

УДК 619.611.573.616:092.632.636.578:582.29

ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ МИКРОМИЦЕТОВ В РАСТЕНИЯХ СЕМЕЙСТВА Brassicaceae (Cruciferae)

© 2022 г. А. А. Буркин*, Г. П. Кононенко*.*

*ВНИИ ветеринарной санитарии, гигиены и экологии – филиал ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН, Звенигородское ш., 5, Москва, 123022 Россия

@E-mail: kononenkogr@mail.ru

Поступила в редакцию 23.07.2020 г.

После доработки 21.01.2021 г.

Принята к публикации 21.01.2021 г.

Методом непрямого конкурентного иммуноферментного анализа изучена встречаемость 16 микотоксинов в дикорастущих травах семейства Капустные (Крестоцветные), типичных для биоценозов Центральной России. Альтернариол, циклопиазоновая кислота и сумма эргоалкалоидов у всех растений, представляющих 13 родов, обнаружены с частотой от 52 до 100%, тогда как остальные анализированные вещества – фузариотоксины и метаболиты, собственные микромицетам других таксонов (охратоксин А, цитринин, стеригматоцистин, афлатоксин В₁, микофеноловая кислота, эмодин, PR-токсин, роридин А) – либо отсутствовали, либо были детектированы реже в количествах, близких к пределу определения метода. У отдельных растений наблюдалась повышенная частота выявления Т-2 токсина, дезоксиниваленола, диацетоксисцирпенола и других минорных компонентов. Установлены особенности распределения микотоксинов по вегетативным и генеративным органам капусты полевой (*Brassica campestris* L.), сурепицы дуговидной (*Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb.) и свербиги восточной (*Bunias orientalis* L.), при этом отчетливой сезонной динамики накопления микотоксинов у этих растений не выявлено.

Ключевые слова: дикорастущие крестоцветные травы, микотоксины, иммуноферментный анализ

DOI: 10.31857/S1026347022030052

Травянистые сосудистые растения относятся к уникальным биологическим объектам, наделенным совершенными механизмами адаптации к многообразию факторов окружающей среды, в том числе, к грибным сообществам как извне, так и изнутри (Zhang *et al.*, 2006; Rodriguez *et al.*, 2009). Растения и микроскопические грибы способны реализовывать широкий спектр контактов и отношений – от простых конкурентных реакций до многообразных форм совместного существования (Zabalgogezcoa, 2008). Для многих ассоциированных микроскопических грибов известна способность к биосинтезу токсичных метаболитов (Weidenböner, 2001), однако их вклад и степень участия в жизнедеятельности организма-хозяина долгое время оставались неясными. Постановка такой задачи стала возможной благодаря разработке унифицированной методологии иммунохимического анализа, позволяющей избирательно и с необходимой чувствительностью детектировать микотоксины разной структурной принадлежности (Кононенко, Буркин, 2002). В ходе обследования растений сем. Fabaceae нескольких таксономических групп были получены первые сведения о видовых особенностях и сезонных изменениях в

накоплении токсичных метаболитов ассоциированных микромицетов (Буркин, Кононенко, 2018; Кононенко, Буркин, 2018, 2019). Изучение крестоцветных растений, как неперменной составляющей луговых экосистем в Центральной России, стало продолжением этого направления.

Цель работы – изучить встречаемость и содержание микотоксинов у крестоцветных травянистых растений разной родовой принадлежности и изменчивость метаболического профиля по срокам вегетации и отдельным органам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования были 289 образцов дикорастущих трав, представляющие 13 родов семейства – Brassicaceae (Cruciferae) – чесночница черешковая (*Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande), бурачок шершавый (*Alyssum hirsutum* Bieb.), хрен обыкновенный (*Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb.), сурепица дуговидная (*Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb.), капуста полевая (*Brassica campestris* L.), свербига восточная (*Bunias orientalis* L.), сумочник пастуший (*Capcella bursa-pastoris* (L.) Medik.), желтуш-

ник золотистый (*Erysimum aureum* Bieb.), редька полевая (*Raphanus raphanistrum* L.), жерушник болотный (*Rorippa palustris* (L.) Bess.), гулявники (*Sisymbrium* spp.), горчица белая (*Sinapis alba* L.), ярутка полевая (*Thlaspi arvense* L.). Видовую идентификацию растений проводили по определителям (Губанов и др., 2003; Скворцов, 2004).

