

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук

На правах рукописи



Рафикова Олеся Сергеевна

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ *ACER NEGUNDO* L.
И ПОЧВ ИЗ СООБЩЕСТВ С ЕГО ДОМИНИРОВАНИЕМ

1.5.15 – Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук
Д. В. Веселкин

Екатеринбург – 2023

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1. Механизмы воздействия инвазионных растений на местные сообщества	11
1.1 Растительные инвазии	11
1.2 Обратная связь растение-почва	13
1.2.1 Аллелопатия	15
1.2.2 Микоризный симбиоз	19
Глава 2. Объект и методы исследования	22
2.1 Клен ясенелистный	22
2.2 Растения-доноры	26
2.3 Растения-реципиенты	31
2.4 Характеристика района проведения работ	36
2.5 Экспериментальные методы	36
2.5.1 Эксперименты в чашках Петри с водными вытяжками листьев	37
2.5.2 Эксперименты в рулонных культурах с водными вытяжками листьев	39
2.5.3 Эксперименты в рулонных культурах с водными суспензиями почв	40
2.5.4 Вегетационные эксперименты	40
2.5.5 Полевые эксперименты	41
2.5.6 Встречаемость арбускулярной микоризы	42
2.6 Измерение абиотических условий	42
2.7 Статистический анализ	45
Глава 3. Абиотические условия в сообществах с доминированием <i>Acer negundo</i>	49
3.1 Агрохимические свойства почв	49
3.2 Влажность почв	51
3.3 Освещенность	52
Глава 4. Оценка влияния водных вытяжек из листьев <i>Acer negundo</i> на развитие растений-реципиентов в сравнении с вытяжками из листьев других растений	56
4.1 Эксперименты в чашках Петри	57
4.1.1 Влияние вытяжек из летних и осенних листьев <i>Acer negundo</i> в сравнении с вытяжками из листьев местных растений	57
4.1.2 Влияние вытяжек из летних и осенних листьев <i>Acer negundo</i> в сравнении с вытяжками из листьев местных растений, <i>Juglans mandshurica</i> и <i>Sorbaria sorbifolia</i>	61
4.1.3 Влияние вытяжек из летних листьев <i>Acer negundo</i> в сравнении с вытяжками из местных растений и <i>Heracleum sosnowskyi</i>	66

4.2 Влияние вытяжек из летних и осенних листьев <i>Acer negundo</i> на раннее развитие растений-реципиентов в сравнении с вытяжками из листьев местных растений в рулонных культурах	71
Глава 5. Оценка аллелопатического влияния почв из сообществ с доминированием <i>Acer negundo</i> на развитие растений-реципиентов.....	80
5.1 Эксперименты в рулонных культурах с водными суспензиями почв.....	81
5.1.1 Влияние суспензий почв из сообществ с доминированием <i>Acer negundo</i> в сравнении с суспензиями почв из сообществ с доминированием других деревьев и из импактной зоны СУМЗа.....	81
5.1.2 Влияние суспензий почв из сообществ с доминированием <i>Acer negundo</i> в сравнении с суспензиями почв из сообществ с доминированием других деревьев и из-под крон <i>Juglans mandshurica</i>	88
5.2 Vegetационные эксперименты	94
5.2.1 Влияние почв из сообществ с доминированием <i>Acer negundo</i> в сравнении с почвами из сообществ с доминированием других растений на развитие <i>Festuca rubra</i>	94
5.2.2 Влияние почв из сообществ с доминированием <i>Acer negundo</i> и сообществ с доминированием других растений с оценкой конспецифичных и гетероспецифичных эффектов	99
Глава 6. Оценка аллелопатического влияния <i>Acer negundo</i> на развитие растений-реципиентов в полевых условиях	108
6.1 Развитие растений-реципиентов в сообществах с доминированием <i>Acer negundo</i> и в сообществах с доминированием других деревьев с оценкой конспецифичных и гетероспецифичных эффектов.....	109
6.2 Развитие растений-реципиентов в сообществах с доминированием <i>Acer negundo</i> и в сообществах с доминированием других деревьев.....	113
Заключение.....	118
Выводы	121
Список литературы.....	122
Приложения	143
Приложение А. Справка о внедрении результатов диссертационной работы	144
Приложение Б. Характеристика растительности участков и их местоположение	145

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Расширение ареалов многих видов, оказывающихся в новых регионах чужеродными, – важный тренд современного этапа эволюции биоты [van Kleunen et al., 2015]. Знание механизмов, позволяющих чужеродным видам быть успешными в новых условиях, необходимо для прогноза хода и управления инвазиями. Поэтому актуальность изучения биологических инвазий, в том числе инвазий растений, высока. В целом, превалирует точка зрения о том, что чужеродные виды негативно влияют на местные виды, сообщества и экосистемы [Vila et al., 2011; Powell et al., 2011; Kumschick et al., 2015], хотя отрицательные эффекты от внедрения каждого чужеродного вида не обязательны [Davis et al., 2011].

Гипотезы о причинах успеха инвазионных растений разнообразны. Одна из них – гипотеза о специфичности обратных взаимодействий между инвазионными растениями и почвой. Обратная связь растений с почвой (plant-soil feedback) – комплекс процессов, при которых растения меняют биотические и абиотические свойства почв, что изменяет способность растений произрастать на этих почвах [Bever, 1994; Bever et al., 1997]. Механизмы регуляции растительных инвазий путем plant-soil feedback разнообразны [Klironomos, 2002; Callaway et al., 2004; Anacker et al., 2014; Brouwer et al., 2015]. Часть механизмов обратной связи – выделение аллелопатически активных веществ.

Аллелопатия рассматривается как форма отрицательной химической связи между организмами, при которой один участник (донор) производит соединение/соединения, поступающие в окружающую среду в экологически значимых количествах, что отрицательно влияет на приспособленность других растений (реципиенты); аллелопатические эффекты обычно благоприятствуют приспособленности донора [Weidenhamer, Callaway, 2010]. Инвазионные растения могут получать конкурентное преимущество благодаря высвобождению соединений, которые являются уникальными для подвергнувшегося инвазии сообщества [Callaway, Ridenour, 2004; Weidenhamer, Callaway, 2010].

Возможны прямые аллелопатические эффекты со стороны инвазионных растений на местные виды [Call, Nilsen, 2005; Dorning, Cipollini, 2006; Kumar, Bais, 2010; Cipollini et al., 2012; Nielsen et al., 2015; Gruntman et al., 2017]. Не единичны также примеры влияния инвазионных растений на почвенные микроорганизмы [Callaway et al., 2004; Stinson et al., 2006; Glushakova et al., 2015, 2016; Brouwer et al., 2015]. Аллелохимикаты могут воздействовать на симбиотические связи с почвенными микроорганизмами, например, препятствовать росту гиф и прорастанию спор арбускулярных микоризных грибов могут даже низкие концентрации аллелопатических веществ [Cantor et al., 2011]. В сообществах

арбускулярных микоризных грибов, связанных с местными растениями, колонизация корней микоризными грибами в присутствии инвазионного растения может снижаться [Barto et al., 2011]. Показано, что встречаемость грибов в корнях микоризных инвазионных видов ниже, чем в корнях аборигенных растений [Бетехтина, Веселкин, 2015; Веселкин и др., 2022].

Степень изученности проблемы. Случаи инвазий чужеродных видов в аборигенные сообщества – это, фактически, масштабные непреднамеренные эксперименты. Накоплено много сведений о морфологии, метаболизме и экологических свойствах инвазионных растений. Их анализ позволяет изучать закономерности формирования и регуляции сообществ. В специализированных обзорах цитируются десятки публикаций: об особенностях строения и физиологии инвазионных растений – 52 публикации [van Kleunen et al., 2010]; об особенностях использования воды – 72 [Cavaleri, Sack, 2010]; об изменчивости разных признаков – 99 [Davidson et al., 2011]; о сравнительной изученности надземных и подземных свойств – 73 [Smith et al., 2014]; о механизмах конкурентоспособности – 321 [Gioria, Osborne, 2014].

Результаты 384 исследований, в которых измерялись аллелопатические эффекты, были обобщены в метаанализе, опубликованном в 2021 г. [Zhang et al., 2021]. Авторы пришли к выводу, что в среднем аллелопатия снижала продуктивность растений на 25%, однако вариабельность аллелопатических эффектов была высокой. В целом, аллелопатия может способствовать успеху чужеродных растений, так как местные виды больше страдали от экстрактов из тканей натурализованных чужеродных растений, чем от экстрактов из местных видов [Zhang et al., 2021].

Многочисленны свидетельства прямых аллелопатических эффектов со стороны инвазионных растений на местные растения и сообщества [Kumar, Bais, 2010; Cipollini et al., 2012]. Высокая вероятность аллелопатии как механизма инвазионности подтверждена для следующих чужеродных растений: *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. [Dorning, Cipollini, 2006]; *Typha angustifolia* L. [Jarchow, Cook, 2009]; *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle [Gómez-Aparicio, Canham, 2008]; *Elaeagnus umbellata* Thunb. [Orr et al., 2005]; *Centaurea stoebe* L. [Thorpe et al., 2009]; *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. [Rudrappa et al., 2007]; *Populus deltoides* Marshall [Sharma et al., 2000]; *Macaranga tanarius* (L.) Müll.Arg. [Tseng et al., 2003]; *Robinia pseudo-acacia* L. [Nasir et al., 2005]; *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake, *Eucalyptus citriodora* Hook, *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. [Zhang, Fu, 2010]; *Rosmarinus officinalis* L. [Chen et al., 2013]; *Ageratina adenophora* (Spreng.) R.M.King & H.Rob. [Fang et al., 2019]; *Solidago canadensis* L. [Cheng et al., 2020]. Но угнетающее воздействие экстрактов из тканей чужеродных растений на развитие растений-

реципиентов наблюдается не всегда. Например, не получено подтверждения аллелопатических эффектов в отношении следующих чужеродных растений: *Euphorbia esula* L. и *Centaurea stoebe* L. [Olson, Wallander, 2002] и одного из соединений, выделяемых *C. stoebe* [Blair et al., 2006]; *Solidago gigantea* Ait., *Impatiens glandulifera* Royle и *Erigeron annuus* (L.) Pers. [Del Fabbro et al., 2014]; *I. glandulifera* [Gruntman et al., 2017]; *Thymus vulgaris* L. [Nielsen et al., 2015]. Таким образом, несмотря на преобладание результатов, подтверждающих предположение об аллелопатической активности инвазионных растений, аллелопатия не является универсальным объяснением их экологического успеха.

Аллелопатию исследуют разными методами – в лабораторных биотестах, в том числе, в чашках Петри, в тепличных вегетационных и полевых экспериментах. Эксперименты в лабораторных условиях направлены, в основном, на изучение аллелопатических эффектов вытяжек из корней и листьев [Sharma et al., 2000; Tseng et al., 2003; Nasir et al., 2005; Dorning, Cipollini, 2006; Zhang, Fu, 2010; Chen et al., 2013; Fang et al., 2019; Cheng et al., 2020]. Много раз обсуждались методические трудности таких биотестов [Inderjit, Dakshini, 1995; Inderjit, Weston, 2000; John et al., 2006]. Возможно, что часть лабораторных биотестов не характеризуют взаимодействия в природе из-за несоответствия лабораторных условий естественным и отсутствия стандартизированных методов или критических контролей [John et al., 2006]. Существует мнение, что с помощью лабораторного биоанализа нельзя продемонстрировать, что аллелопатия работает в естественных условиях [Inderjit, Weston, 2000].

С несовершенством экспериментальных методик может быть частично связана неясность относительно реальности аллелопатии как механизма экологического успеха того или иного растения. Это утверждение справедливо для инвазионного дерева *Acer negundo*, клена ясенелистного. Это вид-трансформер, который может преобразовывать аборигенные экосистемы [Виноградова и др., 2010]. Потому выяснение механизмов экологического успеха *A. negundo* – актуальная задача. В отношении аллелопатической активности *A. negundo* получены результаты широкого спектра: есть подтверждения аллелопатической активности, ингибирующей прорастание семян [Csiszár, 2009; Csiszár et al., 2013; Ерёменко, 2012; Александров, Калашников, 2019]; есть описания неясных эффектов или их отсутствия [Панасенко и др., 2018; Веселкин и др., 2019]; есть случаи стимуляции прорастания семян тест-объектов веществами *A. negundo* [Цандекова, Уфимцев, 2018]. При этом часть результатов получены с использованием в качестве контроля только дистиллированной воды [Ерёменко, 2012; Александров, Калашников, 2019] без сравнений с местными растениями [Панасенко и др., 2018]. Таким образом,

известно несколько исследований аллелопатической активности *A. negundo*. Но их результаты, во-первых, противоречивы, а, во-вторых, эти исследования не всегда методически безупречны. Для надежного суждения об аллелопатических эффектах *A. negundo* необходимо накопление методически строгих результатов, полученных в экспериментах разного дизайна, включающих сравнение эффектов от *A. negundo* с эффектами от других деревьев.

Цель диссертационной работы: изучить аллелопатическую активность листьев *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием.

Задачи:

1. Охарактеризовать особенности абиотических условий (освещенности, влажности почв и агрохимических характеристик почв) на исследуемых участках сообществ с доминированием *Acer negundo*.

2. Изучить влияние водных вытяжек из листьев и почв из сообществ с доминированием *A. negundo*, а также влияние собственно почв на прорастание, выживаемость и морфологические характеристики растений-реципиентов в экспериментах разного дизайна: в экспериментах в чашках Петри, в экспериментах с рулонными культурами, в вегетационных и в полевых экспериментах.

3. Изучить особенности формирования арбускулярной микоризы у растения-реципиента *Festuca rubra* при ее росте на почвах из сообществ с доминированием *A. negundo*.

В результате обобщения опубликованных литературных сведений были сформулированы следующие гипотезы:

1. Под влиянием водных вытяжек из листьев и почв (почвенных суспензий) *Acer negundo* снижается доля проросших семян, выживаемость и показатели морфологических параметров растений-реципиентов.

2. При произрастании на почвах из сообществ с доминированием *Acer negundo* у растения-реципиента снижается успешность формирования арбускулярной микоризы.

Научная новизна. Впервые в экспериментах разного дизайна комплексно изучена аллелопатическая активность листьев инвазионного *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием. В лабораторных условиях оценено влияние водных вытяжек из летних и осенних листьев *A. negundo*, а также суспензий почв из сообществ с доминированием клена на прорастание семян и выживаемость всходов растений-реципиентов. В вегетационных экспериментах проанализировано влияние почв из сообществ с доминированием *A. negundo* на прорастание семян и формирование арбускулярной микоризы у растений-реципиентов. В полевых экспериментах

непосредственно в сообществах с доминированием клена оценена доля проросших семян и выживаемость модельных видов растений на ранних этапах онтогенеза. Аналогичных комплексных исследований в отношении *A. negundo* ранее не проводилось. Сделан вывод о слабом аллелопатическом влиянии водных вытяжек из листьев и почв из-под полога *Acer negundo* на ранние этапы онтогенеза растений-реципиентов. Это влияние не сильнее, чем аналогичное влияние других видов растений-доноров. Аллелопатическое влияние, обусловленное вымыванием веществ из листьев *A. negundo* и веществами, содержащимися в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo*, не является компонентом приспособленности, обеспечивающим инвазионный успех клена ясенелистного.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты расширяют имеющиеся представления о влиянии инвазионных видов растений на сообщества и позволяют лучше понять механизмы инвазий *Acer negundo* и общие способы организации и устойчивости растительных сообществ. Полученные данные создают научную основу для разработок в области экологической безопасности, экологического мониторинга и восстановления (рекультивации) сообществ после вторжения инвазионных видов. Результаты работы использованы в курсе «Методика экологического эксперимента» для студентов Института естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина (Приложение А).

Методология и методы исследования. В работе исследована аллелопатическая активность листьев инвазионного *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием с помощью нескольких методов с разной степенью приближения к природным условиям: 1) в чашках Петри; 2) в рулонных культурах; 3) в вегетационных экспериментах; 4) в полевых экспериментах.

Разнообразие методов позволило получить новые и надежные оценки. В качестве контроля эффект инвазионного *Acer negundo* сравнивали с воздействием иных, в том числе местных, видов растений, а не только с дистиллированной водой. Еще один важный методический принцип – учет межгодовой изменчивости. Благодаря тому, что каждый эксперимент проведен минимум дважды, а большинство экспериментов – в разные годы, возможно сравнение результатов разных лет и повышение надежности оценок.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Водные вытяжки из листьев *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием характеризуются слабым аллелопатическим влиянием на раннее развитие растений-реципиентов при сравнении с дистиллированной водой и отсутствием такого аллелопатического влияния при сравнении с другими растениями-донорами.

2. В почвах из сообществ с доминированием *Acer negundo* у растения-реципиента ниже успешность формирования арбускулярной микоризы. Из механизмов обратных связей *A. negundo* с почвой наиболее вероятны эффекты, сопряженные с изменением активности грибов арбускулярной микоризы или их сообществ.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов, обоснованность выводов и защищаемых положений, представленных в диссертационной работе, обеспечена применением современных методов, в том числе метода планирования исследований и статистического анализа, адекватных поставленным задачам. Проанализирован большой объем данных, полученных автором в ходе экспериментальных исследований разного дизайна. Всего в 2016–2022 гг. проведено: пять экспериментов в чашках Петри, четыре эксперимента методом рулонных культур, два вегетационных и два полевых эксперимента. На экспериментальных участках отобрано и проанализировано 17 смешанных проб почв, сделано 177 замеров освещенности и 1020 измерений влажности почвы. В ходе анализа микоризообразования исследовано 190 образцов корней, просмотрено 14098 полей зрения. Посеяно 32550 семян; длина корня и надземной части измерены у 9063 проростков; взвешено 255 проростков.

Результаты диссертационного исследования были представлены на: Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященная Году экологии в России (Екатеринбург, 2017), Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной 60-летию Молодежной конференции ИЭРиЖ УрО РАН и Году науки и технологий в России (Екатеринбург, 2021), Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 2022), VII полевой школе по почвенной зоологии и экологии ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2021, как соавтор доклада), Международном симпозиуме «Экология и эволюция: новые горизонты» посвященный 100-летию С.С. Шварца (Екатеринбург, 2019), Международной конференции «Проблемы антропогенной трансформации природной среды», посвященная памяти Н.Ф. Реймерса и Ф.Р. Штильмарка (Пермь, 2019), заседании Екатеринбургского отделения Русского ботанического общества (Екатеринбург, 2022), V (XIII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербурге, 2022), XI Всероссийской научной конференции с международным участием «Биологическая рекультивация нарушенных земель» (Сатка, 2022), Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной 90-летию со дня рождения Профессора С. Г. Шиятова (Екатеринбург, 2023).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 16–54–00105, № 20–34–90084).

Личный вклад автора. Автор полностью самостоятельно или лично участвовал в сборе растительного материала, отборе проб почв и измерении всех приведенных в работе показателей, в планировании и проведении экспериментов. Математический и статистический анализ данных, интерпретация и обобщение результатов выполнены автором лично или при его непосредственном участии. Соискатель принимал участие в подготовке всех публикаций и представлял полученные результаты на конференциях.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 научных работ, в том числе 6 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертационной работы. Работа состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 214 источников, из них 146 на иностранном языке, и двух приложений. Диссертация изложена на 154 страницах, основной текст включает 15 таблиц и 38 рисунков.

Благодарности. Автор выражает благодарности: научному руководителю д.б.н. Д. В. Веселкину; сотрудникам Ботанического сада УрО РАН и лично к.б.н. О. А. Киселевой за предоставленную возможность проведения вегетационных экспериментов в теплице Ботанического сада УрО РАН; к.б.н. А. А. Бетехтиной (УрФУ) за ценные советы и замечания на этапе камеральных работ по изучению микоризообразования; к.б.н. Н. С. Шималиной за обучение методологии рулонных культур и ценные советы; М. А. Конопленко, Е. Д. Екшибарову, Ю. А. Липихиной, Д. П. Дубровиной, Д. И. Дубровину, Г. Ю. Смирнову, Е. В. Жуйковой за помощь в проведении экспериментов; д.б.н. В. Н. Позолотиной и к.б.н. Е. Н. Подгаевской за ценные советы, способствующие улучшению рукописи.

Глава 1. МЕХАНИЗМЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИНВАЗИОННЫХ РАСТЕНИЙ НА МЕСТНЫЕ СООБЩЕСТВА

1.1 Растительные инвазии

Термин «инвазия» и его производные – слова для русскоязычной биологической литературы относительно новые, происходящие из западных источников. В русском языке термин «инвазионный вид» является калькой с английского словосочетания «invasive species» [Виноградова и др., 2010]. Инвазивный или инвазионный вид – распространившийся в результате деятельности человека биологический вид, распространение которого угрожает биологическому разнообразию. Первоначальная причина распространения чужеродных видов – задуманная или непреднамеренная интродукция организмов за пределы мест их естественного обитания [Богословский, 2006].

