} . Экзометаболиты других видов (*Fomes fomentarius*, *Fomitopsis betulina*, *Plicaturopsis crispa*, *Schizophyllum commune*, *Hypsizygus marmoreus*) не показали значимого защитного действия. Более того, концентрированные фильтраты *F. fomentarius* и некоторых других грибов даже усиливали ингибиование роста (длина корней снижалась дополнительно на 25–30% по сравнению со стрессовым контролем). Статистически достоверные различия между вариантами подтверждены тестом Дункана ($p \leq 0.05$): например, минимальная длина корней отмечена при обработке *F. fomentarius* 1:10 (группа “а”), а максимальная – при добавлении сусла 1:100 (группа “г”), тогда как *Trametes* 1:100 занял промежуточное положение (группа “ф”, близкую к контролю с Al).

В заключение, экзометаболиты базидиальных грибов представляют интерес как потенциальные биостимуляторы роста и защитные средства для растений, однако их эффективность сильно зависит от вида гриба и концентрации. Наиболее перспективным объектом для дальнейших исследований является *T. pubescens*, экзометаболиты которого способны снижать токсический эффект алюминия у пшеницы. Полученные результаты закладывают основу для разработки новых биопрепаратов на основе метаболитов грибов, применение которых может повысить устойчивость сельскохозяйственных культур к токсичному воздействию алюминия и другим абиотическим стрессорам.

Библиографический список (References)

Бызова МА, Ермошин АА, Киселева ИС (2022) Экстракти трутовых грибов уменьшают цитотоксичность ионов кадмия в *Hordeum*-тесте. *Биомика* 14(4):310–314. <https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2022-30>

Ермошин АА, Синенко ОС, Никконен ИВ, Новиков ВВ

и др (2020) Экстракти ксилотрофных грибов снижают токсическое действие ионов кадмия у ячменя. *Современные подходы и методы в защите растений*. 76–77.

Киселева ИС, Ермошин АА, Нсенгиюмва ДС, Балабанов ПА и др (2020) Экстракти трутовых грибов как