Наземные части цельных растений, срезанных на высоте 3–5 см от поверхности почвы, отбирали регулярно с недельным интервалом в мае-июле 2017–2019 гг. на трех участках луговин в Московской и Тверской областях, выбранных с учетом наибольшего разнообразия видов крестоцветных растений. После краткосрочной транспортировки часть образцов разделяли на фрагменты (стебли, листья, цветки, стручки и стручочки с семенами). Далее их выдерживали в проветриваемом помещении при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния и перед началом анализа измельчали в лабораторной мельнице. Для экстракции применяли смесь ацетонитрила и воды в объемном соотношении 84:16 при расходе 10 мл на 1 г навески. Экстракты после 10-кратного разбавления буферным раствором использовали для непрямого конкурентного иммуноферментного анализа. Микотоксины – Т-2-токсин (Т-2), ди-ацетоксисцирпенол (ДАС), дезоксиниваленол (ДОН), зеараленон (ЗЕН), фумонизины (ФУМ), эргоалкалоиды (ЭА), альтернариол (АОЛ), роридин А (РОА), афлатоксин В₁ (АВ₁), стеригматоцистин (СТЕ), циклопиазоновую кислоту (ЦПК), эмодин (ЭМО), охратоксин А (ОА), цитринин (ЦИТ), микрофеноловую кислоту (МФК), PR-токсин (PR) – анализировали с помощью аттестованных иммуноферментных тест-систем (Конonenko *et al.*, 2015). Нижний предел количественных измерений составил 2 (Т-2, ЭА, АВ₁), 4 (ОА, СТЕ, РОА), 15 (АОЛ, ЗЕН, ЭМО), 20 (ЦИТ, МФК), 50 (ДОН), 60 (ФУМ, ЦПК), 100 (ДАС, PR) мкг/кг и соответствовал 85%-ному уровню связывания антител. Стандартные отклонения повторяемости и промежуточной прецизионности соответствовали принятым значениям этих показателей (ГОСТ 31653–2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для всех обследованных растений отчетливо проявлялся общий признак в виде устойчиво высокой встречаемости АОЛ, ЦПК, ЭА с частотой от 52 до 100% (табл. 1, 2). По уровням накопления эти метаболиты образовывали ряд ЦПК > АОЛ > ЭА, в котором содержание АОЛ, известного метаболита грибов *Alternaria*, соответствовало десяткам мкг/кг с наибольшим значением 75 мкг/кг у хрена обыкновенного. Для ЦПК и ЭА, синтезируемых грибами других таксонов, этот показатель варьировал от сотен до десятков и единиц мкг/кг (у ярутки полевой и бурачка шершавого). Как и в

предварительном исследовании (Конonenko, Зотова, 2019), ни в одном из растений не был найден РОА, к продуцированию которого способны отдельные виды грибов рода *Myrothecium*.

У однолетних крестоцветных контаминация токсинами грибов рода *Fusarium* отсутствовала или сводилась к детектированию только Т-2 или ДАС (табл. 1), и в единственном доступном для анализа образце редьке полевой эти токсины также обнаружить не удалось. Напротив, у всех многолетних трав с продолжительным и прерываемым циклом развития было представлено сочетание Т-2 и ФУМ, которое дополняли ДОН у сурепицы дуговидной, ДАС у жерушника болотного, ЗЕН у чесночницы черешковой и эти же три метаболита совместно у свербиги восточной (табл. 2). Судя по присутствию всех фузариотоксинов у 4-х неидентифицированных представителей рода *Sisymbrium* spp., они также принадлежали многолетникам, и действительно один из них был определен как гулявник волжский *S. volgensis* Bieb. Ex Fourn. Разные комбинации фузариотоксинов у таких растений могут быть связаны со своеобразием видового состава группы ассоциированных грибов, а более частое обнаружение и расширение диапазона содержания в сторону увеличения количеств по Т-2 (жерушник болотный), Т-2, ДОН (сурепица дуговидная) и ДАС (свербига восточная) – с интенсивностью их заселения. В связи с этим уместно отметить недавнее исследование луговых трав семейства Leguminosae, в котором показано, что содержание ДНК грибов *Fusarium* у многолетних растений достоверно выше, чем у однолетних (Orina *et al.*, 2017; Орина и др., 2018).