Определения понятия «инвазионный вид» часто оценивают виды не как биологическое явление, а с экономической точки зрения. На сайте Глобальной программы по изучению инвазионных видов даётся такое определение [Гельтман, 2003]: «инвазионные заносные виды — это чужеродные организмы, которые наносят или могут нанести урон окружающей среде, экономике или здоровью человека». Например, *Acer negundo* L. и *Heraclеum sosnowskyi* Manden. – растения, которые относятся к группе видов-трансформеров. Это подмножество инвазионных видов, которые в значительной степени преобразуют природные экосистемы [Виноградова и др., 2010]. К активно распространяющимся нейтральным или полезным видам относятся от 20 до 50% заносных видов [Richardson et al., 2000]. Это так называемые «мягкие инвазионные виды», чей средовой или экономический вред весьма незначителен [Виноградова и др., 2010].

Конец XX-го – начало XXI-го веков ознаменовались интенсификацией инвазионных процессов во многих странах мира, чему способствовали глобальные климатические изменения, антропогенные нарушения естественных экосистем и рост транспортных перевозок. В связи с этим особое значение приобретает определение приоритетных видов-мишеней, оценка рисков их вселения и воздействия на аборигенные экосистемы [Дгебуадзе, 2018].

Инвазионные растения могут становиться доминантными через их изначально превосходную конкурентоспособность по сравнению с местными видами, возникающую из-за физиологических преимуществ. Доминирование также может быть достигнуто с

помощью других механизмов, которые могут дополнять высокую способность к конкуренции за ресурсы [Gioria, Osborne, 2014]:

- конкурентные преимущества, возникающие в результате освобождения от естественных врагов, которые присутствуют в их родном, но не в инвазионном ареале (гипотеза освобождения от врагов);

- повышение конкурентоспособности после инвазии, вызванное эволюционными изменениями, приводящее к перераспределению на рост и развитие ресурсов из защитных механизмов, которые требовались в их естественном ареале (эволюция повышения конкурентоспособности);

- высокая фенотипическая пластичность признаков, которые позволяют выживать и распространяться в новых условиях;

- различия между чужеродными и местными видами, возникающие из-за филогенетической самобытности и потенциально отражающие различия в экологических нишах чужеродных и местных видов;

- ранее существовавшие или приобретенные (через фенотипические и / или эволюционные реакции) фенологические различия, которые позволяют чужеродным видам, прорастая раньше или вегетируя дольше, избежать конкуренции за ресурсы на ранних или поздних стадиях развития;

- способность изменять абиотические и биотические условия в сообществах-мишенях;

- высвобождение аллелохимических веществ, которые потенциально токсичны для местных видов.

Таким образом, одна из гипотез, объясняющих проникновение и закрепление чужеродных видов в растительных сообществах во вторичных ареалах, – аллелопатическое и другое биохимическое воздействие [Call, Nilsen, 2005; Виноградова и др., 2010; Cipollini et al., 2012; Nielsen et al., 2015; Gruntman et al., 2017]. Часть этого биохимического объяснения успешности инвазионных растений – «гипотеза нового оружия» (*novel weapon hypothesis*). «Гипотеза нового оружия» предполагает, что чужеродные виды способны изменять местные экосистемы, потому что они обладают новым биохимическим оружием. Это либо необычные для аборигенных растений вещества (токсины), либо чужеродные растения становятся посредниками новых микробных взаимодействий растений и почв [Callaway, Ridenour, 2004]. Некоторые инвазионные виды могут получить конкурентное преимущество благодаря высвобождению соединений, которые являются уникальными для подвергнувшегося инвазии сообщества [Weidenhamer, Callaway, 2010].

То, что инвазионные растения могут аккумулировать местные почвенные патогены, которые ингибируют аборигенные виды растений, было показано в работе [Mangla, Callaway, 2008]. На примере тропического инвазионного сорняка *Chromolaena odorata* (L.) R. M. King & H. Rob. продемонстрировано накопление высоких концентрации универсальных почвенных грибов *Fusarium* (условно идентифицированных как *F. semitectum*). Сделан вывод, что инвазионные растения избегают ингибирующей их почвенной биоты в их естественном ареале и ингибируют биоту почвы в своем инвазионном диапазоне. Таким образом, воздействие чужеродного вида может быть связано с обострением биотических взаимодействий между местными растениями и биотой почв, это новый путь инвазии в местные экосистемы [Mangla, Callaway, 2008]. Также одним из преимуществ чужеродных видов, внедряющихся в местные сообщества, может быть меньшее количество листоядных животных, повреждающих их листья [Carpenter, Cappuccino, 2005]. Таким образом, инвазионные растения могут получать преимущество при взаимодействии не только с растениями, но и с организмами других трофических уровней.

1.2 Обратная связь растение-почва

Аллелопатическое влияние – часть механизмов обратной связи растений с почвой. Обратная связь растений с почвой (plant-soil feedback) – комплекс процессов, при которых растения меняют биотические и абиотические свойства почв, что изменяет способность этих или других видов растений произрастать на этих почвах [Bever, 1994; Bever et al., 1997].

Эффекты обратной связи растений с почвой могут быть нейтральными, положительными или отрицательными. Нейтральная обратная связь возникает, когда все влияния почвенного сообщества на растение равны нулю [Putten et al., 2013]. Положительная связь возникает, когда условия для произрастания растений улучшаются. Отрицательная обратная связь, наоборот, ведет к ухудшению условий. Хотя считается, что отрицательная обратная связь с почвой вызвана растениями, которые истощают питательные вещества почв, существует представление, что основной причиной такой обратной связи является накопление почвенных патогенов [Bever, 1994]. Для объяснения причины почвоутомления (как отрицательной обратной связи растений с почвой) предложены три гипотезы [Cesarano et al., 2017]: истощение или дисбаланс питательных веществ в почве; увеличение популяций патогенов и паразитов в почве в сочетании с изменением состава микробного сообщества; высвобождение фитотоксичных и аутоксичных соединений во время разложения растительных остатков.

В среднем обратная связь растений и почв имеет тенденцию быть отрицательной [Kulmatiski et al., 2008], однако есть много исключений, например, многие чужеродные виды [Klironomos, 2002]. Это позволяет сделать предположение о специфичности этого механизма у инвазионных растений. Отрицательная обратная связь с почвой является важным фактором, помогающим растениям сосуществовать. Если растения произрастают чрезмерно обильно, тогда почвенные патогены и другие негативные факторы будут сдерживать их рост. И наоборот, если растение становится редким, то так же редко будут встречаться и его почвенные патогены, и другие негативные факторы, не способствующие его росту [Bever et al., 1997].

Другая классификация обратных связей растений с почвой построена по принципу разделения на виды, вовлеченные во взаимодействие. Обратная связь для растения данного вида, которое влияет на самого себя или на других особей этого же вида, называется прямой, внутривидовой или конспецифичной. И наоборот, взаимосвязи между разными видами называются косвенными, межвидовыми или гетероспецифичными [Putten et al., 2013].

Поскольку один вид может влиять на почву с помощью множества биотических и абиотических механизмов, то сумма этих эффектов или конечных обратных связей растений с почвой определяет, повышается или уменьшается продуктивность растений. Степень, в которой растение индуцирует изменения в почвах или отклики на эти изменения, зависит от вида. Количество обратных связей растений и почвы влияет на состав растительного сообщества с потенциальными последствиями для функционирования экосистемы, включая взаимодействие между растениями и другой наземной биотой. Поэтому обратные связи растений с почвой важны для объяснения динамики растительности, инвазионности видов в новых средах обитания и того, как наземные экосистемы реагируют на глобальное землепользование и изменение климата. Увеличивается количество данных, объясняющих многие биологические, химические и физические механизмы взаимозависимостей, связанных с обратными связями. Применение новых экспериментальных методов и технологий, связь эмпирических исследований с моделированием и полевыми экспериментами способствует изучению обратной связи растений с почвой на более длительных временных масштабах. Это необходимо для изучения долгосрочных процессов, таких как разложение подстилки и минерализация [Putten et al., 2013].

Аллелопатия, в частности, видоспецифичная экссудация токсичных химических соединений из корней является одним из механизмов обратной связи растений с почвой [Inderjit et al., 2011]. Прямые доказательства этих химических эффектов растений показать

трудно, в основном из-за сложностей с демонстрацией их эффектов независимо от других факторов, таких как производство токсичных соединений почвенными микробами во время их деструкционной активности. Тем не менее, некоторые исследования свидетельствуют о том, что аллелопатические соединения могут быть получены непосредственно растениями без вмешательства почвенной биоты [Bais et al., 2003; Vivanco et al., 2004]. Изучение аллелохимических веществ чужеродных видов растений требует дальнейшего исследования участия этих химических веществ в обратной связи растений с почвой.

Таким образом, обратные связи растений с почвой важны для объяснения динамики растительности, в том числе инвазионности видов в новых средах. Изучение обратных связей в контексте проблемы растительных инвазий может помочь лучше понять механизмы внедрения чужеродных видов в новые регионы, причины широкого распространения и способы воздействия на местные сообщества.

1.2.1 Аллелопатия

Аллелопатия рассматривается как форма отрицательной химической связи между организмами, при которой один участник (донор) во взаимодействии производит соединение/соединения, которое высвобождаются в окружающую среду в экологически значимых количествах, что отрицательно влияет на приспособленность других растений (приемники); эффект, по-видимому, благоприятствует приспособленности донора [Weidenhamer, Callaway, 2010; Gioria et al., 2023].

Различают четыре группы веществ, ответственных за аллелопатию [Лебедев, 1988]:

- антибиотики – выделяются микроорганизмами, служат для подавления жизнедеятельности других микроорганизмов;
- маразмины – выделяются микроорганизмами, служат для подавления жизнедеятельности высших растений;
- фитонциды – выделяются высшими растениями, служат для подавления жизнедеятельности микроорганизмов;
- колины – выделяются высшими растениями, служат для подавления жизнедеятельности других высших растений.

Хотя концепция аллелопатии была известна, по крайней мере, до Теофраста в III веке до н. э., который ссылаясь на это явление как на объяснительный механизм роста растений, численности или структуры сообщества в естественных системах, представления об аллелопатии с течением времени менялись. Аллелопатия часто подвергалась критике относительно ее экологической значимости, которая не вызывала

сомнений для других явлений, таких как конкуренция за ресурсы [Cipollini et al., 2012]. Тем не менее, исследования аллелопатии в наземных системах испытали «возрождение» за последние 20 лет. Этому способствовал возросший интерес к описанию биохимических механизмов, ответственных за структурирование растительных сообществ и объяснение инвазионного поведения интродуцированных организмов. Строгие наблюдения и экспериментальные подходы, наряду с аналитическими методами позволяют получить более точные данные. В результате, проблема аллелопатии как важного экологического феномена в настоящее время прочно укоренилась в литературе [Cipollini et al., 2012].

Аллелопатия инвазионных видов исследуется разными методами. Непрямые аллелопатические эффекты вследствие изменения почвы изучаются при совместном проращивании растений в тепличных экспериментах или в полевых условиях. Например, изучалось воздействие инвазионной овсяницы *Festuca arundinacea* Schreb. в симбиозе с грибным эндофитом *Neotyphodium coenophialum* (Morgan-Jones & W. Gams) Glenn, C. W. Bacon & Hanlin на местные растения; в почву из-под овсяницы высаживали модельные растения; в результате для некоторых видов показано снижение массы и выживаемости растений [Rudgers, Orr, 2009].

Аллелопатия рассматривается как инвазионный механизм для *Typha angustifolia* L. Показано, что совместное выращивание *T. angustifolia* с модельными растениями ингибирует развитие модельных растений, снижает длину самого длинного листа, длину корней, побегов и общую массу [Jarchow, Cook, 2009].

В отношении *Vinca minor* L. и *Parthenocissus vitaceae* (Kner) Hitchc также получены данные об ингибирующем воздействии водных вытяжках из их почв в биотестах [Панасенко, Анищенко, 2018].

Астра иволистная (*Symphotrichum* × *salignum* (Willd.) G.L. Nesom) – один из важнейших инвазионных видов растений в средней полосе России. Установлено, что дрожжевые группировки, которые формируются в почве под сплошными зарослями астры, имеют существенные отличия от дрожжевых сообществ под соседней аборигенной луговой растительностью [Глушакова и др., 2016].

Анализ аллелопатических эффектов инвазионного дерева *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle в умеренных лесах показал наличие таких эффектов, хотя и не для всех видов, и зависимость проявления аллелопатии от расстояния до инвазионного растения [Gómez-Aparicio, Canham, 2008].

При совместном проращивании один из общих эффектов для многих инвазионных растений – затенение густой кроной местных видов нижних ярусов. Ограничение света кроной *Asimina triloba* (L.) Dunal было экологическим фактором, препятствовавшим

произрастанию местного *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus под этим деревом. В то время как полог деревьев верхнего яруса, по-видимому, облегчает рост этой теневыносливой травы, взаимодействие полога верхнего яруса с пологом деревьев среднего яруса влияет на *M. vimineum*, уменьшая доступность солнечных лучей на уровне почвы [Cole, Weltzin, 2005].

Изучение *Prosopis juliflora* (Sw.) DC также показало, что воздействие на флору существенно зависит от плотности и размера кроны инвазионного вида. Большие особи и более высокая плотность оказывают значительно более негативное воздействие на растения-реципиенты. Плотность более 50% однолетников была значительно ингибирована под кроной *P. juliflora*. Плотность всходов *P. juliflora* была больше под кроной того же вида, что указывает на незначительный или не направленный на себя аллелопатический эффект (аутоингибирование) [El-Keblawy, Al-Rawai, 2007].

Эксперименты в лабораторных условиях направлены, в основном, на изучение аллелопатии с помощью вытяжек из растительных тканей. Использование этого метода обусловлено тем, что, например, корневые экссудаты инвазионных растений, которые неэффективны против их естественных соседей в естественном ареале из-за адаптации, могут сильно ингибировать растения в захваченных сообществах во вторичном ареале. Другими словами, «новое оружие» дает преимущество, которое может возникнуть из-за различий в региональной коэволюции растительных сообществ. Также существует избирательное преимущество наличия такого «нового оружия» в быстрой эволюции, например, производство большего количества антимикробных корневых экссудатов [Callaway, Ridenour, 2004].

Во многих исследованиях использовались вытяжки из корней и листьев инвазионных видов, которыми обрабатывали выращиваемые в чашках Петри растения-реципиенты. При этом соотношение растительного материала к объему воды может быть от 0.5 до 2%, как попытка приблизиться к естественным концентрациям [Tseng et al., 2003; Zhang, Fu, 2010], но чаще используется концентрация 5–10% [Nasir et al., 2005; Dorning, Cipollini, 2006; John et al., 2006; Chen et al., 2013; Csiszár et al., 2013]. Продолжительность выращивания тестовых растений варьируется в зависимости от измеряемых показателей от 72 часов [Nasir et al., 2005] до 6–7 дней [Cipollini et al., 2008; Chen et al., 2013; Csiszár et al., 2013]. При этом в качестве контроля используется дистиллированная вода [Sharma et al., 2000; Tseng et al., 2003; Nasir et al., 2005; Dorning, Cipollini, 2006; Cipollini et al., 2008; Zhang, Fu, 2010; Chen et al., 2013; Csiszár et al., 2013].

Тестирование на местных видах деревьев водных вытяжек из почвы, листового опада, живых листьев *Festuca arundinacea* Schreb. и *Elaeagnus umbellata* Thunb.

подтвердило, что аллелопатия может быть одним из механизмов, лежащих в основе негативного влияния инвазионных растений на местные; но аллелопатические эффекты сильно зависят от источника аллелохимических веществ и видов деревьев-доноров [Ott et al., 2005]. В другом исследовании показано, что вытяжки из почвы, взятой под кронами *Acer negundo*, обладают высокой аллелопатической активностью и содержат ингибиторы роста во всех изученных концентрациях. Аллелопатическая активность вытяжек из почвы, взятой с верхнего слоя под исследуемыми растениями, уступает активности водной вытяжки листового опада этих же видов. Сделан вывод, что незначительное количество видов под кронами *A. negundo* можно объяснить не только недостатком освещенности, но и аллелопатическим влиянием [Ерёмченко, 2014]. В полевых исследованиях показана аллелопатическая активность корневого экссудата *Centaurea maculosa* Lam. в подвергшихся инвазии растительных сообществах [Thorpe et al., 2009]. Однако важно не только показать аллелопатический эффект, ингибирование одного вида другим, но и выявить, какие вещества за это ответственны. У некоторых инвазионных растений, по-видимому, нет одного главного действующего вещества, разные аллелопатические соединения действуют в комплексе, как показало выделение и характеристика летучих веществ из *Artemisia vulgaris* L. [Barney et al., 2005]. У других инвазионных видов удается определить ведущие компоненты фитотоксичных веществ. Например, цианид, полученный из не идентифицированного цианогенного соединения, является частью аллелопатической защиты *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande [Cipollini, Gruner, 2007]. Также проведено сравнение фитохимического профиля этого евразийского инвазионного растения в Северной Америке с родственными видами Brassicaceae. Фитохимический профиль *A. petiolata* отличается от фитохимического профиля четырех тесно связанных и / или обильно представленных видов Brassicaceae в Северной Америке, обеспечивая поддержку «гипотезы о новом оружии», т. е. об аллелопатическом воздействии на аборигенную флору [Barto et al., 2010].

Однако конкретные механизмы воздействия выделяемых веществ недостаточно изучены. Исследования на клеточном уровне позволяют понять, как именно инвазионный вид воздействует на местную флору. Например, аллелохимические вещества, выделяемые подземными частями *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., обладают ризотоксичностью, вызывая реакцию активных форм кислорода и разрушение сборки микротрубочек в растительных клетках [Rudrappa et al., 2007].

Однако не все исследования подтверждают гипотезу об аллелопатическом воздействии инвазионных растений. Например, было сделано предположение об экологической роли аллелохимического вещества (\pm)-катехина в инвазионном успехе

Centaurea maculosa [Blair et al., 2006]. Но в другом исследовании, показано, что (\pm)-катехин – это не новое химическое оружие, а антиоксидант или регулятор стресса [Chobot et al., 2009].

Также существуют данные о том, что прорастание в почве под инвазионными видами не обязательно приводит к угнетению растений-реципиентов. Например, в полевом эксперименте изучали три вида растений, инвазионных в Европе, *Solidago gigantea* Ait., *Impatiens glandulifera* Royle и *Erigeron annuus* (L.) Pers. Исследовался вопрос, препятствуют ли инвазионные растения прорастанию семян местных видов с помощью аллелопатии больше, чем это делают местные растения. Для каждого инвазионного растения сравнивали прорастание семян местных видов, которые были посеяны на участках с инвазионными растениями и без них. Результаты показали, что прорастание семян не различалось между участками. Сделан вывод о том, что если инвазионные виды и высвобождают аллелопатические соединения, которые подавляют прорастание семян, то они делают это в той же степени, что и местные растения [Del Fabbro et al., 2014].

Однако, как видно из анализа литературы, многие эксперименты подтверждают наличие аллелопатического воздействия инвазионных растений на местные виды теми или иными способами. Это показано с использованием различных подходов и методов, как в лабораторных, так и в полевых исследованиях.

1.2.2 Микоризный симбиоз

Помимо воздействия на местные растения, изучаются изменения, которые чужеродные виды вызывают в почвенной биоте, и особенности взаимодействия с ней.

Связь микоризных грибов с инвазионностью растений изучается по нескольким направлениям. Во-первых, часто исследуют, как арбускулярные микоризные и эктомикоризные грибы способствуют или препятствуют инвазиям [Marler et al., 1999; Richardson et al., 2000; Callaway et al., 2004; Shah et al., 2009; Cipollini et al., 2012; Bunn et al., 2015; Menzel et al., 2017; DeBellis et al., 2019; Moyano et al., 2021]. Во-вторых, можно изучать, как инвазионные растения влияют на микоризу и через это – на местные растения [Timbal et al., 1990; Roberts, Anderson, 2001; Reinhart, Callaway, 2006; Stinson et al., 2006; Zhang, Guo, 2007; Barto et al., 2011; Cantor et al., 2011; Cipollini et al., 2012; Pakpour, Klironomos, 2015; Mahmoudi et al., 2019].

Оба направления объединены в рамках гипотезы «деградировавшего мутуализма» [Reinhart, Callaway, 2006] или «нарушения мутуализма» [Grove et al., 2017]: если вторгающиеся чужеродные растения менее зависят от микоризных грибов, чем местные растения, это меняет местные грибные сообщества и облегчает проникновение неместных

немикоризных видов, препятствуя восстановлению местных микоризных видов. Эта гипотеза подтверждена в ходе мета-анализа 61 публикации [Grove et al., 2017]. Таким образом, деградация или разрыв микоризных связей может запускать систему положительных обратных связей, ведущую к усилению инвазионных процессов. Однако однозначные подтверждения этой гипотезы в отношении инвазионных растений с арбускулярной микоризой получены только примерно в половине случаев [Grove et al., 2017].