- регуляторы роста растений. Актуальные вопросы органической химии и биотехнологии. Екатеринбург: УрФУ. 491–494.
- Никконен ИВ, Новиков ВВ, Ермошин АА (2021) Экстракты ксилотрофных базидиомицетов как биопротекторные препараты в растениеводстве. В сб.: *Биосистемы: организация, поведение, управление*. Нижний Новгород: НИГУ им. Н.И. Лобачевского, 159.
- Новоселова НВ, Бакулина АВ (2020) Молекулярные маркеры в селекции сортов ячменя, устойчивых к ионной токсичности. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока* 21(1):07–17. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.1.07-17>
- Шуплецова ОН, Широких ИГ (2015) Повышение устойчивости ячменя к токсичности металлов и осмотическому стрессу путем клеточной селекции. *Зерновое хозяйство России* (1):57–62.
- Шуплецова ОН, Щенникова ИН (2016) Результаты использования клеточных технологий в создании новых сортов ячменя, устойчивых к токсичности алюминия и засухе. *Вавиловский журнал генетики и селекции* 20(5):623–628. <https://doi.org/10.18699/VJ16.183>
- Bekkaye M, Baha N, Behairi S, MariaPerez Clemente R et al (2023) Impact of bio-inoculation with halotolerant rhizobacteria on growth, physiological, and hormonal responses of durum wheat under salt stress. *J Plant Growth Regul* 42(10):6549–6564. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10901-0>
- Chasov AV, Minibayeva FV (2009). Effect of exogenous phenols on superoxide production by extracellular peroxidase from wheat seedling roots. *Biochemistry (Moscow)* 74:766–774. <https://doi.org/10.1134/S0006297909070098>
- Elhamouly NA, Hewedy OA, Zaitoon A, Miraples A et al (2022). The hidden power of secondary metabolites in plant-fungi interactions and sustainable phytoremediation. *Front Plant Sci* 13:1044896. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1044896>
- Ermoshin A, Kiseleva I, Sinenko O, Nikkonen I et al (2020) *Fomes fomentarius* Extract Decrease Negative Impact of Cadmium Ions in Barley Seedlings. *Biol Life Sci Forum* 4(1):94. <https://doi.org/10.3390/IECPS2020-08746>
- Gholami H, Abdolshahi R, Mohayeqi M, Esmaeilizadeh-Moghadam M (2023) Investigation of coleoptile and mesocotyl as the most important factors for the establishment of bread wheat seed under rain-fed conditions. *Iran J Seed Res* 9(2):63–76. <https://doi.org/10.61186/yujs.9.2.63>
- Hijri M (2023) Microbial-based plant biostimulants. *Microorganisms* 11(3):686. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11030686>
- Hossain MM, Sultana F, Khan S, Nayeema J et al (2024) Carrageenan as biostimulants and bio-elicitors: plant growth and defense responses. *Stress Biol* 4(1):3. <https://doi.org/10.1007/s44154-023-00143-9>
- Huabin L, Rong Z, Kai S, Weixiang L et al (2022) Aluminum stress signaling, response, and adaptive mechanisms in plants. *Plant Signal Behav* 17(1):2057060. <https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2057060>
- Kała K, Pająk W, Sułkowska-Ziaja K, Krakowska A et al (2022) *Hypsizygus marmoreus* as a source of indole compounds and other bioactive substances with health-promoting activities. *Molecules* 27(24):8917. <https://doi.org/10.3390/molecules27248917>
- Licaj I, Germinario C, Di Meo MC, Varricchio E et al (2024) The physiology and anatomy study in leaves of Saragolla and Svevo wheat cultivars under polyethylene glycol-simulated drought stress. *Funct Plant Biol* 51(2): FP23151. <https://doi.org/10.1071/FP23151>
- Liu J, Fu P, Wang L, Lin X et al (2022) A fungus (*Trametes pubescens*) resists cadmium toxicity by rewiring nitrogen metabolism and enhancing energy metabolism. *Front Microbiol* 13:040579. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1040579>
- Liu P, Wu X, Gong B, Lü G et al (2022) Review of the mechanisms by which transcription factors and exogenous substances regulate ROS metabolism under abiotic stress. *Antioxidants* 11(11):2106. <https://doi.org/10.3390/nano11102670>
- Malik A, Butt TA, Naqvi STA, Yousaf S, Qureshi MK et al (2020) Lead tolerant endophyte *Trametes hirsuta* improved the growth and lead accumulation in the vegetative parts of *Triticum aestivum* L. *Heliyon* 6(7):e04188. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e04188>
- Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci* 9(10):490–498. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.08.009>
- Naseem H, Bano A (2014) Role of plant growth-promoting rhizobacteria and their exopolysaccharide in drought tolerance of maize. *J Plant Interact* 9(1):689–701
- Pomortsev AV, Dorofeev NV, Adamovich SN, Oborina EN (2022) Effect of protatranes on the physiological parameters of spring wheat under chloride salinity conditions. *Izv Vuzov Prikl Biotechnol* 12(3):485–490. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2022-12-3-485-490>
- Sun Y, Xie X, Jiang CJ (2024) Antioxidant agriculture for stress-resilient crop production: Field practice. *Antioxidants* 13(2):164. <https://doi.org/10.3390/antiox13020164>
- Traxler L (2022). Potential of *Schizophyllum commune* for mycoremediation at the Chernobyl exclusion zone. Diss. Dissertation, Jena, Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- Tsivileva O, Shaternikov A, Evseeva N (2024) Basidiomycetes polysaccharides regulate growth and antioxidant defense system in wheat. *Int J Mol Sci* 25(13):6877. <https://doi.org/10.3390/ijms25136877>
- Wang A, Li J, Al-Huqail AA, Al-Harbi MS et al (2021) Mechanisms of chitosan nanoparticles in the regulation of cold stress resistance in banana plants. *Nanomaterials* 11(10):2670. <https://doi.org/10.3390/nano11102670>
- Zhang, T.; Wang, Y.; Ma, X.; Ouyang, Z.; Deng, L.; Shen, S.; Dong, X.; Du, N.; Dong, H.; Guo, Z. (2022) Melatonin Alleviates Copper Toxicity via Improving ROS Metabolism and Antioxidant Defense Response in Tomato Seedlings. *Antioxidants* 11:758. <https://doi.org/10.3390/antiox11040758>