В обследованных растениях было выявлено совместное присутствие метаболитов, для которых известно совмещение биосинтеза у грибов – ОА и ЦИТ (*Penicillium viridicatum* Westling), СТЕ и АВ₁ (*Aspergillus flavus* Link, *A. parasiticus* Speare), МФК и PR (*P. roqueforti* Thom), и соотношения количеств ЦИТ, ОА и МФК, PR соответствовали найденным в культурах (Weidenböner, 2001). Такой тип контаминации был свойственен всем многолетникам, но редко встречался среди однолетников – только у сумочника пастушьего и ярутки полевой (табл. 1, 2). В дальнейшем, возможно, будет дана сравнительная оценка зараженности этих растений продуцирующими видами с помощью количественной ПЦР.

Происхождение метаболита антрахинонового ряда ЭМО в растительных объектах пока остается предметом дискуссии (Izhaki, 2002). У крестоцветных он выявлен в гулявниках в количествах от 40 до 98 мкг/кг и у всех других растений, кроме редьки полевой, бурачка шершавого, хрена обыкновенного и чесночницы черешковой, на уровнях 18–29 мкг/кг (табл. 1, 2).

Таблица 1. Встречаемость (%) и содержание микотоксинов в наземных частях однолетних крестоцветных растений

Микотоксин	Капуста полевая <i>n</i> = 17	Ярутка полевая <i>n</i> = 21	Сумочник пастуший <i>n</i> = 39	Желтушник золотистый <i>n</i> = 14	Бурачок шершавый <i>n</i> = 17
T-2	–	5 5	21 2–9–34	21 3–5–6	–
ДОН	–	–	–	–	–
ДАС	– (<i>n</i> = 13)	– (<i>n</i> = 16)	– (<i>n</i> = 32)	–	6 130
ЗЕН	–	–	–	–	–
ФУМ	–	–	–	–	–
АОЛ	71 12–34–59	91 24–41–105	77 19–43–150	64 16–31–40	53 18–36–84
ОА	–	33 4–8–12	23 5–7–10	7 8	59 4–6–10
ЦИТ	6 40	–	8 21–28–32	–	–
СТЕ	6 13	14 12–14–17	8 6–11–15	64 15–21–28	24 6–25–83
АВ ₁	–	38 2–3–5	13 2–2–3	–	–
ЦПК	76 32–150–300	62 98–175–315	97 32–200–610	93 100–140–205	100 100–145–200
МФК	–	10 24, 33	31 9–30–100	7 33	–
ЭА	88 2–20–190	52 2–9–30	100 2–15–54	100 2–20–105	100 2–7–15
ЭМО	29 12–18–30	29 12–29–69	21 15–21–30	21 15–17–20	–
PR	–	–	5 390, 400	–	–

Примечание. Верхние строчки – % положительных образцов; нижние – содержание микотоксина, мкг/кг, минимальное–среднее–максимальное; “–” – отсутствие микотоксина; *n* – число исследованных образцов; для табл. 1, 2.

Сравнение данных табл. 1, 2 показывает, что по компонентному составу микотоксинов среди крестоцветных лидируют сумочник пастуший и свербига восточная, что позволяет рассматривать их в числе наиболее перспективных объектов для углубленного изучения роли этих соединений. В последние годы поиск растений, которые могут служить удобными моделями для общего метаболического анализа при решении биохимических, физиологических, экологических и таксономических задач становится все более актуальным (Котлова и др., 2016).

В целом, судя по малым уровням накопления, нагрузку микотоксинами у обследованных луговых крестоцветных в сравнении с бобовыми следует признать низкой. Однако такой вывод, безусловно,

нельзя считать окончательным, учитывая их значительное разнообразие, представленное только в Средней России более чем 75 видами (Губанов и др., 2003; Скворцов, 2004). В семействе Бобовые, растения, контрастные по микотоксикологическому статусу, были выявлены даже в пределах одного рода, например, у *Trifolium* L. (Кононенко, Буркин, 2018) и *Lathyrus* L. (Кононенко, Буркин, 2019).