При эмпирической проверке того, больше или меньше чужеродные растения зависят от микоризы, получены различные результаты. Значение взаимодействия с арбускулярными микоризными и эктомикоризными грибами специфично для разных видов инвазионных растений. Чаще всего чужеродные растения примерно в той же степени зависимы от микоризных грибов, что и местные [Shah et al., 2009; Bunn et al., 2015; Веселкин и др., 2017; Menzel et al., 2017; DeBellis et al., 2019; Moyano et al., 2021]. Но нередко делается вывод о меньшей зависимости чужеродных растений от микоризы [Marler et al., 1999; Shah et al., 2009; Бетехтина, Веселкин, 2015]. Подтверждено, что инвазии чужеродных растений приводят к деградации и разрыву микоризных связей у местных видов [Timbal et al., 1990; Roberts, Anderson, 2001; Reinhart, Callaway, 2006; Stinson et al., 2006; Zhang, Guo, 2007; Barto et al., 2011; Cantor et al., 2011; Cipollini et al., 2012; Pakpour, Klironomos, 2015; Mahmoudi et al., 2019]. В отношении *Acer negundo* также получены подтверждения этого эффекта, угнетение микоризы у модельных травянистых растений, выращиваемых на почве из его зарослей [Веселкин и др., 2019].

Успешность взаимодействия инвазионных растений с арбускулярными грибами исследована на Среднем Урале – в окрестностях г. Екатеринбурга. Здесь были изучены инвазионные *Acer negundo* L., *Heracleum sosnowskyi*, *Hordeum jubatum* L., *Impatiens glandulifera* и сравнительно рассматриваемые аборигенные растения. У всех изученных инвазионных растений, за исключением *I. glandulifera*, обнаружена типичная арбускулярная микориза. Встречаемость грибов в подземных частях пяти изученных микоризных инвазионных видов ниже, чем у аборигенных растений. Установлено, что данные различия не обусловлены таксономическими или биоморфологическими особенностями инвазионных видов [Бетехтина, Веселкин, 2015].

Препятствовать росту грибов и прорастанию спор арбускулярных микоризных грибов могут даже низкие аллелохимические концентрации, что обнаружено в почвах из-под *Alliaria petiolata* [Cantor et al., 2011]. Кроме того, изучение различий в сообществах арбускулярных микоризных грибов, связанных со всходами *Acer saccharum* Marshall

внутри и вне мест инвазии *A. petiolata*, выявило снижение колонизации корней микоризными грибами в присутствии чужеродного растения [Barto et al., 2011].

Анализ литературных источников показывает, что изучение аллелопатической активности инвазионных растений, в т. ч. *A. negundo*, – актуальная проблема. Этот инвазионный вид относится к группе видов-трансформеров, которые значительно преобразуют природные экосистемы и снижают биоразнообразие. Потому исследование механизмов инвазионного успеха *A. negundo*, в том числе аллелопатии, может помочь понять долгосрочные последствия для местных растений и в перспективе стать первым шагом на пути к разработке мер по восстановлению сообществ, подвергшихся его инвазии. В отношении аллелопатической активности *A. negundo* получены результаты широкого спектра: есть подтверждения ингибирующей прорастание семян аллелопатической активности; есть описания неясных эффектов или их отсутствия; есть случаи стимуляции прорастания семян веществами инвазионного клена. Противоречивые результаты и отсутствие сравнения с фоновым влиянием местных видов говорят о том, что для достоверной оценки аллелопатических эффектов *A. negundo* необходимо накопление методически строгих результатов опытов различного дизайна.

Глава 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Клен ясенелистный

Ключевой изучаемый в работе вид, *Acer negundo*, выбран как объект исследования по следующим причинам:

1. широко распространен во вторичном ареале в Евразии, в частности в г. Екатеринбурге и его окрестностях;
2. относится к группе видов-трансформеров, способных оказывать средообразующее влияние на местные сообщества;
3. потенциально способен к аллелопатическому воздействию.

Acer negundo L. – дерево семейства Sapindaceae. Высотой до 25 м и до 1 м в обхвате, часто образующее несколько стволов. Крона поникающая; молодые ветви зеленые, с сизым налетом. Листья с 3–5(7) непарноперистыми листочками. Растение двудомное с однополыми цветками, цветет до распускания листьев. Тычиночные цветки собраны в плотных пучках, пестичные – в редких повислых кистях, цветоножки после цветения сильно удлиняются и повисают. Плоды – крылатки, крылья расходящиеся под прямым или острым углом, с узкими линейными орешками. Цветет в мае–начале июня, плодоносит в августе. Интенсивно распространяется самосевом, особенно по нарушенным местам. Неприхотливое, быстро растущее, но недолговечное дерево с ажурной кроной. Имеется ряд декоративных форм [Губанов и др., 2002].

Североамериканский вид, широко распространен в культуре во многих странах. В Россию этот вид попал в конце XVIII в. Известен как культивируемое растение с 1781 г. в Москве (выращивался в холодной оранжерее в саду Демидова); взрослые экземпляры росли с 1796 г. в Императорском ботаническом саду Санкт-Петербурга, но зимостойкость их была низкой. Семена и всходы *A. negundo* ввозились в Россию неоднократно и из различных географических мест. Первые опыты по выращиванию клена в открытом грунте из семян не были успешными: сеянцы гибли от мороза, побеги взрослых деревьев при сильных холодах в значительной мере обмерзали. Это было связано с тем, что испытывались образцы из южных частей естественного ареала. В конце XIX в. была выявлена форма (из семенного материала, собранного в Канаде), устойчивая к морозам; морфологически она отличается более быстрым ростом и сизыми от микроскопических волосков и специфического налета побегами (*Acer negundo pseudocalifornicum* Schwer),

после чего клен ясенелистный стали широко внедрять в посадки [Виноградова и др., 2010].

Клен ясенелистный является в России одним из наиболее агрессивных инвазионных видов. Он включен в группу с наивысшим инвазионным статусом (статус 1) в 18 регионах европейской части России, 6 регионах Сибири и 2 регионах Дальнего Востока (в том числе на территории Свердловской области) [Третьякова, Куликов, 2014; Третьякова, 2016; Виноградова и др., 2022].

Виды-трансформеры (статус 1) – активно внедряются в естественные и полуестественные (природно-антропогенные) сообщества, изменяют облик экосистем, нарушают сукцессионные связи, выступают в качестве эдификаторов и доминантов, образуя значительные по площади одновидовые заросли, вытесняют и (или) препятствуют возобновлению местной флоры [Виноградова и др., 2022].

Прилагается мало усилий для борьбы с этим видом, подробная информация по мерам контроля отсутствует, хотя обработка срубов и пней, применяемая для других пород деревьев, также может оказаться эффективной и для *A. negundo*. Использование только мужских деревьев в озеленении устранил риски распространения во вторичном ареале. Merceron с соавторами [Merceron et al., 2016] на взрослых особях и саженцах *A. negundo* испытали четыре метода уничтожения и контроля: кольцевание (срезание кольца коры по окружности ствола), низкая срезка, высокая срезка и срезка с последующим применением юглона (естественного аллелопатического вещества из листьев грецкого ореха). Смертность и появление новых побегов на особях *A. negundo* оценивали в течение двух лет. Кольцевание было наиболее эффективным методом, поскольку оно давало значительно более высокие показатели смертности по сравнению с другими (65 против 15% отмерших растений *A. negundo* через два года после применения метода). В связи с заживлением стволов, процедуру повторяли и на следующий год. Срезание коры со ствола таким методом рекомендуется для уничтожения *A. negundo* в местном масштабе природных местообитаний, подвергшихся инвазии. Учитывая, что *A. negundo* выигрывает от увеличения доступности света при отмирании местных видов, авторы также рекомендуют удалять саженцы из подлеска в сочетании с применением кольцевания на взрослых и молодых особях, чтобы оптимизировать восстановление в естественных насаждениях и улучшить условия для местных видов [Merceron et al., 2016].

На территории России рекомендовано прекратить посадку этого вида и планомерно сокращать численность. Регулирование численности должно осуществляться путем уничтожения подростов в первые 2-3 года жизни. Интенсивному самосеву препятствует осенне-весенний сбор листового опада. Регулярная стрижка газонов способствует

удалению всходов и ювенильных экземпляров. Необходимо прореживать заросли, удаляя, прежде всего, женские растения. Нужно в первую очередь удалять «аварийные» деревья или проводить их обрезку. Параллельно с этим постепенно заменять *A. negundo* на другие древесные породы [Виноградова и др., 2022].

Клен ясенелистный практически не внедряется в климаксовые сообщества, но в массе заселяет инвазибельные (уязвимые для инвазий) рудеральные местообитания и речные долины. Именно массовое высаживание клена в лесополосах и для озеленения населенных пунктов позволило в течение последнего столетия полностью реализовать высокий инвазионный потенциал этого чужеродного вида [Виноградова и др., 2022].

Оценки аллелопатической активности противоречивы. Возможно, это объясняется различиями реакций тест-объектов на состав почвы и способами проведения полевых экспериментов. Опад *A. negundo* меняет биохимические свойства почвы и подстилки, но тонкое взаимодействие с почвенной биотой изучено недостаточно [Виноградова и др., 2022].

В работах [Ерёменко, 2012; Александров, Калашников, 2019] *A. negundo* продемонстрировал аллелопатическую активность водорастворимых веществ листового опада. Однако в обоих случаях контролем была только дистиллированная вода, а аллелопатические эффекты были сильнее по отношению к стандартным тест-видам (*Raphanus sativus* и *Lepidium sativum*) по сравнению с местными видами (*Trifolium repens*, *Festuca rubra*). Н. Н. Панасенко с соавт. [Панасенко и др., 2018] показали, что вытяжка из листового опада *A. negundo* оказывает более сильное влияние на прорастание семян *Lactuca sativa*, чем вытяжка из почвы. В этой работе также не использовались в качестве контроля местные виды деревьев, а листья перед помещением в чашки Петри были измельчены, чего рекомендуется избегать [John et al., 2006]. Одним из механизмов аллелопатического воздействия *A. negundo* предположительно может быть изменение ферментативной активности почвы. О. Л. Цандекова и В. И. Уфимцев [2018] установили, что одиночные деревья *Acer negundo* обладают аллелопатическим влиянием на активность почвы, но сравнения эффектов *A. negundo* с эффектами местных деревьев в работе не представлено. В недавней работе [Цандекова, 2020] показано, что аллелопатически активные вещества опада и почвы из-под *Acer negundo* положительно влияли на прорастание семян *Melilotus officinalis* и *Poa pratensis*. Наши вегетационные эксперименты в 2016 и 2017 гг. не подтвердили гипотезу о подавлении всхожести аборигенных растений в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo* [Веселкин и др., 2019; Рафикова, Екшибаров, 2017].

Состав вторичных метаболитов, которые могут быть потенциально аллелопатически активны, в листьях *A. negundo* разнообразен. В различных публикациях [Ping et al., 2001; Li et. al., 2003; Bi et al., 2016; Barrales-Cureño et al., 2020] указано по 20–60 компонентов, включая алкалоиды, альдегиды, ароматические и гетероциклическое соединения, карбоновые и жирные кислоты, кетоны, сложные эфиры, спирты, танины, терпеноиды, фитостеролы, флаваноиды и другие:

- циклические и ациклические монотерпены, диэфиры (диметиладипат и диизобутилсукцинат), гетероциклическое соединение (бензотиазол) [Ping et. al., 2001];

- флаваноиды (кверцетин-3-О-β-D-галактопиранозид, кверцетин-3-О-β-D-глюкопиранозид (изокверцитрин), рутин, изорамнетин-3-О-рутинозид, кемпферол-3-О-β-D-галактопиранозид, кемпферол-3-О-β-D-глюкопиранозид, кемпферол-3,7-ди-β-D-глюкозид, 5,7,3',4'-тетрагидроксиизофлавоны). Таннины (галловая кислота, метилгаллат, этилгаллат). Оксинеолигнаны (коричная кислота). Терпеноиды и фитостеролы (ацеротин, ацероцин, тараксерол-ацетат). Аитостерины (даукостерин, стигмастерол-3-О-β-D-глюкопиранозид). Алкалоиды (асер-цереброзид) [Bi et al., 2016];

- шикимовая кислота, галловая кислота, L-фенилаланин, протокатеховая кислота, 4-гидроксibenзойная кислота, гентизиновая кислота, (-) – эпигаллокатехин, 4-гидроксибензилуксусная кислота, (+) – катехин, ванильная кислота, скополин, кофейная кислота, хлорогеновая кислота, мальвин, куроманин, процианидин В2, ванилин, керацианин, (-) – эпикатехин, мангиферин, 4-кумаровая кислота, умбеллиферон, (-) - галлокатехин галлат, скополетин, феруловая кислота, кверцетин 3,4-ди-О-глюкозид, 3-кумаровая кислота, синапиновая кислота, салициловая кислота, эллаговая кислота, эпикатехин галлат, мирицитрин, кверцетин 3-D-галактозид, рутин, кверцетин 3-глюкозид, лютеолин 7-О-глюкозид, p-анисовая кислота, 2,4-диметокси-6-метилбензойная кислота, пента-О-галлоил-β-D-глюкоза, кемперол 3-о-глюкозид, кверцитрин, мирицетин, нарингин, транс-ресвератрол, розмариновая кислота, гесперидин, секоизоларицирезинол, флоридзин, транс-коричная кислота, псорален, кверцетин, лютеолин, цирсимарин, ангелицин, нарингенин, апигенин, цитроптен, матайресинол, кемпферол, гесперетин, подофиллотоксин, метилциннамат, кризин, нордигидрогваяретовая кислота, кемпферид, эмодин, хризофанол [Barrales-Cureño et. al., 2020];

- в листьях были идентифицированы такие химические соединения как спирты (цис-3-гексен-1-ол, 1-бутанол, 1-пентанол, 2-пентанол), кетоны, альдегиды, сложные эфиры, терпеноиды, карбоновые кислоты [Li et. al., 2003].

Свидетельства влияния *A. negundo* на другие растения путем трансформации сообществ почвенных организмов нам не известны. Взаимодействия *A. negundo* с

симбиотическими, сапротрофными и паразитическими организмами исследовано недостаточно. Во вторичном ареале *A. negundo* обычно формирует арбускулярную микоризу [Kovacs, Szigetvari, 2002; Akhmetzhanova et al., 2012; Veselkin, Prokina, 2016; Veselkin et al., 2017], а его опад разлагается быстрее, чем опад аборигенных кленов [Janusauskaite, Straigyte, 2011]. Это свидетельствует об успешной интеграции *A. negundo* с аборигенными организмами, контролирующими микоризные связи и разложение опада. Предполагается, что для деревьев рода *Acer* взаимодействия с почвенной биотой важны во вторичных ареалах, где они носят положительный характер, в то время как в естественных ареалах влияние почвенных микроорганизмов сильно негативное [Reinhart, Callaway, 2004; O'Hanlon-Manners, Kotanen, 2006].

2.2 Растения-доноры

В качестве модельных видов растений-доноров выбраны местные виды деревьев, встречающиеся на контрольных площадках *Sorbus aucuparia* L. и *Prunus padus* L. (Таблица Б.1 Приложения). А также *Salix caprea* L., местный вид лесных фитоценозов, в которые часто вторгается *A. negundo*.

Также были использованы адвентивные виды, такие как *Sorbaria sorbifolia* (L.) A.Br., *Juglans mandshurica* Maxim. и *Heraclium sosnowskyi* Manden. Во вторичном ареале *S. sorbifolia* – инвазионный вид, занесён в Чёрную книгу флоры Средней России [Виноградова и др., 2009], однако часто используется в озеленении городских территорий, а местонахождения *S. sorbifolia* в Екатеринбурге располагаются на 1 тыс. км западнее западной границы его естественного ареала [Выдрина и др., 1988; Коропачинский, Встовская, 2002]. *J. mandshurica* содержит юглон – естественное аллелопатически активное вещество, которым богаты представители семейства *Juglandaceae*. На основе юглона разработан метод индекса юглона для изучения аллелопатического потенциала инвазионных древесных видов растений. В отношении *H. sosnowskyi* есть исследования, показывающие аллелопатическую активность всех частей взрослого растения на прорастание семян тестовых культур [Baležentienė, 2012; Прохоров, 2018; Кондратьев и др., 2015]. Поэтому было интересно сравнить аллелопатические эффекты вытяжек из *A. negundo* и других чужеродных видов.

Sorbus aucuparia L. – рябина обыкновенная, дерево семейства Rosaceae. Небольшое, высотой обычно не более 7–10 м, с ажурной кроной и блестящей желто-серой корой. Листья длиной до 20 см, снизу сероватые, обычно волосистые, непарноперистосложные, с 4–7 парами листочков, цельнокрайних в нижней части и пильчатых в верхней. Многочисленные некрупные белые пятичленные цветки с резким запахом собраны в

щитки диаметром до 10 см; соцветия располагаются на концах укороченных побегов. Плоды шаровидные, около 1 см в диаметре, оранжево-красные, сочные. Цветет в мае, плоды созревают в августе–сентябре и зрелыми остаются висеть на дереве до зимы. Размножается семенами, распространяемыми птицами, и корневыми отпрысками (особенно в культуре). Тенелюбивое и зимостойкое растение [Губанов и др., 2003].

Распространена в Европе и на Кавказе. В России распространена в лесной и лесостепной зоне европейской части, на Северном Кавказе, на Урале. Растет в виде подлеска в хвойных (особенно еловых) и смешанных лесах, хорошо развивается на полянах и опушках; часто культивируется. Интродуцирована повсюду в мире в зоне умеренного климата [Губанов и др., 2003]. Часто встречается по всем районам Свердловской области, исключая высокогорья [Князев и др., 2019a].

Плоды используют в свежем (после морозов, когда утрачивают горечь) и переработанном виде. В научной медицине их употребляют как поливитаминное средство, издавна их широко применяют в народной медицине. Древесина служит хорошим материалом для токарных работ и особенно ценится там, где требуется особая прочность. Кора может служить дубителем. Молодые ветви и побеги идут на корм скоту, а сырые плоды – на откорм скота и птицы. Хороший медонос. Повсеместно разводится в городах и селах; имеется ряд декоративных форм [Губанов и др., 2003].

Химические компоненты в листьях: фенол-карбоновые кислоты (хлорогеновая, изохлорогеновая), флаванои́ды (кверцетин, 3-О-β-софорозид кверцетина, рутин, изокверцетин, кемпферол, 3-β-софорозид кемпферола, астрагалин, 3-β-глюкозид 3,5,7,4'-тетрагидрокси-8метоксифлаво́на, кверцитрин, гиперозид, мератин) [Растительные ресурсы..., 2009].

Prunus padus L. – черемуха обыкновенная, или птичья, дерево семейства Rosaceae. Высотой до 17 м с низко опущенными ветвями или крупный кустарник. Молодые побеги оливково- или красно-бурые с белыми чечевичками, кора с сильным характерным запахом. Листья эллиптические, острые, тонко-остропильчатые, темно-зеленые. Белые душистые цветки до 1.5 см в диаметре собраны в густые поникающие кисти. Плоды черные, шаровидные, 7–8 мм в поперечнике, сладкие, вяжущие. Косточки округло-сердцевидные, извилисто-выемчатые. Цветет в мае–июне, плоды созревают в августе. Размножается вегетативно (черенками, корневой порослью), реже семенами. Обильно цветёт ежегодно, однако плодоносит не каждый год, так как цветки повреждаются поздневесенними заморозками, а деревья подвергаются нападению многочисленных вредителей [Губанов и др., 2003].

Распространена в Европе и Азии. В России встречается в северной половине европейской части, Предкавказье и в Западной Сибири [Губанов и др., 2003]. Часто встречающийся вид во всех районах Свердловской области [Князев и др., 2019а]. Растет на богатых почвах с проточным увлажнением, часто по оврагам, берегам рек и в долинах, где нередко образует сплошные заросли, одиночными деревьями встречается в подлеске лесов различного состава, но цветет и плодоносит под пологом редко [Губанов и др., 2003].

Плоды содержат сахара, яблочную и лимонную кислоты, дубильные вещества и эфирное масло. Их употребляют в пищу в свежем и переработанном виде. Для длительного хранения плоды высушивают, а на Урале и в Сибири перемалывают вместе с косточками в муку. Издавна применяется в медицине. Кора используется для окраски тканей и кож. Древесина идет на мелкие поделки. Медонос. Декоративное растение. Некоторые виды черемухи используются в декоративном садоводстве и иногда дичают [Губанов и др., 2003].

Химические компоненты в листьях: бензальдегид, лигнаны (9'-О-β-D-ксилопиранозид (+)-изоларицирезинола), флаваноиды (кверцетин, 3-О-β-глюкопиранозид и 3-О-β-галактопиранозид кверцетина, генистеин, генистин, 3-О-β-глюкопиранозид, 3-О-α-арабинозид, 3-О-β-глюкопиранозид и 3-О-β-ксилопиранозил-(1→2)-β-пиранозид кемпферола, нудипозид, хаефуозид А, икаризид F₂), циангенные соединения (синильная кислота, амигдалин), цереброзиды (пинеллозид, сояцереброзид) [Растительные ресурсы..., 2009].

Биологическое действие: в эксперименте летучая фракция листьев обладает ранозаживляющими и дезодорирующими свойствами, вызывает угнетение тканевого дыхания, замедляет движение сперматозоидов. Настой, метанольный экстракт листьев, содержащиеся в растительных тканях кверцетин, 3-О-β-глюкопиранозид кверцетина, генистеин, генистин, 3-О-β-глюкопиранозид, 3-О-α-арабинозид, 3-О-β-глюкопиранозид и 3-О-β-ксилопиранозил-(1→2)-β-пиранозид кемпферола (флаваноиды) и экстракты семян обладают антиоксидантными свойствами. Летучая фракция листьев, экстракты семян проявляют антибактериальную активность [Растительные ресурсы..., 2009].