Translation of Russian References

- Byzova MA, Ermoshin AA, Kiseleva IS (2022) [Extracts of polypore fungi reduce cadmium ion cytotoxicity in *Hordeum* test]. *Biomics* 14(4):310–314. <https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2022-30> (in Russian)
- Ermoshin AA, Sinenko OS, Nikkonen IV, Novikov VV et al (2020) [Extracts of xylotrophic fungi reduce the toxic effect of cadmium ions in barley]. *Modern Approaches and Methods in Plant Protection*, 76–77 (In Russian)
- Kiseleva IS, Ermoshin AA, Nsengiyumva DS, Balabanov PA et al (2020) [Extracts of polypore fungi as plant growth regulators]. *Topical Issues of Organic Chemistry and Biotechnology*. Ekaterinburg, Ural Federal University, 491–494 (in Russian)
- Nikkonen IV, Novikov VV, Ermoshin AA (2021) [Extracts of xylotrophic basidiomycetes as bioprotective preparations in crop production]. *Biosystems: Organization, Behavior, Control*. Nizhny Novgorod, Lobachevsky State University, 159 (in Russian)
- Novoselova NV, Bakulina AV (2020) [Molecular markers in barley breeding for ion toxicity resistance]. *Agricultural Science of the Euro-North-East* 21(1):7–17. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.1.07-17> (in Russian)
- Shupletsova ON, Shirokikh IG (2015) [Improving barley resistance to metal toxicity and osmotic stress through cell selection]. *Grain Farming of Russia* (1):57–62. (in Russian)
- Shupletsova ON, Shchennikova IN (2016) [Results of using cell technologies in creating new barley varieties resistant to aluminum toxicity and drought]. *Vavilov J Genetics and Breeding* 20(5):623–628. <https://doi.org/10.18699/VJ16.183> (in Russian)

Plant Protection News, 2025, 108(3), p. 141–148

OECD+WoS: 4.01+AM (Agronomy), 1.06+RQ (Mycology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2025-108-3-17057>

Full-text article

EXOMETABOLITES OF BASIDIOMYCETES AS A MEANS TO INCREASE WHEAT RESISTANCE TO TOXIC ACTION OF ALUMINUM

D.V. Popyvanov*, A.E. Ageeva, M.I. Mulina

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, Kirov, Russia

*corresponding author, e-mail: Ifast@mail.ru

The effect of exometabolites of basidial fungi on the morphometric parameters of soft wheat seedlings (*Triticum aestivum*) of the Premium variety under aluminum stress was studied. Extracellular metabolites were evaluated, obtained by deep cultivation on beer wort medium of six species of xylotrophic fungi: *Trametes pubescens*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis betulina*, *Plicaturopsis crassa*, *Schizophyllum commune*, and *Hypsizygus marmoreus*. The filtrate of cultural fluids (CF) in dilutions of 1:10 and 1:100 was used in the work. The most pronounced positive effect on the growth parameters of *T. pubescens* filtrate was found at a dilution of 1:100. A partial increase in root length and shoot height was observed compared to the positive control with aluminum. Other exometabolites didn't show a noticeable protective effect, and in some cases (*F. fomentarius*), wheat growth inhibition was increased. The effect of exometabolites strongly depended on the fungal species and concentration of the filtrate. The data obtained indicate the toxicity of some exometabolites of basidiomycetes to plants.

Keywords: xylotrophic fungi, ion toxicity, aluminum stress, plant stress protectants, submerged cultivation

Submitted: 16.05.2025

Accepted: 18.08.2025