Известно, что культурные крестоцветные легко дичают и успешно адаптируются в естественные сообщества (Губанов и др., 2003; Скворцов, 2004). К сожалению, степень влияния условий обитания на профиль метаболитов грибов остается недостаточно изученной. Однако, судя по результатам анализа 11 образцов одичавшей горчицы белой (*Sinapis alba* L.), по общей слабой нагрузке микро-

Таблица 2. Встречаемость (%) и содержание микотоксинов в наземных частях многолетних крестоцветных растений

Микотоксин	Сурепица дуговидная <i>n</i> = 62	Свербига восточная <i>n</i> = 30	Хрен обыкновенный <i>n</i> = 8	Чесночница черешковая <i>n</i> = 32	Жерушник болотный <i>n</i> = 33
Т-2	16 2–7–49	27 2–3–4	25 3, 5	6 3, 4	30 2–6–25
ДОН	48 46–81–130	7 50, 76	–	–	–
ДАС	– (<i>n</i> = 54)	42 100–200–400 (<i>n</i> = 24)	–	– (<i>n</i> = 22)	9 100–110–125
ЗЕН	–	13 24–33–49	–	3 17	–
ФУМ	2 89	3 129	13 73	3 105	12 60–67–81
АОЛ	60 15–30–42	67 19–35–59	100 63–75–100	91 19–36–92	85 18–33–52
ОА	3 8, 8	10 8–8–9	–	34 4–8–13	15 4–6–11
ЦИТ	29 26–34–42	3 50	25 30, 33	25 25–33–47	9 33–41–45
СТЕ	5 11–13–15	20 6–11–25	50 7–8–9	16 6–14–21	45 8–12–16
АВ ₁	–	17 2–2–2	63 2–3–3	38 2–4–5	18 2–2–2
ЦПК	95 63–285–645	93 82–220–515	100 130–225–300	75 63–145–250	91 76–205–470
МФК	3 19, 24	23 12–27–47	–	9 12–13–15	39 17–23–31
ЭА	86 2–13–160	83 2–25–95	100 6–35–63	75 4–17–56	100 3–28–125
ЭМО	–	27 10–20–30	–	53 16–28–77	18 14–22–32
PR	3 400, 415	3 205	–	–	6 270, 300

токсинами, регулярной встречаемости АОЛ, ЦПК и ЭА, а также по редкому детектированию АВ₁, СТЕ, ЭМО, МФК и единичным случаям обнаружения ОА, ЦИТ, Т-2, ФУМ наблюдалось ее отчетливое сходство с посевной (Буркин и др., 2019).

Сезонные вариации концентраций эндогенных вторичных метаболитов у сосудистых растений и неоднородность распределения по органам относят к признакам, указывающим на их участие в механизмах адаптации к внешним воздействиям (Arbona *et al.*, 2013; Kushalappa, Gunnaian, 2013; Hong *et al.*, 2016). У бобовых трав колебания

в содержании микотоксинов от начала роста до цветения описаны для клевера лугового, клевера ползучего (Кононенко, Буркин, 2018), люцерны, донников (Буркин, Кононенко, 2018), чины луговой, горошка мышинного (Кононенко, Буркин, 2019). У посевной горчицы белой в процессе вегетации состав микотоксинов и количественные соотношения между ними в целом сохранялись, но по мере ее созревания происходило снижение содержания АОЛ и ЦПК (Буркин и др., 2019). У луговых крестоцветных трав существенных и закономерных сезонных смещений встречаемости и содержания микотоксинов выявить не удалось,

Таблица 3. Встречаемость (n^+) и содержание микотоксинов в вегетативных и генеративных органах однолетних крестоцветных растений