Salix caprea L. – ива козья, или бредина, дерево семейства Salicaceae. Высотой до 10 м с толстыми раскидистыми зеленовато-серыми ветвями, в молодости шероховато-опушенными. Цветочные почки яйцевидные или треугольно-яйцевидные, до 15 мм длиной, в верхней половине отогнутые от побега, чешуи от светло- до темно-бурых. Листья варьируют по величине и форме от почти округлых до продолговато-ланцетных, с наибольшей шириной листовой пластинки около середины, часто с волнистым

неравномерно зубчатым краем, сверху темно-зеленые, морщинистые, снизу обычно сероватые, с резко выступающей сетью жилок. Цветет до появления листьев. Мужские сережки крупные, длиной до 6 см, широкоовальные, сидячие, женские – на коротких ножках, при плодах длиной до 10 см. Тычинок две, голые. Завязь на длинной ножке, яйцевидно-коническая, мохнатая, с коротким столбиком. Цветет в апреле, плодоносит в мае [Губанов и др., 2003].

Широко распространена в Европе, на Кавказе, в Китае и Японии. В России произрастает практически повсеместно в Европейской части, включая арктическую зону, в Сибири, на Дальнем Востоке [Губанов и др., 2003]. Часто встречающийся вид во всех районах Свердловской области [Князев и др., 2019а].

Растет в сырых лесах разного состава, преимущественно на богатых почвах, на вырубках, опушках, вдоль дорог, часто у жилья. Избегает сильно увлажненных и особенно заболоченных почв. Размножается семенами. Черенки укореняются плохо, в отличие от большинства других видов ив [Губанов и др., 2003].

Кору используют в промышленных масштабах для получения дубильного экстракта высокого качества, широко применяемого в кожевенной промышленности. Древесина употребляется на поделки, иногда на постройки. Листья могут служить суррогатом чая и заготавливаются в качестве корма для овец и коз. Отличный ранний медонос [Губанов и др., 2003].

Химические компоненты в листьях: фенолы (салицин, саликортин, триандрин, салигенин, салидрозид, вималин), флаваноиды (кверцетин, рутин, кемпферол, лютеолин, 7-О-β-D-лютеолина, апигенин, баккозид, саликарпин), катехины ((+)-катехин, галлокатехин), проантоцианиды, органические кислоты (хинная кислота, пипеколиновая кислота). Биологическая активность: исследовались только экстракты соцветий [Растительные ресурсы..., 2009].

Sorbaria sorbifolia (L.) A.Br. – рябинник рябиннолистный, кустарник семейства Rosaceae с непарноперистосложными листьями. Ветви и листья негусто пушистые. Листочки ланцетные, 2.5–10 см длиной, по краю двоякопильчатые, в числе 9–21. Соцветия крупные (10–30 см длиной). Цветки 6–11 мм в диаметре. Листовки опушенные. Сибирско-восточноазиатский интродуцированный вид [Овеснов, 2007].

Естественный ареал: север Средней Азии, Сибирь, Дальний Восток [Атрохин и др., 1982]. В Свердловской области культивируется в населенных пунктах как декоративное растение, встречается в рудеральных местообитаниях близ мест культивирования [Князев и др., 2020]. Лекарственное, кормовое, почвоукрепляющее и медоносное растение [Овеснов, 2007; Атрохин и др., 1982].

Химические компоненты в листьях: фенольные гликозиды (арбутин), фенолкарбоновые кислоты, азотсодержащие соединения (синильная кислота). Биологическая активность: экстракты обладают гепатопротективными и антираковыми свойствами [Растительные ресурсы..., 2009].

Juglans mandshurica Maxim. – орех маньчжурский, дерево семейства Juglandaceae до 30 м высотой, диаметр ствола около 1 м. Листья непарноперистые, состоят из 9–12 удлиненно-эллиптических, по краю пильчатых листочков, длиной 10–21 см, заостренные на вершине и неравнобокие у основания. Цветет в мае–июне одновременно с распусканием или после распускания листьев. Плоды крупные, продолговатые до округлых, с заостренной вершиной. Оболочка не раскрывается, покрыта ржавыми волосками и железками. Созревают орехи в сентябре. Быстрорастущий и требовательный к почвам вид. Естественный ареал находится на российском Дальнем Востоке, в Восточной Азии (Китай) [Недолужко, 1995]. Растет в лиственных долинных лесах, на участках с богатой, хорошо дренированной почвой [Атрохин и др., 1982].

Культивируется в населенных пунктах как декоративное растение. Плоды разносятся белками. Отмечены случаи произрастания в лесопарках г. Екатеринбурга [Князев и др., 2018].

Химические компоненты в листьях: монотерпеноиды, сесквитерпеноиды, флаваноиды (кверцитин), алифатические соединения (хлороформ, капроновый альдегид). Биологическая активность: спиртовой экстракт листьев обладает стресспротективными свойствами, повышает адаптационно-компенсаторные возможности эндокринной системы, обладает антираковыми свойствами [Растительные ресурсы..., 2008].

Heracleum sosnowskyi Manden. – борщевик Сосновского, травянистое растение семейства Umbelliferae высотой 1–3 м, кавказский интродуцент. Стебель одиночный, прямостоячий, толстый (6–10 см и толще), полый, бороздчатый, с редкими волосками, сверху густо шероховато-опушечный. Листья огромные (до 1.5 м длиной и больше), перисто-лопастные, сверху голые, снизу опушенные. Соцветия – сложный многолучевой зонтик. Корневая система мощная стержневого типа, проникает вглубь на 1.5 м и дальше. Плоды плоские, при созревании светло-коричневые. Влаголюбив, но переносит временную засуху [Медведев, Сметанникова, 1981].

Естественные места произрастания – восточная часть Большого Кавказа, Восточное и Юго-Восточное Закавказье, Северо-Восток Турции, где этот вид растет в горных лесах и на субальпийских лугах [Лунева, 2014]. Отмечен в западных и центральных районах Свердловской области [Князев и др., 2020]. Культивируется как силосная культура, натурализуется, встречается на лугах, опушках, в лиственных лесах, у дорог.

Гемикриптофит, монокарпик длительной вегетации. Мезофит. Лекарственное, кормовое, эфирно-масличное, медоносное, вызывает фотодерматозы [Овеснов, 2007].

Среди химических компонентов в листьях обнаружены биологически активные вещества: кумарины (изобергаптен, пимпинеллин, ангелицин, псорален), спирты (октанол, деканол), жирные кислоты (пальмитиновая). Кумарины обладают гипотензивными и диуретическими свойствами, экстракты надземных частей проявляют эстрогеноподобные свойства, экстракт листьев показал акарицидную активность [Растительные ресурсы..., 2010].

2.3 Растения-реципиенты

В качестве модельных видов растений-реципиентов (тест-растений) выбраны типичные местные растения – овсяница красная *Festuca rubra*, клевер ползучий *Trifolium repens*, а также часто используемая в качестве модельного растения в экспериментах по проверке всхожести горчица белая *Sinapis alba*; *Pinus sylvestris* – местный вид, преобладающий в растительном покрове окрестностей Екатеринбурга и его лесопарков. Данные виды сквозные в наших вегетационных и тепличных экспериментах. Они относятся к основным филогенетическим линиям сосудистых растений – голосеменным и покрытосеменным (однодольным и двудольным). Помимо этого, растения-реципиенты имеют разные приспособления для почвенного питания, что было одним из критериев при их выборе. Согласно литературным сведениям, травянистые виды также используются в качестве модельных в экспериментах по проверке аллелопатии, что дает возможность сопоставить наши результаты с другими данными [Александров, Калашников, 2019]. Кроме того, данные виды успешно культивируются и относительно быстро прорастают в лабораторных условиях.

Festuca rubra L. – овсяница красная, представитель семейства Poaceae, многолетник с корневищем, образующим рыхлые дерновины или расставленные побеги. Стебель 30–80 см высотой, в основании с красновато-бурыми, обычно опушенными влагалищами. Листовые пластинки с 5–9 сравнительно слабо развитыми склеренхимными тяжами; листья вегетативных побегов в сухом состоянии вдоль сложенные, шириной 0.6–1.2 мм, а листья генеративных побегов – плоские или сложенные вдоль, шириной 2–2.5 мм; язычок голый, короткий. Метелка 5–10 см длиной, обычно сжатая. Колоски длиной 7–10 мм, 4–6 цветковые, с восковым налетом. Нижняя цветковая чешуя голая или коротковолосистая, с узким перепончатым краем и с остью 1–4 мм длиной. Цветет овсяница в июне–августе, плодоносит в июле–сентябре. Мезофит, гемикриптофит, кустовой поликарпик [Овеснов, 2007].

Широко распространена в северном полушарии. Обычна на всей территории России. Растет по лугам, полянам, на песках, галечниках, во всевозможных вторичных местообитаниях [Губанов и др., 2002]. Встречается по всем районам Свердловской области спорадически [Князев и др., 2017].

Овсяница красная также использовалась как растение-реципиент в исследованиях аллелопатии. В статье 2019 г. проведена оценка аллелопатического воздействия древесных растений, в том числе *A. negundo*, на прорастание и начальные этапы развития проростков некоторых компонентов смесей газонных трав – клевера белого (*T. repens*) и овсяницы красной (*F. rubra*). На 8 сутки авторы отмечают замедление прорастания семян, рост корней и надземной части проростков обоих видов растений-реципиентов по сравнению с водой [Александров, Калашников, 2019]. Различные сорта *F. rubra* также выступали как тест-объекты при изучении аллелопатических эффектов водных экстрактов сухих листьев *Pinus sylvestris* L. на прорастание семян и рост проростков 4 сортов газонных трав, в т. ч. *Festuca rubra rubra* var. *Franklin*, *Festuca rubra commutata* var. *Koket*. Экстракты всех протестированных концентраций оказывали значительное ингибирующее действие на процент прорастания семян по сравнению с дистиллированной водой. Этот ингибирующий эффект увеличивался с увеличением концентрации экстракта [Bulut, Demir, 2007]. При тестировании экстрактов из корней и листьев *Taraxacum officinale* F.H. Wigg отмечено ингибирование энергии прорастания *F. rubra* [Jankowska et al., 2014].

Овсяница красная была выбрана в качестве растения-реципиента по следующим причинам:

- быстро образует развитую корневую систему и арбускулярную микоризу, следовательно, подходит для изучения микоризообразования;
- это местный травянистый вид (его изучение может позволить понять причины снижения разнообразия растений в зарослях инвазионных видов);
- подходит для изучения в лабораторных условиях, быстро прорастает, способен за короткое время дать отклик на внешнее воздействие;
- используется в качестве модельного растения в экспериментах по проверке всхожести (обеспечивает сравнимость наших результатов с литературными данными).

Sinapis alba L. – горчица белая, травянистое однолетнее растение семейства Brassicaceae. Высотой 20–60 см, стебель и листья опушены жесткими, загнутыми вниз щетинистыми волосками, иногда почти голые. Нижние листья лировидно-перисторассеченные, с широкоовальной трехдольной верхней лопастью и 2–3 парами боковых лопастей, реже нижние листья сильно рассечены на узкие доли. Цветки собраны в кисть. Цветоножки при плодах горизонтально отклоненные, реже восходящие, длиной

8–13 мм. Плоды – прямые или изогнутые бугорчатые стручки, опушенные жесткими оттопыренными волосками, с плоским мечевидным носиком, равным по длине створкам или длиннее их; створки стручка с пятью жилками. Семена светло-желтые. Цветет в июне–июле, плодоносит в июле–августе [Губанов и др., 2003].

Преимущественно европейский вид, известный также в Северной Африке и некоторых регионах Азии. В России распространена в европейской части, Предкавказье и на юге Сибири [Губанов и др., 2003]. В Свердловской области адвентивный, встречается в посевах, у обочин дорог, в рудеральных местообитаниях в населенных пунктах [Князев и др., 2019].

Растет на сорных местах, у дорог, на полях, огородах, в садах. Масличное растение, культивируется ради масла, имеющего пищевое и техническое использование. В молодом состоянии может скармливаться скоту, высевается на зеленый корм. В то же время это вредный полевой сорняк [Губанов и др., 2003].

Горчица белая выступала в качестве растения-реципиента при исследовании аллелопатии методом юглон-индекса у четырнадцати инвазионных видов деревьев в Венгрии, в том числе *A. negundo* [Csiszár, 2009]. Сравнивали эффекты юглона и вещества, извлеченного из сухих листьев и стеблей растений-доноров с неизвестным аллелопатическим потенциалом. Оценивали влияние на скорость прорастания, длину побегов и длину корня *S. alba*. На более концентрированных экстрактах клена *S. alba* показала значительную реакцию скорости прорастания и еще более значительную реакцию длины корня и побега [Csiszár, 2009]. При таких же концентрациях показано, что экстракты сухого растительного материала клена ингибировали всхожесть и длину побега и корня *S. alba* по сравнению с контролем [Csiszár et al., 2013]. В другом исследовании с использованием *S. alba* в качестве тест-объекта показано, что вещества, содержащиеся в семенах и листьях *A. negundo*, снижают скорость роста корня *S. alba* по сравнению с контролем. В полевом эксперименте длина и ширина семядолей растений, выросших под кленом, меньше, чем растений, выросших под *Quercus robur* L. Длина гипокотилия у растений под кленом больше, чем у растений под *Q. robur*. Длина гипокотилия у *S. alba* значимо увеличивалась под кленом [Панасенко и др., 2018]. Также *S. alba* показала себя как чувствительный тест-объект при исследовании аллелопатической активности экстрактов из сушеных листьев различных инвазионных видов. Всхожесть *S. alba* снижалась с увеличением концентрации экстрактов. Наиболее сильно ингибировали прорастание семян *S. alba* экстракты *Robinia pseudoacacia* L. и *A. negundo* [Pavićević, 2013].

Горчица белая была выбрана в качестве растения-реципиента по следующим причинам:

- используется в качестве модельного растения в экспериментах по проверке всхожести (обеспечивает сравнимость наших результатов с литературными данными);
- не вступает в симбиоз ни с микоризными грибами, ни с азотфиксирующими бактериями, позволяет сравнить реакции видов с микоризой (*F. rubra*) и видов, вступающих в симбиоз с азотфиксирующими бактериями (*T. repens*);
- подходит для изучения в лабораторных условиях, быстро прорастает, способна за короткое время дать отклик на внешнее воздействие.

Trifolium repens L. – клевер ползучий или белый. Травянистое растение семейства Fabaceae. Многолетник с многоглавым корнем и разветвлённой корневой системой. Главный корень укороченный, от него отходят пазушные ветвистые побеги, часто полые, стелющиеся по земле и укореняющиеся в нижних узлах. Листья с длинными (до 30 см) восходящими черешками. Листочки обратнойцевидные, на верхушке выемчатые, с мелкими зубцами по краям. Головки пазушные, на цветоносах, превышающих по длине листья, шарообразные, коло 2 см в диаметре, рыхлые. Цветки белые, иногда с желтоватым, розоватым или зеленоватым оттенком, по оцветании буряющие и отклоняющиеся вниз. Боб линейный, 3–4-семенной. Цветет с мая до глубокой осени. Семена созревают с июня–июля. Размножается семенами и вегетативно.

Произрастает почти повсеместно в Европе и Азии; как заносное и интродуцированное растение известно во многих странах с умеренным климатом. В России широко распространен в европейской части, на Северном Кавказе, в Сибири. Обыкновенен по всей территории Средней России.

Растет на суходольных и пойменных лугах, на выгонах и пастбищах, по берегам рек и ручьев, по обочинам дорог, у жилья, на пустырях и как сорное в посевах. Влаголюбивое и светолюбивое зимостойкое растение, хорошо развивающееся на почвах разного плодородия, с реакцией среды от кислой до щелочной.

Кормовое и пастбищное растение, устойчивое к вытаптыванию и уплотнению почвы и хорошо отрастающее во второй половине лета после стравливания. Как и многие другие виды клевера улучшает плодородие и структуру почвы. Для сенокосного использования высевается в смеси со злаками и другими клеверами. Используется для устройства газонов. Прекрасный медонос и пергонос [Губанов и др., 2003].

Клевер ползучий тоже является одним из растений-реципиентов при проведении тестов на аллелопатическую активность. При изучении аллелопатического влияния водных экстрактов *Thymus kotschyanus* Boiss. & Hohen. на всхожесть и рост проростков *T.*

repens отмечено значительное ингибирующее действие на прорастание клевера, при этом эффект увеличивался с ростом концентрации. Однако свежий и сухой вес проростков *T. repens* не подвергался влиянию экстрактов *T. kotschyanus* вне зависимости от концентрации [Safari et al., 2010]. В небольшой степени снижалась всхожесть *T. repens* при выращивании на почве из-под *Solidago canadensis* L., однако это влияние было незначительным [Abhilasha et al., 2008]. Изучение аллелопатического влияния *Oxalis debilis* Kunth показало, что водные экстракты листьев этого вида подавляли прорастание семян и рост проростков *T. repens* и что эффект усиливался с увеличением концентрации [Peng et al., 2007]. Водные экстракты растительного материала и почвы из-под инвазионного *Erigeron canadensis* L. в разной степени подавляли прорастание семян и рост проростков тест-растений (в т. ч. *T. repens*) в порядке: вегетативные части > отмершие части > песчаная почва, что напрямую связано с содержанием в них суммы фенолов и фенолокислот [Djurđević et al., 2001].

Клевер ползучий был выбран в качестве растения-реципиента по следующим причинам:

- помимо микоризного, вступает в симбиоз с азотфиксирующими бактериями, что позволяет сравнивать реакцию с растениями с широким спектром способов почвенного питания;
- это местный травянистый вид (его изучение может позволить понять причины снижения разнообразия растений в зарослях инвазионных видов);
- подходит для изучения в лабораторных условиях, быстро прорастает, способен за короткое время дать отклик на внешнее воздействие;
- используется в качестве модельного растения в экспериментах по проверке всхожести (обеспечивает сравнимость наших результатов с литературными данными).

Pinus sylvestris L. – сосна обыкновенная, вечнозеленое дерево до 40 м высотой. Хвоя до 7 см длиной, расположена по два, на взрослых деревьях держится по 2–3 года. На молодых ветвях кора серая, более старые ветви и верх ствола покрыты оранжевой корой, отслаивающейся тонкими пластинками, а в основании ствола кора толстая, бороздчатая, с глубокими трещинами. Мужские шишки скручены у основания однолетних побегов, а женские шишки развиваются по 1–3 на верхушке побегов, сначала, до опыления, они прямостоячие, а затем повисают. Шишки созревают глубокой осенью на второй год после опыления; семена 3–4 мм длиной, с крылом в 3 раза длиннее семени.

Евроазиатский вид, широко распространен от субарктической до лесостепной зоны, образует обширные леса, чистые или в смеси с другими породами, в России – от западных областей европейской части до Дальнего Востока. Растет преимущественно на

почвах легкого механического состава, а также на моховых болотах, выходах известняка, где обычно имеет угнетенный вид. Одна из наиболее ценных хозяйственных пород [Губанов и др., 2002].

Сосна обыкновенная была выбрана в качестве растения-реципиента, поскольку это основная местная лесообразующая порода, преобладающая в растительном покрове окрестностей Екатеринбурга и его лесопарков.

2.4 Характеристика района проведения работ

Все экспериментальные участки располагались на территории городской агломерации Екатеринбурга в Свердловской области (Рисунок Б.1 Приложения).

Екатеринбург – крупный промышленный город на Среднем Урале площадью 49.8 тыс. га с населением около 1.4 млн жителей, расположен в южно-таежном округе Зауральской холмисто-предгорной провинции [Колесников, 1973]. На окружающих территориях преобладают сосновые леса естественного происхождения на дерново-подзолистых почвах и буроземах. Территорию Екатеринбурга считают сильно загрязненной [Стурман, 2008] как из-за наличия большого числа промышленных предприятий, так и воздействия высокой плотности автотранспортной сети. Наибольший вклад в загрязнение атмосферы (до 85%) вносит городской автотранспорт [Стурман, 2008].

Климат территории континентальный и характеризуется холодной и продолжительной зимой, коротким умеренно теплым летом и также короткими весной и осенью. Вследствие географического расположения для Екатеринбурга характерны резкие колебания температуры. Продолжительность вегетационного периода составляет 160–170 дней. Характерны поздние весенние и ранние осенние заморозки, заметно укорачивающие безморозный период. Город находится в зоне достаточного увлажнения. Среднегодовая сумма осадков – 550–650 мм. Максимум осадков приходится на теплый сезон, в течение которого выпадает около 60–70% годовой суммы [Куликов и др., 2013].

2.5 Экспериментальные методы

В разных экспериментах для отбора образцов почв и листьев было выбрано по 3–5 участков на территории г. Екатеринбурга. На каждом участке всегда было по два варианта, опытный – в сообществах с доминированием инвазионного *Acer negundo*; контрольный – в сообществах с доминированием других видов деревьев. Расстояние между ними не превышало 10–20 м, т. е. геоморфологически и эдафически опытный и контрольный варианты на каждом участке были сравнимы. Дополнительно в разных

экспериментах использовали положительные (с сильным негативным воздействием, например, почва, загрязненная тяжелыми металлами) и отрицательные контроли (без такого воздействия, например, загородный луг). Таким образом, главное отличие между участками состояло в особенностях внешних условий, в степени антропогенной нарушенности сообществ, а различия между вариантами опыта – в доминировании инвазионного дерева (Таблица Б.1 Приложения). Общая схема всех экспериментов – рандомизированный парный блочный дизайн [Fisher, 1971]. Участки с доминированием клена и контрольные к ним с доминированием других видов деревьев подбирали таким образом, что они образовывали связанную пару (блок). Участки в блоке:

- максимально однородны и расположены в непосредственной близости друг от друга,
- расположены в одном элементе ландшафта, в одном и том же ценоотическом окружении,
- имели близкие уровни урбанизации и нарушенности,
- имели сходные уровни сомкнутости крон (но не для участков, использованных в вегетационных экспериментах, этот критерий введен позже для всех остальных экспериментов).

Рельеф и почвы участков:

- городские участки приурочены к средним частям и подошвам склонов; почвы – агро- и урбаноземы с разной нарушенностью верхних горизонтов;
- загородный луг: нижняя часть склона; почва дерново-подзолистая на вторичном лугу, в прошлом распаханном.

Использованы покупные семена, соответствующие ГОСТ Р 52325–2005 (Таблица 1). Проведены эксперименты следующего типа: лабораторные с проращиванием семян в чашках Петри и рулонных культурах, вегетационные тепличные эксперименты и полевые эксперименты в условиях природных сообществ. Схемы экспериментов приведены в соответствующих разделах **Результатов**.

2.5.1 Эксперименты в чашках Петри с водными вытяжками листьев

Сбор листьев и приготовление водных вытяжек проводили следующим образом. Свежие листья не менее чем с 5 растений каждого донорного вида собирали на высоте 1.5–3 м. Листья, кроме листьев *H. sosnowskyi* ввиду их большого размера, не измельчали, максимально сохраняя их целостность. Вытяжки готовили, смешивая листья с дистиллированной водой в соотношении 1:10 по массе [John et al., 2006]. Вытяжки

настаивали 24 часа в темном месте при комнатной температуре, затем фильтровали через фильтровальную бумагу. Колбы с готовыми вытяжками хранили в холодильнике при +4 °С. Каждые 7 суток готовили свежие вытяжки.

Таблица 1 – Семена растений-реципиентов, использованные в экспериментах

Вид растения-реципиента	Дата производства/сбора	Происхождение
<i>Sinapis alba</i>	12.09.2020	Россия, ООО «Лама Торф»
	2019	Дания, «DLF Seeds A/S»
	2016	Ботанический сад УрО РАН
<i>Trifolium repens</i>	06.2020	Россия, ООО «Зеленый Ковер»
	2019	Дания, «DLF Seeds A/S»
	2016	Ботанический сад УрО РАН
<i>Festuca rubra</i>	01.2020	Россия, ООО «Зеленый Ковер»
	2019	Дания, «DLF Seeds A/S»
	2016	Ботанический сад УрО РАН
<i>Pinus sylvestris</i>	2016	Лесосеменная лаборатория Уральского государственного лесотехнического университета, сбор на территории Свердловской области
<i>Acer negundo</i>	2016	Смешанный сбор, с территории Билимбая, Ботанического сада УрО РАН, екатеринбургский «Дендрологический парк-выставка»
	05.2019	Смешанный сбор, Ботанический сад УрО РАН, парк Зеленая роща, екатеринбургский «Дендрологический парк-выставка»

Семена поверхностно стерилизовали 0.1% раствором NaOCl 2 мин, затем промывали дистиллированной водой. В каждую чашку на два слоя фильтровальной бумаги помещали по 50 семян *F. rubra*, *S. alba* или *T. repens*, которые увлажняли соответствующим экстрактом или водой. Чашки размещали на столе в растительной комнате либо в климакамере, условия были постоянными во всех случаях: влажность 60%, температура 23 °С, фотопериод 12 ч (Рисунок 1).



Рисунок 1 – Климакамера с семенами в чашках Петри

Число всходов подсчитывали в течение 14 суток. Семена считались проросшими, если длина корешка составляла не менее 1 мм. В дальнейшем такие семена названы всходами по определению в широком смысле – растение, несущее семядольные и настоящие листья [Жмылев и др., 2005]. В горизонтальном пространстве чашки размещали рандомизировано и ежедневно перемешивали.

2.5.2 Эксперименты в рулонных культурах с водными вытяжками листьев

Сбор листьев и приготовление водных вытяжек осуществляли так же, как в экспериментах с чашками Петри.

Для проращивания семян использовали цилиндрические прозрачные сосуды объемом 150 мл. Сосуды, полосы фильтровальной бумаги и кальки шириной по 4 см и длиной по 50 см предварительно 2 ч стерилизовали при 110°C. Семена модельных видов поверхностно стерилизовали 0.1% раствором NaOCl 2 мин, затем промывали дистиллированной водой. По 50 семян *F. rubra*, *S. alba*, *T. repens* и по 10 семян *A. negundo* раскладывали на полосы фильтровальной бумаги через равные промежутки на расстоянии 0.5–0.7 мм от верхнего края бумажной полосы. Поверх полосы фильтровальной бумаги размещали слой кальки и сворачивали бумагу в рулон. Один конец рулона опускали в сосуды, в которые наливали по 50 мл (треть объема сосуда) воды или водных вытяжек из листьев. Уровень жидкости в течение эксперимента поддерживали на одном уровне. Сосуды размещали на столе в растительной комнате либо в климатической камере, условия были постоянными в обоих случаях: влажность 60%, температура 23 °C, фотопериод 12 ч (Рисунок 2).

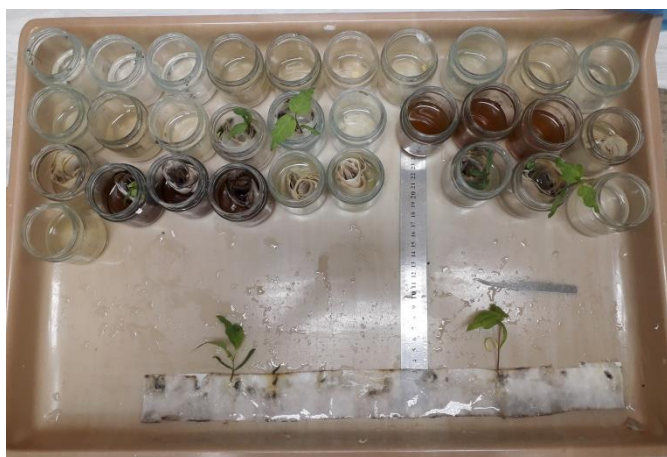


Рисунок 2 – Измерение всходов в экспериментах с рулонными культурами

Семена проращивали 21 сут, ежедневно переставляя сосуды в случайном порядке. Подобная рандомизация позволяет избежать влияния случайных факторов. На 21 сут экспозиции определяли: 1) выживаемость – долю живых всходов по отношению к числу

посеянных семян; 2) длину надземной части (мм) – расстояние от корневой шейки (места перехода зародышевого корешка в гипокотиль) до верхушки побега (у *S. alba*, *T. repens* и *A. negundo*) или до верхушки самого длинного листа (*F. rubra*); 3) длину корней (длина самого длинного корня) (мм). Всходы считали живыми, если они сохраняли тургор и не загнивали.

2.5.3 Эксперименты в рулонных культурах с водными суспензиями почв

Сбор почвенных образцов проводили из верхних 5–7 см почв не далее 50 см от ствола взрослого дерева, удалив подстилку, из 10 точек в одном варианте. Затем почву выставляли в лотки и оставляли на зиму на открытом воздухе для имитации нахождения в природных условиях, но без влияния инвазионного клена. Весной проводили подготовку почвенных образцов: высушивали почву на воздухе, просеивали через сито 2 мм, измельчали. Для приготовления водной суспензии брали навеску почвы в соотношении 1:10 и смешивали с дистиллированной водой.

Методика проращивания семян в рулонных культурах была такая же, как в экспериментах с водными вытяжками. Сосуды размещали на столе в растительной комнате либо в климакамере, условия были постоянными: влажность 60%, температура 23 °С, фотопериод 12 ч (Рисунок 3).

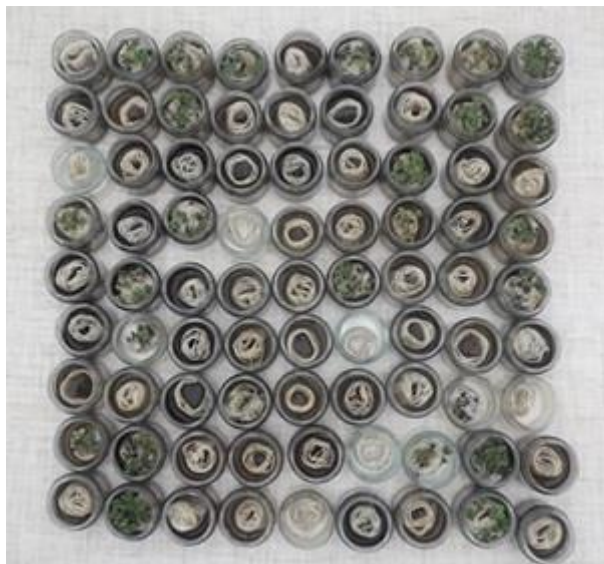


Рисунок 3 – Эксперимент в рулонных культурах с почвенными суспензиями

2.5.4 Вегетационные эксперименты

Эксперименты проводились в теплице с поликарбонатным покрытием Ботанического сада УрО РАН. Повторность каждого варианта опыта – три вегетационных сосуда (Рисунок 4). В сосуды размером 40×25×12 см с просеянной нестерилизованной

почвой высевали по 50 семян *A. negundo* и по 100 семян остальных видов растений-реципиентов. Сосуды располагали в случайном порядке. Полив осуществлялся раз в два дня с учетом поддержания влажности почвы на уровне 60% полевой влагоемкости. В середине эксперимента сосуды были прополоты от сорняков.



Рисунок 4 – Вегетационный эксперимент

После окончания выращивания растения извлекали из сосудов, корни промывали водой. Затем корни случайно выбранных 10 растений помещали в 70% этанол для дальнейшего определения характеристик микоризообразования. Надземные части и остальные целые особи были загербаризированы.

Из загербаризированных растений случайно выбирали по 10 растений, у которых определяли длину самого длинного листа, надземную и подземную массы. Измерения производились на аналитических весах Sartorius BP 110S, показания записывались до 4 значащих знаков.

2.5.5 Полевые эксперименты

Было выбрано пять участков в г. Екатеринбурге, на каждом участке по два варианта, один в сообществе с доминированием инвазионного *Acer negundo* (An+), другой в сообществе с доминированием других видов деревьев (An-). Сомкнутости крон на участках с *A. negundo* и без него были близкими. В каждом из вариантов с помощью деревянной рамки намечались по 8 квадратов площадью 50 × 50 см. Их перекапывали на глубину 3–5 см, очищали от подстилки, сорняков и крупного мусора. Затем в центре квадрата 50 × 50 см обозначали квадрат 25 × 25 см, в который высевали по 50 семян *A. negundo* или по 100 семян других видов. Высеваемый в квадрат вид модельного растения назначали случайно. На каждом участке в каждом варианте каждый вид растений-реципиентов был посеян в двух повторностях (Рисунок 5).



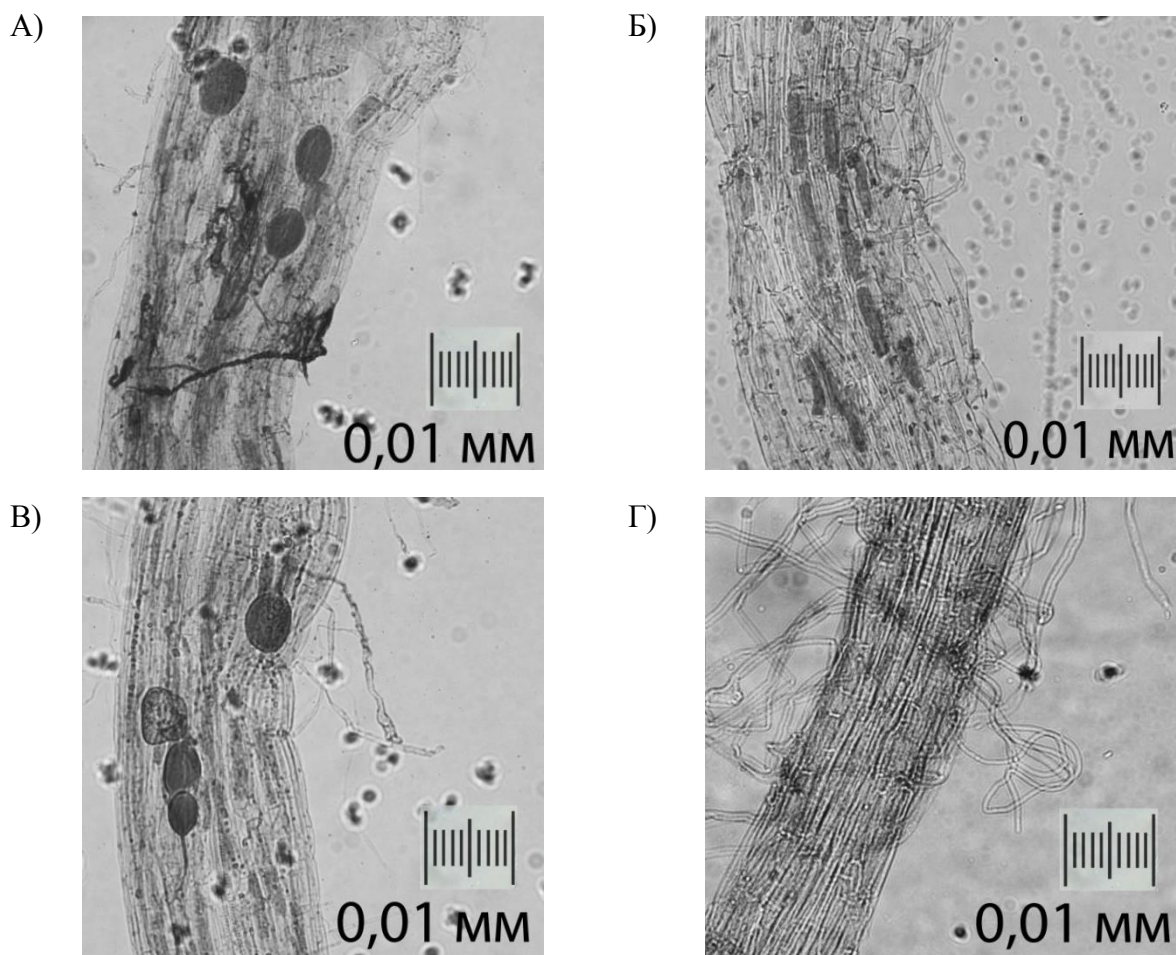
Рисунок 5 – Полевой эксперимент

2.5.6 Встречаемость арбускулярной микоризы

Для определения встречаемости арбускулярной микоризы использовали корни растений, зафиксированные в 70% этаноле. Случайно отобрали по 5 растений из каждой повторности для анализа микоризообразования по методу И. А. Селиванова [Селиванов, 1981]. У каждого растения анализировали 15 фрагментов тонких корней последнего или предпоследнего порядков длиной 1 см. В них после мацерации в КОН на водяной бане и окрашивания анилиновым синим микроскопически определены характеристики развития арбускулярной микоризы (АМ). С помощью микроскопа (Olympus CX41 и Leica DM 5000В (Германия, $\times 100$ – 200)) при увеличении $\times 20$ на пяти полях зрения в каждом односантиметровом фрагменте, т.е. всего в 75 полях зрения у каждого растения, фиксировали встречаемость: арбускул, везикул, корневых волосков и всех структур АМ, включая арбускулы, везикулы и гифы (Рисунок 6).

2.6 Измерение абиотических условий

Агрохимические свойства почв. В исследованных местообитаниях в 2016 (01.07.2016–10.07.2016) и 2019 гг. (28.06.2019–05.07.2019) отбирали почву для анализа агрохимических свойств. Почву верхних 20 см минеральной части профиля отбирали в двух местообитаниях на каждом участке. В местообитаниях экспериментальных вариантов (An+) почву отбирали из-под полога *A. negundo*. В контрольных вариантах (An–) почву отбирали в сообществах с доминированием других видов.



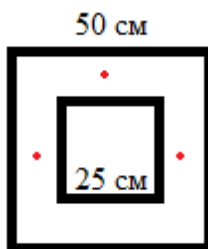
А – гифы и везикула арбускулярных грибов; Б – арбускулы; В – везикулы; Г – корневые волоски

Рисунок 6 – Внешний вид структур, регистрируемых на корнях *Festuca rubra*

Измерения агрохимических свойств почв выполнены в аналитической лаборатории ФГБУН «Уральский НИИ сельского хозяйства». В смешанных образцах гумусово-аккумулятивного горизонта (по одному образцу из местообитания) в соответствии с ГОСТами определены: $pH_{\text{водный}}$ (потенциметрически; соотношение почвы и воды 1:5); содержание поглощенных оснований ($Ca^{2+} + Mg^{2+}$; метод Каппена с вытеснением Ca^{2+} и Mg^{2+} из почвенного поглощающего комплекса ионом H^+ с последующим титрованием $NaOH$); подвижные соединения К и Р (метод Кирсанова с извлечением P_2O_5 и K_2O из почвы HCl и определением P_2O_5 на фотоэлектроколориметре, а K_2O – на пламенном фотометре); легкогидролизуемый N (метод Корнфельда с гидролизом органических соединений почвы $NaOH$ и регистрацией выделяющегося NH_3).

Измерение влажности почвы. В ходе полевых экспериментов 2019 и 2021 гг. измеряли влажность почвы. В местообитаниях экспериментальных вариантов (An+) измеряли влажность почв в сообществах с доминированием *A. negundo*. В контрольных вариантах (An–) влажность почв измеряли в сообществах с доминированием других деревьев. Все измерения проводили в один день. Измерения влажности верхних 5 см

минеральной части почвы выполнили портативным влагомером HH2 Moisturemeter (Великобритания; Delta-T Devices). Перед измерением удаляли подстилку, сенсор вводили в верхний слой минеральной части почвы вертикально вниз и регистрировали влажность в процентах. Такое измерение повторяли вокруг каждого засеянного квадрата трижды (Рисунок 7). Измерения выполняли в три тура: в начале, середине и конце полевых экспериментов (10.07.2019, 18.07.2019, 22.08.2019, 15.07.2021, 25.07.2021, 03.08.2021).



Засеянный квадрат (25×25 см) и внешняя буферная зона (50×50 см), красные точки – места измерения влажности почвы

Рисунок 7 – Схема измерений влажности почвы на засеянном квадрате в ходе полевых экспериментов 2019 и 2021 гг.

Измерение освещенности. В ходе полевого эксперимента 2021 г. измеряли освещенность. Внутри каждого варианта в случайных точках выполняли по 20–50 измерений освещенности на высоте на высоте 1.5 и 0.5 м над уровнем почвы. Измерения выполнили внутри лесопарков на экспериментальных и контрольных вариантах (в Ботаническом саду УрО РАН, Юго-Западном лесопарке, ЦПКиО им. Маяковского):

– в самых темных микроместообитаниях на высоте 0.5 м от поверхности почвы; которые специально подбирали в качестве положительного контроля для последующего сравнения с результатами измерений в других условиях; как правило, это были участки под кронами густых невысоких кустарников, как местных (*Salix* spp., *Ribes* spp.), так и чужеродных (*Cotoneaster* spp., *Syringa* spp.);

– под пологом *A. negundo* на высоте 1.5 и 0.5 м;

– под пологом, как местных (*Prunus padus* L., *Pinus sylvestris*, *Salix alba* L., *Sorbus aucuparia* L., *Tilia cordata* Mill.), так и чужеродных (*Malus baccata* (L.) Borkh, *Ulmus laevis* Pall.) древесных видов на высоте 1.5 и 0.5 м; эти измерения использовали как контрольные к измерениям под *A. negundo*.

Измерения выполнены люксметром ТКА–ПКМ–42, который измеряет освещенность в видимой области спектра 380–760 нм. Измерения выполнены 25.07.2021 г. с 10:00 до 15:00 ч. Во всех случаях не более чем с интервалом 10–20 мин до или после измерений внутри лесопарков или внутри занятых деревьями городских участков,

производили контрольные измерения на открытом месте – в 15–20 м от ближайших зданий, сооружений и кромки леса.

2.7 Статистический анализ

Статистический анализ данных осуществляли, в основном, с помощью разных вариантов дисперсионного анализа (ANOVA). Единицей наблюдения в статистическом анализе было значение показателя в одном сосуде/чашке/засеянном квадрате. Долей проросших семян считали долю живых всходов в день учета по отношению к общему числу посеянных семян. Для нивелирования видовых особенностей растений-реципиентов использовали относительные показатели – относительную выживаемость и относительную длину корней. Их рассчитывали как отношение значения показателя в данном сосуде к среднему значению соответствующего показателя в трех сосудах с дистиллированной водой.