Микотоксин	Капуста полевая				Ярутка полевая	Сумочник пастуший
	стебли $n = 2$	листья $n = 2$	цветки $n = 4$	Стручки $n = 5$	стручочки $n = 6$	стручочки $n = 6$
Г-2	–	–	–	–	–	–
ДОН	–	–	3 79– 81 –86	–	–	–
ДАС	–	–	4 195– 240 –295	не опр.	не опр.	не опр.
ЗЕН	–	–	4 25– 29 –39	–	–	–
ФУМ	–	–	4 120– 145 –170	–	–	–
АОЛ	1 19	2 26, 28	4 38– 50 –63	2 12, 17	5 16– 37 –78	3 35– 36 –37
ОА	–	–	–	–	6 5– 8 –10	2 6, 10
ЦИТ	–	1 25	–	–	–	–
СТЕ	–	1 8	–	–	3 15– 16 –19	3 12– 16 –23
АВ ₁	–	–	–	–	3 2– 2 –2	1 2
ЦПК	2 85, 195	2 300, 350	4 110– 140 –160	3 30– 37 –40	3 115– 140 –165	5 97– 145 –175
МФК	–	–	4 16– 21 –26	1 20	–	–
ЭА	2 2, 3	2 21, 43	2 2, 3	5 1– 3 –6	3 3– 6 –10	5 2– 5 –10
ЭМО	–	–	4 22– 25 –26	4 10– 14 –16	–	2 19, 24
PR	–	–	2 350, 515	–	–	–

Примечание. Верхние строчки – n^+ – число положительных образцов; нижние – содержание микотоксина, мкг/кг, минимальное–**среднее**–максимальное; “–” – отсутствие микотоксина; n – число исследованных образцов; “не опр.” – микотоксин не определяли; для табл. 3–5.

однако в распределении по вегетативным и генеративным органам прослеживались как общие черты, так и особенности (табл. 3–5).

Комплекс типичных метаболитов – АОЛ, ЦПК и ЭА – присутствовал как в вегетативных, так и в генеративных органах, что указывает на однородное распределение ассоциированных грибов, обеспечивающих их биосинтез. Среди особенностей контаминации листьев по сравнению со стеблями следует отметить тенденцию к

большому накоплению АОЛ, ЦПК и ЭА и выявлению токсинов, отсутствующих в стеблях (табл. 3–5). Интересно, что для листьев хрена обыкновенного и сурепицы дуговидной из верхних и нижних ярусов, отличающихся по форме, каких-либо различий выявлено не было (Кононенко и др., 2019). Повышенное содержание микотоксинов в листьях с расширением компонентного состава ранее уже было описано для посевной горчицы белой (Буркин и др., 2019) и одного

Таблица 4. Встречаемость (n^+) и содержание микотоксинов в вегетативных и генеративных органах сурепицы дуговидной и свербига восточной

Микотоксин	Сурепица дуговидная				Свербига восточная					
	стебли $n = 7$	листья $n = 7$	цветки $n = 8$	стручки $n = 7$	стебли $n = 10$	листья $n = 12$	цветки $n = 14$	стручки $n = 11$		
Т-2	4 2-3-5	2 2, 2	-	-	4 4-7-9	8 2-4-7	2 2, 5	1 2		
ДОН	1 64	4 60-81-97	4 89-99-105	-	-	1 49	1 66	2 52, 53		
ДАС	-	-	-	не опр.	1 150	6 325-400-600	3 125-165-210 $n = 8$	2 200, 225 $n = 2$		
ЗЕН	-	-	-	-	1 46	6 25-40-51	6 24-29-43	5 15-43-98		
ФУМ	-	-	-	-	5 50-105-150	2 49, 49	-	1 47		
АОЛ	7 25-34-51	6 25-54-160	4 24-57-130	1 38	7 13-72-315	9 20-35-59	5 13-30-67	4 10-33-53		
ОА	1 5	1 5	-	1 6	-	-	1 4	2 4, 5		
ЦИТ	-	-	-	2 26, 26	3 34-38-42	6 38-48-52	-	-		
СТЕ	-	1 15	-	2 13, 13	1 7	2 7, 8	-	1 19		
АВ ₁	1 8	4 2-6-18	2 2; 16	-	-	3 2-2-2	1 2	-		
ЦПК	7 155-205-305	7 295-480-760	8 200-255-385	5 65-200-365	7 97-205-365	12 155-320-630	9 63-115-185	3 38-110-250		
МФК	2 20, 43	3 20-35-63	3 32-40-56	1 19	-	1 19	6 15-20-40	-		
ЭА	7 3-11-32	7 2-17-76	5 2-12-48	4 2-11-20	7 3-17-42	12 2-15-47	5 2-4-5	1 8		
ЭМО	2 19, 37	1 40	1 50	-	1 16	5 16-26-40	7 10-30-83	-		
PR	-	2 265, 355	-	-	1 115	5 125-160-215	-	-		