Однородность дисперсий контролировали с помощью критерия Левена, а парные различия между вариантами оценивали с помощью критерия Тьюки. Чтобы оценить, какие факторы сильнее влияли на показатели раннего развития растений-реципиентов, использовали информационный критерий Акаике (*AIC*). Расчеты выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007). При усреднении значений через символ ± приведена стандартная ошибка (SE). Конкретные особенности статистического анализа при необходимости дополнительно описаны в результатах экспериментов. Для статистического анализа значения массы всходов, отношения подземной и надземной части предварительно логарифмировали, а значения доли проросших семян, встречаемости грибных структур, арбускул, корневых волосков подвергались предварительной арксинус-трансформации. В таблицах и на рисунках указаны не преобразованные значения показателей.

Скорость прорастания семян в экспериментах в чашках Петри оценивали, используя логистическую кривую вида (1) [Воробейчик и др., 1994]:

$$y = \frac{A - a_0}{1 + \exp(\alpha + \beta x)} + a_0, \quad (1)$$

где y – оценка доли проросших семян; x – оценка времени после начала проращивания; α и β – коэффициенты, которые находили методом численных итераций; a_0 – минимальная доля проросших семян, которую для всех чашек Петри приняли за ноль; A – максимальная доля проросших семян, т.е. максимальная зарегистрированная за 14 суток доля проросших семян.

После нахождения коэффициентов α и β аналитически были найдены нижняя (x_{10}), средняя (x_{50}) и верхняя (x_{90}) критические точки. Они определяли время прорастания 10, 50 и 90% семян соответственно. Координаты критических точек находили по формулам (2-5) [Воробейчик и др., 1994]:

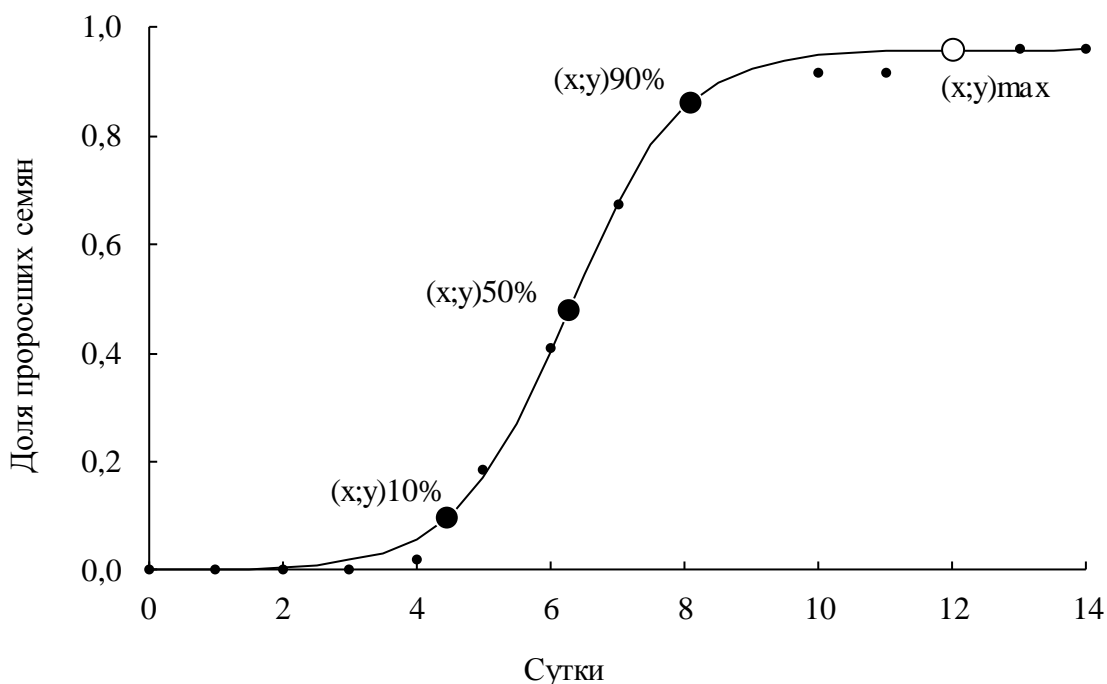
$$y_{10} = 0.1 * (A - a_0) + a_0 \quad (2)$$

$$y_{50} = 0.5 * (A - a_0) + a_0 \quad (3)$$

$$y_{90} = 0.9 * (A - a_0) + a_0 \quad (4)$$

$$x_{10, 50, 90} = \frac{\ln\left(\frac{A}{y_{10, 50, 90}} - 1\right)}{\beta} - \alpha \quad (5)$$

Логистическая аппроксимация была построена для каждой из чашек Петри в каждом эксперименте, как показано на рисунке 8 (Рисунок 8, пример случайной чашки с проращиванием семян *Festuca rubra* на дистиллированной воде). Для построения финальной кривой все коэффициенты и координаты, рассчитанные для каждой чашки, усредняются для каждого варианта экстракта.



$x_{y_{10\%}}$, $x_{y_{50\%}}$ и $x_{y_{90\%}}$ — нижняя, средняя и верхняя критические точки; $x_{y_{\max}}$ — точка достижения максимума доли проросших семян

Рисунок 8 — Доля проросших семян *Festuca rubra* в случайной чашке Петри на дистиллированной воде в эксперименте с зелеными листьями

Сопоставление абсцисс критических точек x_{10} , x_{50} и x_{90} позволило охарактеризовать и сравнить прорастание семян разных растений-реципиентов и каждого вида растений-реципиентов под влиянием разных экстрактов листьев. Для этого сравнивали скорость начала прорастания семян (x_{10}), скорость прорастания половины семян (x_{50}) и скорость окончания активного прорастания (x_{90}). Абсциссы точек максимального прорастания (x_{\max})

позволяют сравнить время максимального прорастания для разных растений-реципиентов. Сравнение ординат точек максимального прорастания (y_{\max}) позволяет сравнить абсолютную долю проросших семян разных видов и абсолютную долю проросших семян каждого вида растений-реципиентов под влиянием разных экстрактов листьев.

При построении S-образных кривых в экспериментах 2021 и 2022 гг. для *S. alba* были использованы только сутки до дня максимальной доли проросших семян (включительно), поскольку высокая и резкая убыль всходов после этого искажала кривую. Это не отражается на виде кривых и их анализе, поскольку сама их форма подразумевает плато после дня максимального количества всходов.

Для анализа процесса прорастания семян использован показатель «индекс прорастания» (GI), который рассчитывается по формуле (6) [AOSA, 1983; Ranal, Santana, 2006]:

$$GI = \sum(GT/Tt) = \left[\frac{\text{Число проросших семян}}{\text{Номер суток первого учета}} \right] + \dots + \left[\frac{\text{Число проросших семян}}{\text{Номер суток последнего учета}} \right] \quad (6)$$

где Число проросших семян – число проросших семян в выбранные сутки учета, Номер суток первого учета – номер суток первого учета (со дня посева), Номер суток последнего – номер суток последнего или финального учета.

Индекс прорастания отражает не только число всходов к концу периода учета, но и позволяет сделать вывод о динамике прорастания. Если в последний срок учета у разных видов будет одинаковое число проросших семян, это ничего не скажет о динамике прорастания. Но GI при этом может различаться. Высокие значения GI соответствуют раннему и дружному прорастанию семян. При медленном прорастании семян в течение периода наблюдений GI будет низким.

Для сравнения значений объемной влажности почв на участках в вариантах An+ и An– использовали *t*-критерий Стьюдента для попарно связанных переменных.

При анализе освещенности единицей наблюдения было среднее значение из 20–50 исходных измерений освещенности на одной пробной площади (участке, местообитании, микроместообитании) за один тур. В качестве характеристики освещения использовали две величины. На графиках и в тексте представлены нетрансформированные значения интенсивности освещения (L , в люксах $\times 10^2$). Но в статистических сравнениях использовали трансформацию интенсивности освещения с помощью натурального логарифма $\ln(L)$. Для сравнения характеристик освещения в сообществах с доминированием *A. negundo* и контрольных к ним с другими видами деревьев использовали *t*-критерий для попарно связанных переменных.

Общий объем проведенных работ. Всего в 2016–2022 гг. проведено: пять экспериментов в чашках Петри, четыре эксперимента методом рулонных культур, два вегетационных и два полевых эксперимента. На экспериментальных участках отобрано и проанализировано 17 смешанных проб почв, сделано 177 замеров освещенности и 1020 измерений влажности почвы. В ходе анализа микоризообразования исследовано 190 образцов корней, просмотрено 14098 полей зрения. Посеяно 32550 семян; длина корня и надземной части измерены у 9063 проростков; взвешено 255 проростков.

Глава 3. АБИОТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В СООБЩЕСТВАХ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *ACER NEGUNDO*

Материалы этой главы имеют вспомогательный характер к основному содержанию диссертации. Для повышения степени уверенности в обсуждаемых в следующих главах результатах важно представлять, насколько в основных вариантах биотестов (с кленом и без него) специфичны или, наоборот, не специфичны абиотические условия.

3.1 Агрохимические свойства почв

Приведенные далее данные были использованы в магистерской диссертации на тему «Влияние почвы из зарослей инвазивных видов на рост и развитие *Festuca rubra* L.» [Рафикова, 2018]. Почвы на исследуемых участках по Международной номенклатуре почв WBR относятся к антроосолям (антропогенно-преобразованные, в том числе культурные почвы) [IUSS Working..., 2022].

Характеристики почв в 2016 г. Проанализированы агрохимические характеристики почв, использованных для проращивания семян в вегетационном эксперименте в 2016 г. В местообитаниях с *A. negundo* были несколько выше показатели суммы поглощенных оснований, рН, содержание подвижных форм P_2O_5 и K_2O , но ниже содержание легкогидролизуемого азота и гумуса (Таблица 2).

Однако при статистическом анализе агрохимические показатели почв в 2016 г. значимо не отличались в зависимости от доминирования клена ясенелистного в местообитании. В однофакторном ANOVA (фактор «вариант опыта») для показателя рН $F_{(1; 5)}=0.92$; $P=0.3807$; для содержания легкогидролизуемого азота $F_{(1; 5)}=0.61$; $P=0.4687$; для подвижных форм P_2O_5 $F_{(1; 5)}=5.98$; $P=0.0584$ и K_2O $F_{(1; 5)}=1.75$; $P=0.2433$; для гумуса $F_{(1; 5)}=0.81$; $P=0.4099$ и для суммы поглощенных оснований $F_{(1; 5)}=0.09$; $P=0.7762$.

Характеристики почв в 2019 г. В 2019 г. также анализировали свойства почв, использованных для проведения вегетационного эксперимента. В местообитаниях с *A. negundo* были выше показатели суммы поглощенных оснований, рН, легкогидролизуемого азота, подвижных форм P_2O_5 и K_2O (Таблица 3). Однако при статистическом анализе агрохимические показатели почв значимо не отличались в зависимости от доминирования клена ясенелистного в местообитании. В однофакторном ANOVA (фактор «вариант опыта») для показателя рН $F_{(1; 8)}=2.37$; $P=0.1656$; для содержания легкогидролизуемого

азота $F_{(1; 8)} = 3.63$; $P = 0.0931$; для подвижных форм P_2O_5 $F_{(1; 8)} = 0.13$; $P = 0.7333$ и K_2O $F_{(1; 8)} = 0.01$; $P = 0.9149$ и для суммы поглощенных оснований $F_{(1; 8)} = 2.09$; $P = 0.1862$.

Таблица 2 – Агрохимические свойства почв с участков эксперимента 2016 г. [Рафикова, 2018]

Участок	pH	Гумус, %	Сумма поглощенных оснований ($Ca^{2+} + Mg^{2+}$), мг-экв/100 г	Легкогидролизующий N, мг/кг	Подвижные формы P_2O_5 , мг/кг	Подвижные формы K_2O , мг/кг
Контроль для участка I (Шарташ)	7.07	4.14	50.80	108.00	278.00	167.00
Участок I (Проезжая)	6.22	4.22	36.10	125.00	1335.00	221.00
Контроль для участка II (дорога у Селькоровской)	4.97	4.14	28.50	124.00	285.00	130.00
Участок II (Селькоровская)	6.75	4.08	47.50	94.00	278.00	148.00
Контроль для участка III (ЦПКиО)	6.42	4.68	46.60	152.00	285.00	242.00
Участок III (Базовый)	6.63	4.45	50.60	156.00	1095.00	452.00
Участок IV (Широкая речка, луг)	5.47	5.00	44.80	216.00	82.00	112.00

Таблица 3 – Агрохимические свойства почв с участков эксперимента 2019 г.

Участок	pH	Сумма поглощенных оснований ($Ca^{2+} + Mg^{2+}$), мг-экв/100 г	Легкогидролизующий N, мг/кг	Подвижные формы P_2O_5 , мг/кг	Подвижные формы K_2O , мг/кг
ЦПКиО им. Маяковского (An+)	6.90	24.40	201.40	159.00	134.00
ЦПКиО им. Маяковского (An-)	6.70	29.60	174.70	221.00	240.00
Ботанический сад УрО РАН_1 (An+)	7.10	41.80	220.40	332.50	206.00
Ботанический сад УрО РАН_1 (An-)	6.70	37.20	217.40	1810.00	596.00
Ботанический сад УрО РАН_2 (An+)	6.80	36.80	213.90	1090.00	534.00
Ботанический сад УрО РАН_2 (An-)	6.20	32.00	199.40	267.50	210.00
Юго-Западный лесопарк_1 (An+)	5.90	24.20	274.40	215.00	206.00
Юго-Западный лесопарк_1 (An-)	4.80	11.10	201.50	52.00	75.00
Юго-Западный лесопарк_2 (An+)	6.40	42.70	331.10	1390.00	244.00
Юго-Западный лесопарк_2 (An-)	5.00	9.20	208.00	100.00	140.00

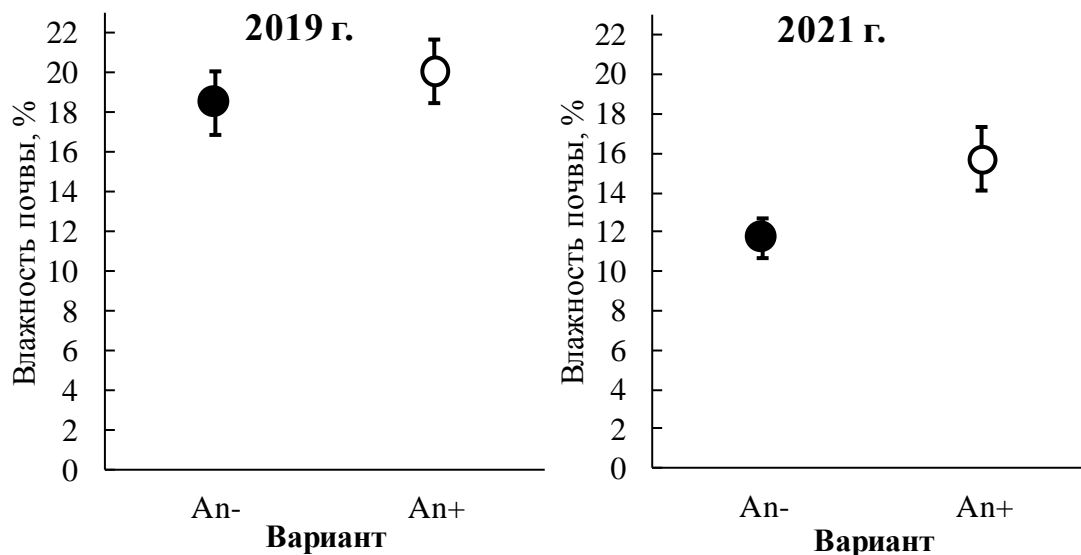
Можно отметить, что в оба года в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo* были выше показатели pH, содержание легкогидролизующего азота, подвижных форм P_2O_5 и K_2O . Эти различия очень небольшие по абсолютным значениям, не значимые при статистическом анализе. В двухфакторном ANOVA (факторы «год», «вариант

опыта») для фактора «вариант опыта» не различались: рН ($F_{(1; 13)}=2.96$; $P=0.1089$), содержание легкогидролизуемого азота ($F_{(1; 13)}=0.33$; $P=0.5769$), содержание подвижных форм P_2O_5 ($F_{(1; 13)}=2.14$; $P=0.1671$) и K_2O ($F_{(1; 13)}=0.63$; $P=0.4424$). Таким образом, основные агрохимические характеристики почв в местообитаниях с кленом ясенелистным и в контрольных вариантах направленно не различались.

3.2 Влажность почв

Проверяемая гипотеза состояла в том, что в сообществах с доминированием *A. negundo* уровень влажности почв выше, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев. Этот результат получен при анализе большого массива данных, описанного в статье «Влажность почвы в урбанизированных местообитаниях с доминированием чужеродного *Acer negundo*» [Дубровин и др., 2022]. Но далее представлены результаты анализа конкретных измерений только на наших участках, чтобы охарактеризовать абиотические условия проведения исследований.

В среднем влажность почв в 2019 г. составила $19.3 \pm 1.1\%$. Средняя объемная влажность почв значимо не различалась в зависимости от доминирования клена в местообитании (Рисунок 9): $18.5 \pm 1.6\%$ в варианте An- и $20.1 \pm 1.6\%$ в варианте An+ ($t=-0.62$, $dF=14$, $P=0.5475$).



An+: местообитания с доминированием *Acer negundo*; An-: местообитания с доминированием других видов деревьев. Вертикальные линии – SE

Рисунок 9 – Влажность почв

По результатам измерений 2021 г. в среднем влажность почв составила $13.7 \pm 1.0\%$. Средняя объемная влажность почв в местообитаниях с доминированием *A. negundo* была выше, чем в сообществах без клена: $11.7 \pm 1.0\%$ в варианте An- и $15.7 \pm 1.6\%$ в варианте An+ ($t=-2.97$, $dF=8$, $P=0.0179$). При совместном анализе измерений 2019 и 2021 гг.

объемная влажность почв в местообитаниях с доминированием *A. negundo* была $18.4 \pm 1.2\%$, без клена $16.0 \pm 1.2\%$. Не обнаружено значимых различий в зависимости от наличия клена в местообитании ($t = -1.55$, $dF = 23$, $P = 0.1349$).

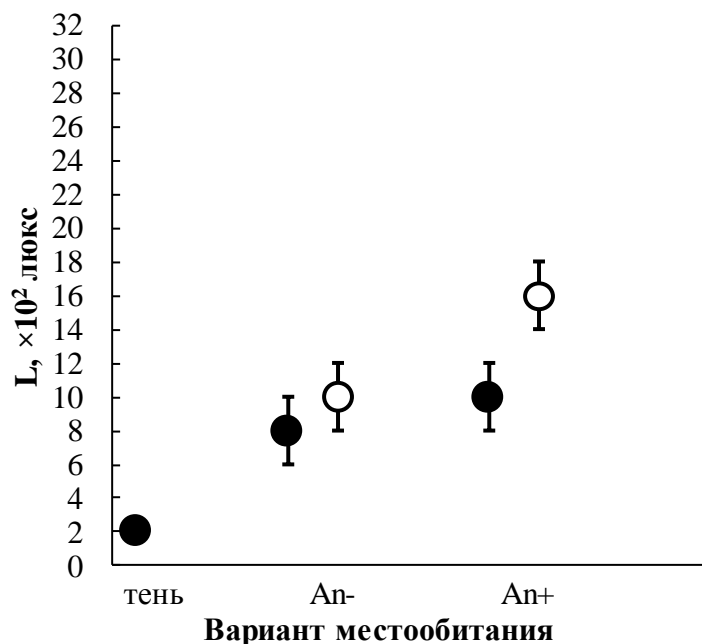
Таким образом, на наших участках не обнаружено значимой разницы в объемной влажности почв в зависимости от доминирования клена в местообитании. Но при анализе большего числа участков (включая наши) было установлено, что средняя объемная влажность почвы в местообитаниях с доминированием *A. negundo* была ненамного, но значимо выше, чем в зарослях других видов деревьев [Дубровин и др., 2022]. Так как наши результаты показывают такую же тенденцию (в сообществах с доминированием клена несколько более влажно), то возможно объяснить отсутствие статистически значимого эффекта ограниченным числом измерений из-за небольшого количества участков. Однако результаты показали, что в рамках данного исследования влажность в местообитаниях с доминированием *A. negundo* не является значимым фактором при объяснении его возможного влияния на долю проросших семян и выживаемость всходов растений-реципиентов на конкретных участках.

3.3 Освещенность

Проверяемая гипотеза состояла в том, что в сообществах с доминированием инвазионного *A. negundo* уровень затенения выше, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев. Этот результат получен при анализе большого массива данных, описанного в статье «Затенение и перехват света в зарослях инвазионных видов *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia*» [Веселкин и др., 2021]. Но далее представлены результаты анализа конкретных измерений только на наших участках для характеристики абиотических условий.