Таблица 5. Встречаемость (n^+) и содержание микотоксинов в вегетативных органах, цветках хрена обыкновенного и в стручках чесночницы черешковой

Микотоксин	Хрен обыкновенный			Чесночница черешковая
	стебли $n = 9$	листья $n = 7$	цветки $n = 4$	стручки $n = 10$
Т-2	—	—	—	3 2–3–4
ДОН	—	—	—	3 83–120–155
ДАС	—	—	—	не опр.
ЗЕН	—	—	—	2 25, 32
ФУМ	—	—	—	—
АОЛ	3 12–13–14	7 19–20–22	3 13–14–14	10 24–61–105
ОА	—	—	—	9 4–16–50
ЦИТ	—	—	—	5 24–30–38
СТЕ	—	—	—	4 12–19–27
АВ ₁	—	1 5	2 4, 4	8 2–4–4
ЦПК	1 100	7 97–160–205	—	7 78–120–160
МФК	—	2 25, 25	—	3 13–15–17
ЭА	—	7 4–5–7	—	8 8–13–20
ЭМО	—	—	—	6 14–26–54
PR	—	—	—	2 310, 330

из представителей семейства Астровые – подсолнечника однолетнего (Зотова и др., 2017). Это вполне объяснимо сосредоточением в листовых пластинках многих динамичных функций организма.

Феномен обогащения состава грибных метаболитов в цветках по сравнению с листьями, ранее установленный для посевной горчицы белой (Буркин и др., 2019), повторился у однолетника капусты полевой как пополнение профиля фузариотоксинами (за исключением Т-2), а также МФК, ЭМО и PR (табл. 3). В цветках многолетних – хрене обыкновенном, сурепице дуговидной и свербиге восточной – набор микотоксинов

отличался от листьев обратным эффектом – обеднением состава метаболитов в сравнении с вегетативными частями растения (табл. 4, 5). Эти особые черты, прослеженные на немногих растениях, несомненно, заслуживают продолжения наблюдений и сбора сведений по более объемным выборкам однолетних и многолетних трав.

Для плодов (стручков и стручочков разной степени зрелости) выявлен ряд особенностей в сравнении с цветками (капуста полевая, сурепица дуговидная, свербига восточная) и общей фитомассой. У однолетников (капуста полевая, ярутка полевая, сумочник пастуший) фузариотоксины отсутствовали (табл. 3), и тот же эффект наблю-

дался у сурепицы дуговидной (табл. 4). Напротив, у двух других многолетников – свербиги восточной и чесночницы черешковой – они оставались в числе контаминантов (табл. 4, 5). Тенденция к понижению уровней накопления АОЛ и ЦПК прослеживалась у капусты полевой (табл. 3) и сурепицы дуговидной, а у свербиги восточной была более отчетливой по ЦПК и ЭА (табл. 4). Из компонентов, найденных в наземных частях растений с частотой более 20%, в стручочках ярутки полевой отсутствовал ЭМО, у сумочника – МФК (ср. табл. 1 и 3), у свербиги восточной – ЭМО, МФК, а также АВ₁ (ср. табл. 2 и 4). Понижение метаболического фона в плодах крестоцветных, впервые обнаруженное у горчицы белой (Буркин и др., 2019), по-видимому, связано с общим вектором процессов созревания этих растений. К сожалению, объем сведений о распределении вторичных метаболитов по органам растений этого семейства до сих пор остается крайне ограниченным. Показано, что в семенах и створках стручочков ярутки полевой содержание фенольных соединений значительно ниже, чем в целом растении (Тартынская, 2013), а у свербиги восточной накопление флавонолов в листьях, бутонах и цветках превышает найденное в стеблях (Михович и др. 2018).