Средняя интенсивность освещения в 2020 г. на открытых местах составила $L = 387 \pm 46$ лк $\times 10^2$. В специально подобранных самых затененных микрестообитаниях света было почти в 200 раз меньше: $L = 2 \pm 1$ лк $\times 10^2$. В сообществах с доминированием *A. negundo* среднее значение освещенности ($L = 16 \pm 2$ лк $\times 10^2$ на высоте 1.5 м и $L = 10 \pm 2$ лк $\times 10^2$ на высоте 0.5 м) было выше, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев ($L = 10 \pm 2$ лк $\times 10^2$ на высоте 1.5 м и $L = 8 \pm 2$ лк $\times 10^2$ на высоте 0.5 м) (Рисунок 10).

Для статистической оценки уровня затенения, создаваемого инвазионным кленом, выполнили попарные сравнения с контролями. По результатам измерений в 2020 г. под пологом *A. negundo* было значимо светлее, чем в контрольных к нему сообществах с доминированием других видов деревьев, но только на высоте 1.5 м над уровнем почвы: $t = -2.57$; $P = 0.0301$; $dF = 9$; на высоте 0.5 м $t = -1.60$; $P = 0.1448$; $dF = 9$. Средняя интенсивность



Черные точки – измерения на высоте 0.5 м; белые точки: измерения на высоте 1.5 м. Тень: самые темные местообитания; An+: местообитания с доминированием *Acer negundo*; An–: местообитания с доминированием других видов деревьев. Вертикальные линии – SE

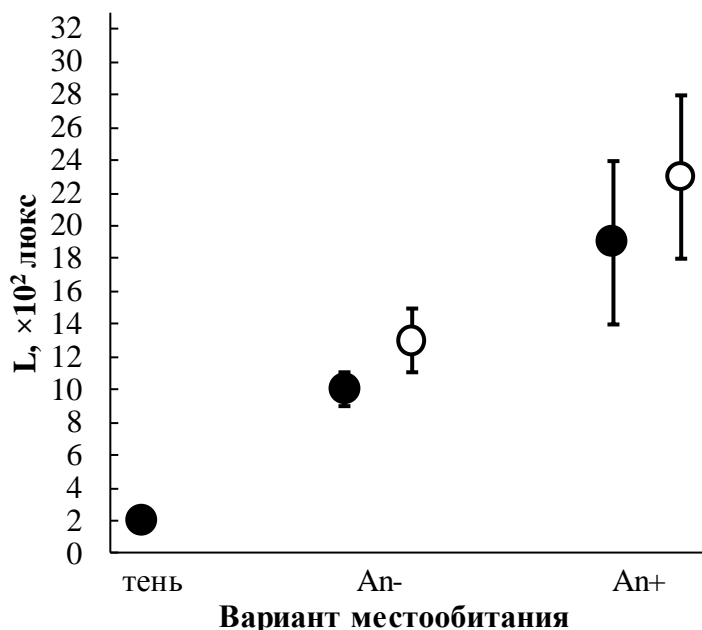
Рисунок 10 – Интенсивность освещения в 2020 г.

освещения в 2021 г. на открытых местах была $L=649\pm39$ лк $\times10^2$. Под пологом *A. negundo* была более высокая освещенность $L=24\pm7$ лк $\times10^2$ на высоте 1.5 м и $L=21\pm7$ лк $\times10^2$ на высоте 0.5 м, чем под пологом других видов деревьев ($L=14\pm3$ лк $\times10^2$ на высоте 1.5 м и $L=10\pm1$ лк $\times10^2$ на высоте 0.5 м) (Рисунок 11). Под пологом *A. negundo* освещенность была значимо выше, чем в контрольных к нему сообществах с доминированием других видов деревьев (на высоте 1.5 м: $t=-5.09$; $P<0.0000$; $dF=44$; на высоте 0.5 м: $t=-2.66$; $P=0.0110$; $dF=44$).

При объединенном анализе данных за 2020 и 2021 гг. средняя интенсивность освещения в сообществах с доминированием *A. negundo* составила $L=23\pm5$ лк $\times10^2$ на высоте 1.5 м и $L=19\pm5$ лк $\times10^2$ на высоте 0.5 м, в сообществах других видов деревьев $L=13\pm2$ лк $\times10^2$ на высоте 1.5 м и $L=10\pm1$ лк $\times10^2$ на высоте 0.5 м.

В объединенном за два года массиве освещенность была значимо выше под пологом *A. negundo*, чем в контрольных к нему сообществах с доминированием других видов деревьев (на высоте 1.5 м: $t=-5.63$; $P<0.0001$; $dF=54$; на высоте 0.5 м: $t=-3.12$; $P=0.0030$; $dF=54$), т. е. на наших участках не обнаружено значимого увеличения затенения при доминировании клена ясенелистного в сообществе. Уровень освещенности под кронами *A. negundo* даже выше, чем в контрольных местообитаниях. Однако при анализе большего числа участков (включая наши) было выявлено, что густые куртины *A. negundo*

перехватывают около 94% света от уровня, падающего на их кроны, значимо затеняя местообитания [Веселкин и др., 2021].



Черные точки – измерения на высоте 0.5 м; белые точки: измерения на высоте 1.5 м. Тень: самые темные местообитания; An+: местообитания с доминированием *Acer negundo*; An–: местообитания с доминированием других видов деревьев. Вертикальные линии – SE

Рисунок 11 – Интенсивность освещения в 2021 г.

Причиной такого различия заключений о затеняющем влиянии *A. negundo* может быть неслучайный подбор участков и вариантов внутри них для настоящего исследования. Одним из главных критериев при подборе вариантов была близость вариантов с кленом и без него по максимальному числу параметров. Не исключено, что, подбирая сообщества в вариантах An+ и An–, ориентируясь на визуальные оценки сомкнутости крон, мы стремились подобрать в качестве контролей не менее сомкнутые фрагменты насаждений, и в результате выбрали даже более сомкнутые. Возможно также, что причиной установленных уровней освещенности под кронами *A. negundo* и под кронами других видов деревьев могли быть размер куртин или особенности архитектуры крон.

Установлено, что в образцах почв из сообществ с доминированием *A. negundo* в оба года были несколько выше показатели pH, содержание легкогидролизуемого азота, подвижных форм P₂O₅ и K₂O. Однако статистически эти различия не значимы. Таким образом, различия в агрохимических свойствах почв не могут в дальнейшем привлекаться в настоящей работе как объяснения каких-либо эффектов на уровне роста и развития растений-реципиентов.

Также в местообитаниях с доминированием клена и без него не обнаружено значимой разницы в объемной влажности почвы. Но при анализе большего числа участков (включая наши) было установлено, что средняя объемная влажность почв в местообитаниях с доминированием *A. negundo* была ненамного, но значимо выше, чем при доминировании других видов деревьев [Дубровин и др., 2022]. Так как наши результаты показывают ту же тенденцию (в сообществах с доминированием клена более влажно), то можно объяснить отсутствие статистически значимого эффекта небольшим числом измерений из-за небольшого числа участков. Однако в рамках данного исследования влажность почв в местообитаниях с доминированием *A. negundo*, по-видимому, не является значимым фактором при объяснении его влияния на долю проросших семян и выживаемость всходов растений-реципиентов.

Не обнаружено значимого затенения в зависимости от доминирования клена ясенелистного в сообществах. Уровень освещенности под его кронами был даже выше, чем в контрольных местообитаниях. Однако в другой работе [Веселкин и др., 2021] при анализе большего числа участков (включая наши) было выявлено, что куртины *A. negundo* перехватывают около 94% света от уровня, падающего на их кроны, значимо затеняя местообитания. Причиной такого различия заключений о затеняющем влиянии *A. negundo* может быть неслучайный подбор участков и вариантов внутри них.

Глава 4. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ВОДНЫХ ВЫТЯЖЕК ИЗ ЛИСТЬЕВ *ACER NEGUNDO* НА РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ-РЕЦИПИЕНТОВ В СРАВНЕНИИ С ВЫТЯЖКАМИ ИЗ ЛИСТЬЕВ ДРУГИХ РАСТЕНИЙ

Согласно гипотезе нового оружия (NWH), некоторые инвазионные виды выделяют уникальные химические соединения, которые являются новыми для подверженного инвазии сообщества. Высвобождение соединений, к которым местные виды не адаптированы, может дать конкурентное преимущество чужеродным растениям [Callaway, Ridenour, 2004; Weidenhamer, Callaway, 2010]. С точки зрения NWH аллелопатия изучается как один из механизмов успеха растений во вторичных ареалах [Klironomos, 2002; Callaway, Ridenour 2004; Anacker et al., 2014; Brouwer et al., 2015].

Предположительно, аллелопатические эффекты неодинаковы в течение вегетационного сезона. Известно явление сезонных изменений химических соединений в листьях [Königer et al., 2000; Altyar et al., 2020; Passarinho et al., 2006; Morais et al., 2021; Sachse et al., 2009]. *Sorbus aucuparia* была проверена на сезонные изменения в составе экстрактов листьев [Olszewska, 2011]. С мая по октябрь наиболее высокое содержание антиоксидантов и фенолов было обнаружено в листьях, собранных в течение трех летних месяцев. Суточный ритм выделения летучих соединений из листьев *A. negundo* был разным в июле и августе [Jian-Guang et al., 2003]. В июле выделение летучих соединений достигало пика в 14 часов, а в августе – в 10 часов. Это можно объяснить созреванием листьев. Для *Acer platanoides* также есть данные о различии концентрации аскорбиновой кислоты, изучаемой в связи с техногенной нагрузкой, на начальных этапах вегетации (июнь) и в конце вегетации (август) [Кузьмин, Бухарина, 2020]. Поэтому мы ожидали некоторых различий аллелопатической активности между летними и осенними образцами листьев и учли это явление при планировании экспериментов.

Цель описываемых в главе экспериментов – оценка влияния водных экстрактов из листьев *Acer negundo* на развитие растений-реципиентов в сравнении с вытяжками из листьев других растений. Описываемые результаты обобщены в сборниках конференций «Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель» [Рафикова, Веселкин, 2022], «Экология: гипотезы, факты, модели» [Рафикова, 2021].

4.1 Эксперименты в чашках Петри

Один из основных методов изучения аллелопатии – биотесты в чашках Петри. В отношении *A. negundo* некоторые биотесты показали, что аллелохимические вещества из его опавших листьев подавляют прорастание семян и рост всходов. Однако эффект зависит от концентрации аллелохимических веществ. Для концентраций экстрактов, принятых за близкие к природным (1:100), отрицательного действия экстрактов из листьев на тест-объекты не выявлено [Nikolaeva et al., 2021]. Имеются данные об ингибирующей аллелопатической активности [Александров, Калашников 2019], а также есть описания неясных эффектов или их отсутствия [Панасенко и др., 2018]. Известны также случаи стимуляции прорастания семян растений-реципиентов соединениями *A. negundo* в чашках Петри [Цандекова, 2020]. Таким образом, эксперименты подобного дизайна показывают противоречивые результаты. Для надежной оценки аллелопатических эффектов листьев *A. negundo* необходимо накопление методически строгих результатов и сравнение эффектов, оказываемых *A. negundo*, и фоновыми видами деревьев из местных сообществ.

Эксперименты, в ходе которых семена растений-реципиентов проращивали на вытяжках из листьев растений-доноров, были проведены на протяжении трех лет. Цель работы: в экспериментах с чашками Петри оценить влияние водных вытяжек из летних (зеленых) и осенних (расцвеченных) листьев *Acer negundo* на прорастание семян травянистых растений-реципиентов. Всего протестировали 9 вариантов водных вытяжек из листьев: инвазионный *A. negundo* (его листья и семена), *Sorbus aucuparia*, *Prunus padus*, *Salix caprea*, *Juglans mandshurica*, *Sorbaria sorbifolia*, *Heracleum sosnowskyi*, дистиллированная вода) на трех видах растений-реципиентов (*Festuca rubra*, *Sinapis alba*, *Trifolium repens*).

Различия между экспериментами 2020, 2021 и 2022 гг. заключались в вариантах вытяжек. Основным способом обработки данных было построение и анализ S-образных кривых, отражающих процесс прорастания в каждой чашке Петри. Полученные результаты были опубликованы, в частности, в журналах «Management of Biological Invasions» [Rafikova, Veselkin, 2022] и «Экология» [Веселкин, Рафикова, 2022].

4.1.1 Влияние вытяжек из летних и осенних листьев *Acer negundo* в сравнении с вытяжками из листьев местных растений

Во многих работах по изучению аллелопатической активности клена в качестве контроля использовалась только дистиллированная вода, при отсутствии сравнения с местными видами растений. Кроме того, частая практика – измельчение листьев и/или их высушивание перед помещением в чашки Петри, чего рекомендуется избегать, чтобы

максимально приблизиться к природным условиям [John et al., 2006]. Поэтому в проведенных экспериментах по проращиванию семян на вытяжках из листьев инвазионного клена в качестве контроля использована не только дистиллированная вода, но и листья деревьев, произрастающих в максимально близких сообществах.

Целью экспериментов 2020 г. была оценка аллелопатического влияния водных вытяжек из летних (зеленых) и осенних (расцвеченных) листьев *Acer negundo* на прорастание семян травянистых растений-реципиентов в чашках Петри в сравнении с вытяжками из местных растений. Была выдвинута гипотеза, что водные вытяжки из листьев *A. negundo* отрицательно влияют на прорастание семян растений-реципиентов.

Схема экспериментов 2020 г.: 5 вариантов вытяжки (*Acer negundo*, *Prunus padus*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, вода) × 3 вида растений-реципиентов (*F. rubra*, *S. alba*, *T. repens*) × 3 повторности = 45 чашек Петри. По этой схеме последовательно провели два эксперимента. Первый эксперимент был 06.08.2020–21.08.2020 с летними (зелеными) листьями деревьев; второй – 11.09.2020–25.09.2020 с осенними (расцвеченными) листьями деревьев.

Сначала рассмотрим особенности прорастания семян разных растений-реципиентов. Видовые особенности прорастания семян растений-реципиентов были хорошо выражены, о чем свидетельствует большая значимость влияния фактора «растения-реципиенты» на все параметры прорастания семян (Таблица 4).

Таблица 4 – *P*-уровень значимости факторов «растения-реципиенты», «сезон» и «вариант вытяжки» в 3-факторном ANOVA в экспериментах 2020 г.

Параметр	Факторы			Взаимодействия факторов			
	Растения-реципиенты (dF=2)	Сезон (dF=1)	Вариант вытяжки (dF=4)	Растения-реципиенты × Сезон (dF=2)	Растения-реципиенты × Вариант вытяжки (dF=8)	Сезон × Вариант вытяжки (dF=4)	Растения-реципиенты × Сезон × Вариант вытяжки (dF=8)
Максимальная доля проросших семян (y_{max})	<0.0001	0.0409	0.0620	0.0682	0.8826	0.8440	0.3043
Сутки прорастания:							
максимального числа семян (x_{max})	<0.0001	<0.0001	0.0329	<0.0001	0.4312	0.2418	0.8169
10% семян ($x_{10\%}$)	<0.0001	<0.0001	0.0326	0.0265	0.0368	0.2758	0.2887
50% семян ($x_{50\%}$)	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0333	0.1869	0.0006
90% семян ($x_{90\%}$)	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.6034	0.8345	0.0211

Средняя во всех вариантах максимальная доля проросших семян (параметр y_{max}) у *S. alba* была 0.95 ± 0.01 , у *F. rubra* – 0.87 ± 0.02 , у *T. repens* – 0.74 ± 0.01 .

При этом семена растений-реципиентов также прорастали с разной скоростью. Быстрее всего прорастали семена *S. alba* ($x_{50\%}=2.2\pm 0.2$ сут; $x_{\max}=7.0\pm 0.5$), медленнее – *T. repens* ($x_{50\%}=4.1\pm 0.2$ сут; $x_{\max}=9.9\pm 0.6$ сут), еще медленнее – *F. rubra* ($x_{50\%}=5.9\pm 0.1$ сут; $x_{\max}=13.1\pm 0.6$). Таким образом, самое активное и быстрое прорастание семян было у *S. alba*, а самое медленное – у *F. rubra*.

Особенности прорастания семян летом или осенью слабо выражены в отношении абсолютной доли проросших семян, но хорошо заметны в отношении скорости прорастания (Рисунки 12–13). Летом семена прорастали несколько быстрее (общее среднее значение для всех вариантов $x_{50\%}=3.2\pm 0.3$ сут; $x_{\max}=8.5\pm 0.6$ сут), чем осенью ($x_{50\%}=4.9\pm 0.2$ сут; $x_{\max}=11.5\pm 0.4$ сут).

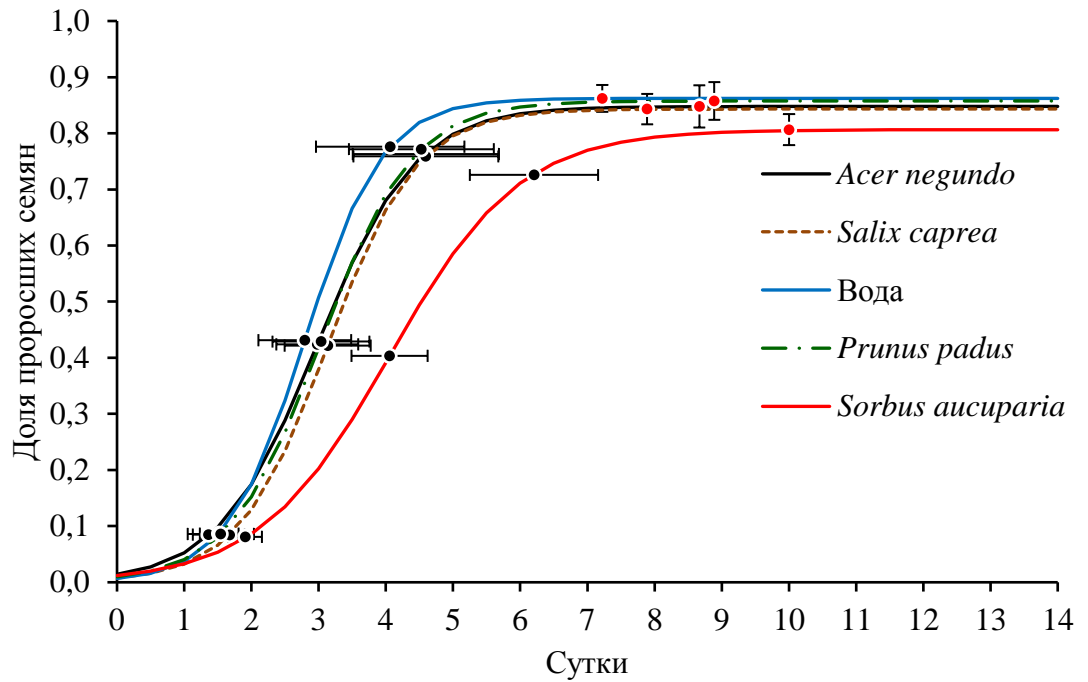
Несмотря на значимое взаимодействие факторов «Растения-реципиенты» × «Сезон», различия между видами растений-реципиентов по скорости прорастания летом и осенью были одинаковыми: *S. alba* в обоих случаях прорастала быстро, *T. repens* – медленнее, *F. rubra* – еще медленнее. Таким образом, осенью прорастание семян растений-реципиентов происходило медленнее, но в целом, несмотря на 1.5–4-суточную задержку, не менее успешно, чем летом.

Средняя максимальная доля проросших семян не различалась в зависимости от варианта вытяжки: вода – 0.87 ± 0.02 ; листья *S. caprea* – 0.85 ± 0.03 ; листья *P. padus* – 0.87 ± 0.02 ; листья *S. aucuparia* – 0.83 ± 0.02 ; листья *A. negundo* – 0.86 ± 0.02 . Однако скорость прорастания семян растений-реципиентов зависела от вида растений-доноров, из листьев которого делали вытяжку.

По параметрам $x_{50\%}$, $x_{90\%}$ и x_{\max} заметно замедление прорастания семян на вытяжках некоторых растений-доноров. Средние значения параметра $x_{50\%}$ составили: вода – 3.6 ± 0.4 сут; *S. caprea* – 4.0 ± 0.5 сут; *P. padus* – 3.8 ± 0.4 сут; *S. aucuparia* – 4.8 ± 0.5 сут; *A. negundo* – 4.0 ± 0.4 сут. По критерию Тьюки значимые различия были между вариантами «*S. aucuparia*» и всем остальными вариантами ($P=0.0001$), а также между вариантами «вода» и «*A. negundo*» ($P=0.0049$); между вариантами «вода» и «*S. caprea*» ($P=0.0004$). Средние значения параметра $x_{90\%}$ составили: вода – 4.9 ± 0.6 сут; *S. caprea* – 5.4 ± 0.6 сут; *P. padus* – 5.2 ± 0.6 сут; *S. aucuparia* – 6.9 ± 0.7 сут; *A. negundo* – 5.5 ± 0.7 сут.