Как известно, во взаимовыгодный симбиоз с растениями вовлечены грибы из групп конститутивного и индуцируемого мутуализма, заселяющие аэрируемые части организма, которые в течение долгого времени могут оставаться метаболически неактивными с относительно малой грибной биомассой, но при определенных обстоятельствах способны заметно активизировать рост (Carroll, 1988). Судя по тому, что у растений этого сообщества выявлены, хотя и с разной частотой, все анализируемые микотоксины, кроме РОА, комплекс ассоциированных микромикетов представлен у них многообразием продуцирующих видов. Наблюдаемые случаи повышенных уровней накопления отдельных метаболитов могут означать формирование в организме-хозяине условий, благоприятных для роста этих грибов или наиболее полной реализации генетически детерминированной способности к биосинтезу.

В последние годы биологической наукой предпринимаются настойчивые усилия по всестороннему изучению крестоцветных европейской России, охватывающему их географическое распространение, флористическое разнообразие, типификацию таксонов различных рангов (Дорофеев, 2002) и инвазионную активность в роли агрофитов (Григорьевская и др., 2013). Оценка этого сообщества как объекта контаминации микотоксинами, появление которых связано с заселением специфическими эндофитами, а также патогенными и паразитирующими грибами, еще только начинается и сохраняет высокую актуальность в связи

со все возрастающим применением этих растений в пищевых, лечебных и кормовых целях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буркин А.А., Кононенко Г.П. Вторичные метаболиты микромикетов в растениях семейства Fabaceae родов *Galega*, *Glycyrrhiza*, *Lupinus*, *Medicago*, *Melilotus* // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 3. С. 267–274.
- Буркин А.А., Кононенко Г.П., Мосина Л.В. Первое микотоксикологическое исследование горчицы белой (*Sinapis alba*) // Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54. № 1. С. 186–194.
- Григорьевская А.Я., Лепешкина Л.А., Владимиров Д.Р., Сергеев Д.Ю. К созданию Черной книги Воронежской области // Рос. журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 8–26.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 2. М.: КМК, Ин-т технол. исследований, 2003. 665 с.
- Дорофеев В.И. Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Европейской России. Turczaninowia. 2002. Т. 5. № 3. С. 5–114.
- Зотова Е.В., Кононенко Г.П., Буркин А.А. Микотоксины в подсолнечнике (*Helianthus annuus* L.): компонентный состав и распределение по растению // Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 202–204.
- Кононенко Г.П., Буркин А.А. Развитие и современное состояние аналитических исследований микотоксинов // Лабораторный журн. 2002. № 1(1). С. 50–55.
- Кононенко Г.П., Буркин А.А. Вторичные метаболиты микромикетов в растениях семейства Fabaceae рода *Trifolium* // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 2. С. 150–157.
- Кононенко Г.П., Буркин А.А. Вторичные метаболиты микромикетов в растениях семейства Fabaceae родов *Lathyrus*, *Vicia* // Известия РАН. Сер. Биол. 2019. № 3. С. 229–235.
- Кононенко Г.П., Зотова Е.В. Метаболический профиль токсинообразующих микромикетов у луговых растений семейства крестоцветные // Успехи медицинской микологии. 2019. Т. 20. С. 639–643.
- Кононенко Г.П., Зотова Е.В., Устюжанина М.И. Распределение микотоксинов по органам у бобовых и крестоцветных растений // Успехи медицинской микологии. 2019. Т. 20. С. 649–653.
- Котлова Е.Р., Пузанский Р.К., Данчул Е.Ю., Шагова Л.И., Паутова И.А., Шаварда А.Л. *Agastache mexicana* (Lamiaceae) как модель для изучения вторичного метаболизма растений методами метаболомики // Растительные ресурсы. 2016. Т. 52. Вып. 4. С. 591–609.
- Орина А.С., Гаврилова О.П., Гагкаева Т.Ю. Выявление зараженности грибами однолетних и многолетних трав семейства Leguminosae методом количественной ПЦР // Вестник защиты растений. 2018. № 2(96). С. 35–41.
- Скворцов В.Э. Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России. М.: КМК, 2004. 506 с.

- Михович Ж.Э., Пунетов В.В., Зайнуллина К.С., Рубан Г.А. Распределение пула флавонолов в надземной массе свербиги восточной (*Bunias orientalis* L.) при выращивании на Севере // Самарский научный вестник. 2018. Т. 7. № 2(23). С. 87–90.
- Тартынская А.С. Определение количественного содержания фенольных соединений в семенах, траве и створках стручков ярутки полевой // Украинский журн. клинической и лабораторной медицины. 2013. Т. 8. № 4. С. 89–91.
- Arbona V., Manzi M., Ollas C., Gymez-Cadenas A. Metabolomics as a tool to investigate abiotic stress tolerance in plants // Intern. J. Mol. Sci. 2013. V. 14. P. 4885–4911.
- Carroll G. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont // Ecology. 1988. V. 69. P. 2–9.
- Hong J., Yang L., Zhang D., Shi J. Plant metabolomics: an indispensable system biology tool for plant science // Intern. J. Mol. Sci. 2016. V. 17. P. 767.
- Izhaki I. Emodin – a secondary metabolite with multiple ecological functions in higher plants // New Phytologist. 2002. V. 55. P. 205–217.
- Kononenko G.P., Burkin A.A., Gavrilova O.P., Gagkaeva T.Yu. Fungal species and multiple mycotoxin contamination of European cultivated grasses and legumes crops // Agricult. and Food Science. 2015. V. 24. P. 323–330.
- Kushalappa A., Gunnaiah R. Metabolo-proteomics to discover plant biotic stress resistance genes // Trends Plant Sci. 2013. V. 18. P. 522–531.
- Orina A.S., Gavrilova O.P., Gagkaeva T.Yu., Burkin A.A., Kononenko G.P. Fungi and mycotoxins in annual and perennial grasses of Leguminosae. In “Deepen knowledge in plant pathology for innovative agro-ecology”. 12th European Foundation for Plant Pathology & 10th French Society for Plant Pathology Conference, May 29–June 2, 2017, Dunkerque–Malo-les-Bains, France. Book of abstracts, p. 95.
- Rodriguez R.J., White J.F.J., Arnold A.E., Redman R.S. Fungal endophytes: diversity and functional roles // New Phytol. 2009. V. 182. P. 314–330.
- Weidenböerner M. Encyclopedia of food mycotoxins. Berlin: Springer, 2001. 294 p.
- Zabalgogazcoa I. Review. Fungal endophytes and their interaction with plant pathogens // Spanish J. Agricul. Res. 2008. V. 6. P. 138–146.
- Zhang H.W., Song Y.C., Tan R.X. Biology and chemistry of endophytes // Nat. Prod. Rep. 2006. V. 23. P. 753–771.

Secondary Metabolites of Micromycetes in Plants of the Family Brassicaceae (Cruciferae)

A. A. Burkin¹ and G. P. Kononenko^{1, #}

¹ All-Russian Research Institute of Veterinary Sanitation, Hygiene, and Ecology – Skryabin and Kovalenko Federal Scientific Center, All-Russian Research Institute of Experimental Veterinary Medicine, Zvenigorodskoe sh., 5, Moscow, 123022 Russia

[#]e-mail: kononenkogp@mail.ru

Indirect competitive enzyme immunoassay was used to study the occurrence of 16 mycotoxins in wild herbaceous plants of the Brassicaceae (Cruciferae) family, typical of the biocenoses of Central Russia. Alternariol, cyclopiazonic acid, and the sum of ergot alkaloids in all 12 plant species were detected with a frequency of 52 to 100%, while the remaining analyzed substances – fusariotoxins and metabolites peculiar to micromycetes of other taxa (ochratoxin A, citrinin, sterigmatocystin, aflatoxin B₁, mycophenolic acid, emodin, PR toxin, roridin A) – were either absent or were detected less frequently in quantities close to the limit of the method definition. In some plants, an increased frequency of detection of T-2 toxin, deoxynivalenol, diacetoxyscirpenol, and other minor components was observed. The peculiarities of the distribution of mycotoxins in the vegetative and generative organs of bird rape (*Brassica campestris* L.), wintercress (*Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb.), and hill mustard (*Bunias orientalis* L.) have been established while no distinct seasonal dynamics of mycotoxin accumulation in these plants has been revealed.

Keywords: wild cruciferous herbs, mycotoxins, ELISA