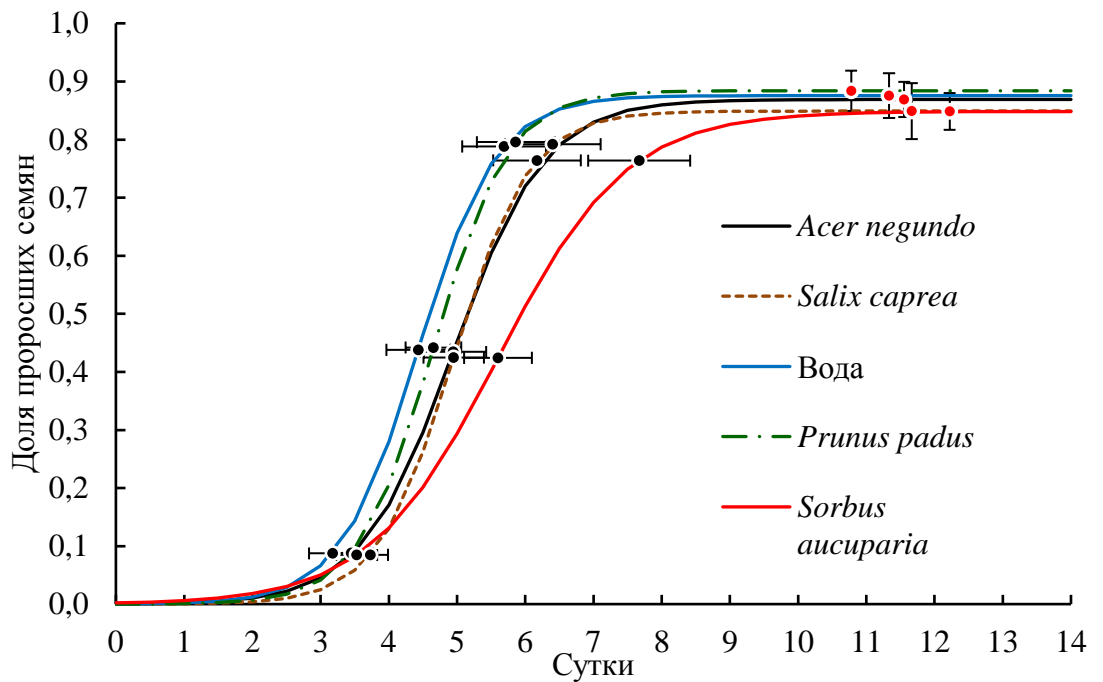
По критерию Тьюки значимые различия были между вариантами «*S. aucuparia*» и всеми остальными вариантами ($P<0.0001$); между вариантами «вода» и «*A. negundo*» ($P=0.0041$); между вариантами «вода» и *S. caprea* ($P=0.0183$).

Значения параметра x_{\max} составили: вода – 9.3 ± 0.8 сут; *S. caprea* – 9.8 ± 0.8 сут; *P. padus* – 9.8 ± 1.0 сут; *S. aucuparia* – 11.1 ± 0.4 сут; *A. negundo* – 10.1 ± 0.8 сут.



Черные точки – нижние, средние и верхние критические точки; красные точки – точки достижения максимума функции; интервалы – ошибка среднего (SE)

Рисунок 12 – Доля проросших семян растений-реципиентов при проращивании в чашках Петри на вытяжках из летних листьев растений-доноров (2020 г.)



Черные точки – нижние, средние и верхние критические точки; красные точки – точки достижения максимума функции; интервалы – ошибка среднего (SE)

Рисунок 13 – Доля проросших семян растений-реципиентов при проращивании в чашках Петри на вытяжках из осенних листьев растений-доноров (2020 г.)

По парному критерию Тьюки значимые различия были только между вариантами «вода» и «*S. aucuparia*» ($P=0.0178$). Таким образом, по параметру x_{\max} быстрее всего прорастали семена на воде и медленнее всего – на вытяжках из *S. aucuparia*.

В оба сезона наблюдался выраженный ингибирующий эффект вытяжек из листьев местного кустарника *S. aucuparia*. Такое ингибирование прорастания было хорошо заметно при сравнении эффектов от вытяжек из *S. aucuparia* с дистиллированной водой. Таким образом, водные вытяжки из листьев *S. aucuparia* обладают, вероятно, аллелопатической активностью, хотя и не высокой, приводящей только к замедлению прорастания трав, но не к уменьшению общей доли проросших семян.

Установлено только слабое влияние инвазионного *A. negundo* на прорастание семян модельных видов трав. Если сравнивать воздействие вытяжек *A. negundo* с водой, то можно получить статистическое подтверждение ингибирования прорастания, предполагаемого в гипотезе, сформулированной перед началом эксперимента. Например, различия между средними значениями параметра $x_{50\%}$ при проращивании на вытяжках из *A. negundo* (4.0 ± 0.4 сут) и на воде (3.6 ± 0.4 сут) были бы значимы (по критерию Тьюки $P=0.0006$; получены в трехфакторном ANOVA при исключении из анализа вытяжек *S. caprea*, *P. radus* и *S. aucuparia*). Но, в целом, по результатам эксперимента ингибирующее влияние *A. negundo* на прорастание семян было не сильнее, чем аналогичное влияние *S. caprea* и *P. radus*, и слабее, чем заметное ингибирующее влияние *S. aucuparia*.

Согласно литературным данным, все растения-доноры, использованные в эксперименте, синтезируют соединения, которые потенциально могут иметь аллелопатическую активность [Растительные ресурсы., 2009; Ping et al., 2001, Li et al., 2003; Vi et al., 2016; Barrales-Cureño et al., 2020].

4.1.2 Влияние вытяжек из летних и осенних листьев *Acer negundo* в сравнении с вытяжками из листьев местных растений, *Juglans mandshurica* и *Sorbaria sorbifolia*

Для изучения аллелопатического потенциала инвазионных древесных видов растений разработан метод индекса юглона. Метод основан на сравнении эффектов 1 мМ юглона (естественного аллелопатического вещества из листьев грецкого ореха) и веществом, экстрагированным из видов растений с неизвестным аллелопатическим потенциалом [Szabó, 2000]. Для *A. negundo* показан высокий индекс юглона, от 0.93 в экстракте с более низкой концентрацией (1 г растительного материала на 100 мл воды) до 0.99 в экстракте с более высокой концентрацией (5 г растительного материала на 100 мл воды) [Csiszár et al., 2013]. Поэтому было интересно сравнить аллелопатические эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* и *Juglans mandshurica*. Целью экспериментов 2021 г. была оценка аллелопатического влияния водных вытяжек из летних (зеленых) и осенних (расцветенных) листьев *Acer negundo* на прорастание семян травянистых растений-реципиентов в чашках Петри в сравнении с вытяжками из местных, а также адвентивных

растений, *J. mandshurica* и *S. sorbifolia*. Была выдвинута гипотеза, что водные вытяжки из листьев *A. negundo* отрицательно влияют на долю проросших семян растений-реципиентов, а влияние вытяжек из *J. mandshurica* еще более отрицательное.

Схема экспериментов 2021 г.: 6 вариантов вытяжки (*Acer negundo*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Juglans mandshurica*, *Sorbaria sorbifolia*, вода) × 3 вида растений-реципиентов (*F. rubra*, *S. alba*, *T. repens*) × 3 повторности = 54 чашки Петри. По этой схеме последовательно провели два эксперимента. Первый эксперимент был 11.08.2021–25.08.2021 с летними (зелеными) листьями деревьев; второй – 15.09.2021–29.09.2021 с осенними (расцветченными) листьями деревьев.

Особенности прорастания видов растений-реципиентов были хорошо выражены, о чем свидетельствует большая значимость влияния фактора «растения-реципиенты» на все параметры прорастания семян (Таблица 5). Средняя во всех вариантах максимальная доля проросших семян (параметр y_{\max}) у *Sinapis alba* была 0.95 ± 0.00 , у *Festuca rubra* – 0.87 ± 0.01 , у *Trifolium repens* – 0.63 ± 0.02 .

Таблица 5 – P-уровень значимости факторов «растения-реципиенты», «сезон» и «вариант вытяжки» в 3-факторном ANOVA в экспериментах 2021 г.

Параметр	Факторы			Взаимодействия факторов			
	Растения-реципиенты (dF=2)	Сезон (dF=1)	Вариант вытяжки (dF=5)	Растения-реципиенты × Сезон (dF=2)	Растения-реципиенты × Вариант вытяжки (dF=10)	Сезон × Вариант вытяжки (dF=5)	Растения-реципиенты × Сезон × Вариант вытяжки (dF=10)
Максимальная доля проросших семян (y_{\max})	<0.0001	0.0458	0.0849	0.4705	0.2709	0.1193	0.9750
Сутки прорастания:							
максимального числа семян (x_{\max})	<0.0001	0.6478	0.0012	0.0638	0.0032	0.0124	0.0965
10% семян (x_{10})	<0.0001	0.3292	0.6277	0.2112	0.1457	0.3357	0.1608
50% семян (x_{50})	<0.0001	1.0000	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0887
90% семян (x_{90})	<0.0001	0.4752	<0.0001	<0.0001	0.0002	0.0072	0.3003

При этом семена растений-реципиентов также прорастали с разной скоростью. Быстрее всего прорастали семена *Sinapis alba* ($x_{50}=1.3 \pm 0.1$ сут; $x_{\max}=6.1 \pm 0.2$), медленнее – *Trifolium repens* ($x_{50}=3.5 \pm 0.1$ сут; $x_{\max}=10.2 \pm 0.5$ сут), еще медленнее – *Festuca rubra* ($x_{50}=4.1 \pm 0.1$ сут; $x_{\max}=10.6 \pm 0.4$). Таким образом, как и в эксперименте 2020 г., самое активное и быстрое прорастание было у *Sinapis alba*, а самое медленное – у *Festuca rubra*.

Сезонные особенности прорастания в 2021 г. в отношении абсолютной доли проросших семян не выражены. Средняя во всех вариантах у всех растений-реципиентов максимальная доля проросших семян летом была 0.83 ± 0.02 , а осенью 0.80 ± 0.02 . Но сезонные особенности прорастания хорошо выражены в отношении скорости прорастания (Рисунки 14–15).

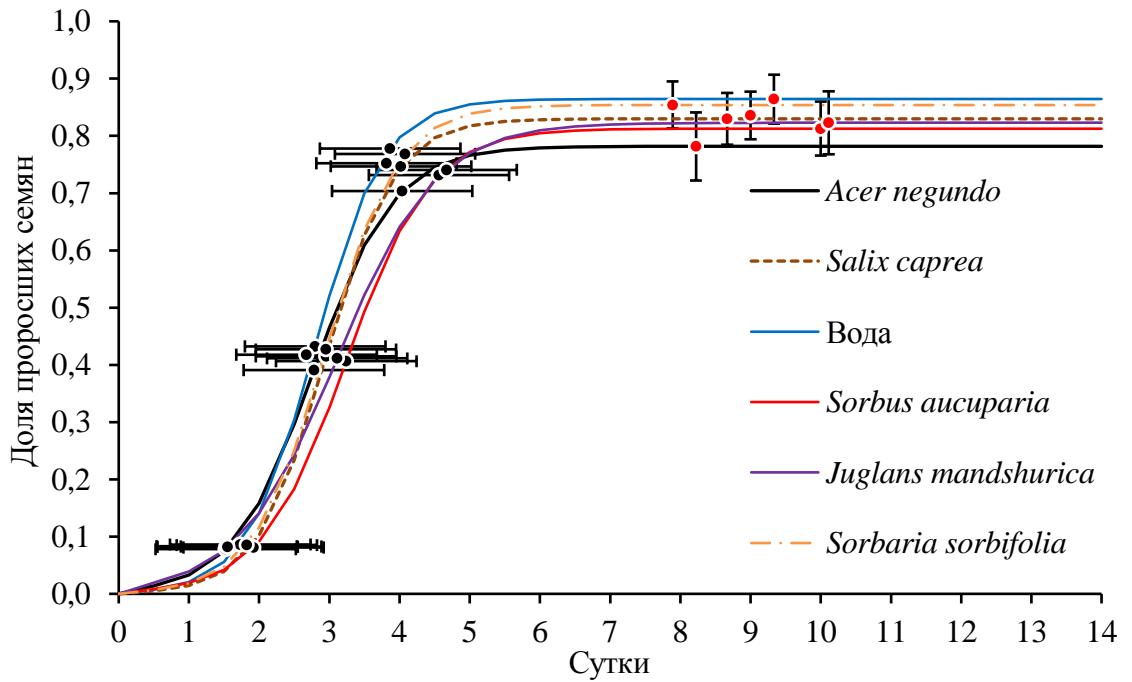
Летом и осенью семена прорастали одинаково быстро. Общее среднее значение для всех вариантов летом $x_{50} = 3.0 \pm 0.3$ сут; $x_{\max} = 9.0 \pm 0.4$ сут, осенью $x_{50} = 3.0 \pm 0.2$ сут;

Средняя максимальная доля проросших семян не различалась в зависимости от того, проращивали ли семена на вытяжках из листьев или на воде: вода – 0.84 ± 0.03 ; *Salix caprea* – 0.83 ± 0.03 ; *Sorbaria sorbifolia* – 0.83 ± 0.03 ; *Sorbus aucuparia* – 0.81 ± 0.03 ; *Acer negundo* – 0.80 ± 0.04 , *Juglans mandshurica* – 0.79 ± 0.04 .

По скорости начала прорастания (параметр x_{10}) влияние варианта вытяжки на прорастание семян не установлено. Средние значения x_{10} составили: вода – 1.7 ± 0.2 сут; *S. caprea* – 1.7 ± 0.2 сут; *S. sorbifolia* – 1.8 ± 0.2 сут; *S. aucuparia* – 1.8 ± 0.2 сут; *A. negundo* – 1.7 ± 0.3 сут, *J. mandshurica* – 1.5 ± 0.2 сут.

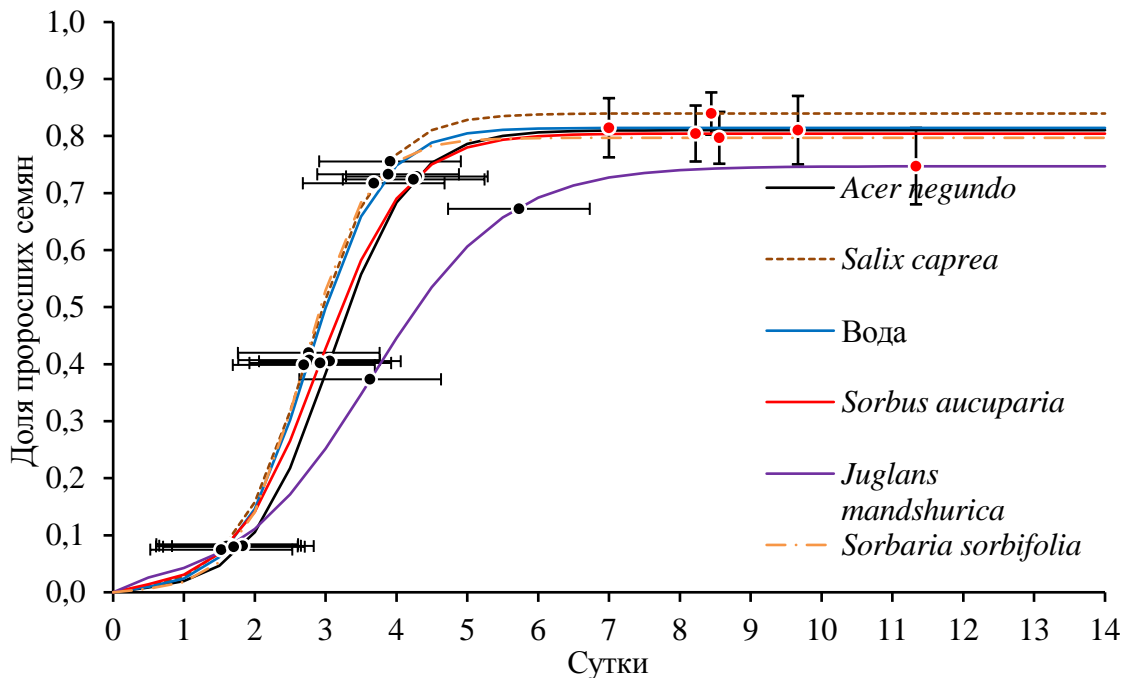
По параметрам x_{50} , x_{90} и x_{\max} заметно замедление прорастания семян на некоторых вытяжках. Средние значения параметра x_{50} составили: вода – 2.8 ± 0.3 сут; *S. caprea* – 2.9 ± 0.3 сут; *S. sorbifolia* – 2.8 ± 0.3 сут; *S. aucuparia* – 3.1 ± 0.3 сут; *A. negundo* – 2.9 ± 0.3 сут, *J. mandshurica* – 3.4 ± 0.3 сут. Средние значения параметра x_{90} составили: вода – 3.9 ± 0.4 сут; *S. caprea* – 4.0 ± 0.4 сут; *S. sorbifolia* – 3.9 ± 0.4 сут; *S. aucuparia* – 4.4 ± 0.5 сут; *A. negundo* – 4.2 ± 0.4 сут, *J. mandshurica* – 5.2 ± 0.5 сут. Значения параметра x_{\max} составили: вода – 8.2 ± 0.9 сут; *S. caprea* – 8.6 ± 0.7 сут; *S. sorbifolia* – 8.2 ± 0.5 сут; *S. aucuparia* – 9.1 ± 0.7 сут; *A. negundo* – 8.9 ± 0.7 сут, *J. mandshurica* – 10.7 ± 0.8 сут. По парному критерию Тьюки различия не значимы ни для одного параметра.

Для нескольких параметров обнаружено как значимое влияние фактора «Вариант вытяжки», так и значимое взаимодействие факторов «Вариант вытяжки» × «Растения-реципиенты» (Таблица 5). Поэтому у каждого растения-реципиента отдельно рассмотрели эффекты на интегральный показатель x_{\max} . При анализе каждого вида в отдельности на вытяжках из летних листьев значимые различия параметру x_{\max} в зависимости от вытяжки обнаружены для видов растений-реципиентов. В однофакторном ANOVA (фактор: вариант вытяжки) значимость была: *S. alba* $F_{(5; 264)} = 28.64$; $P < 0.0001$ (задержка достижения максимума проросших семян в варианте с *J. mandshurica* и *S. sorbifolia*, самое быстрое прорастание в варианте водой), *F. rubra* $F_{(5; 264)} = 19.98$; $P < 0.0001$ (задержка достижения максимума проросших семян в варианте с *S. aucuparia*, самое быстрое прорастание в



Черные точки – нижние, средние и верхние критические точки; красные точки – точки достижения максимума функции; интервалы – ошибка среднего (SE)

Рисунок 14 – Доля проросших семян растений-реципиентов при проращивании в чашках Петри на вытяжках из летних листьев растений-реципиентов (2021 г.)



Черные точки – нижние, средние и верхние критические точки; красные точки – точки достижения максимума функции; интервалы – ошибка среднего (SE)

Рисунок 15 – Доля проросших семян растений-реципиентов при проращивании в чашках Петри на вытяжках из осенних листьев растений-реципиентов (2021 г.)

варианте с *S. caprea* и *S. sorbifolia*), $T. repens$ $F_{(5; 264)}=50.04$; $P<0.0001$ (задержка достижения максимума проросших семян в варианте с водой и *J. mandshurica* и водой,

самое быстрое прорастание в варианте с *S. sorbifolia*). Таким образом, на летних вытяжках отмечена задержка прорастания в вариантах с *S. aucuparia* и *J. mandshurica*. На вытяжках из осенних листьев в однофакторном ANOVA (фактор: вариант вытяжки) значимость была: *S. alba* $F_{(5; 264)}=115.38$; $P<0.0001$ (задержка достижения максимума проросших семян в варианте с *S. sorbifolia*, самое быстрое прорастание в варианте с водой), *F. rubra* $F_{(5; 264)}=205.87$; $P<0.0001$ (задержка достижения максимума проросших семян в варианте с *J. mandshurica*, самое быстрое прорастание в варианте с *S. caprea*), *T. repens* $F_{(5; 264)}=78.83$; $P<0.0001$ (задержка достижения максимума проросших семян в варианте с *J. mandshurica*, самое быстрое прорастание в варианте с *S. sorbifolia*).

Для анализа процесса прорастания семян в экспериментах 2021 г. дополнительно к анализу S-образных кривых использован показатель индекса прорастания (GI). Индекс прорастания отражает не только число всходов к концу периода учета, но и позволяет сделать вывод о динамике прорастания.

Видоспецифичность динамики прорастания растений-реципиентов сохранялась во все сезоны. Это видно по средним значениям GI, всегда быстрее прорастала *S. alba* (106 ± 2), медленнее *F. rubra* (54 ± 1) и *T. repens* (44 ± 1). В трехфакторном ANOVA (факторы: растения-реципиенты, вариант вытяжки, сезон) для фактора «растения-реципиенты» значимость была: $F_{(1; 72)}=833.60$; $P<0.0001$.

Индекс прорастания на вытяжках из летних и осенних листьев не отличался (в обоих случаях 68 ± 4), по фактору «сезон» в трехфакторном ANOVA (факторы: растения-реципиенты, вариант вытяжки, сезон) значимость составила $F_{(1; 72)}=0.01$; $P=0.9998$ (Таблица 6).

Таблица 6 – Значимость влияния факторов «растения-реципиенты», «сезон» и «вариант вытяжки» в трехфакторном ANOVA для индекса прорастания (GI) в экспериментах 2021 г.

Параметр	Факторы			Взаимодействия факторов			
	Растения-реципиенты (dF=2)	Сезон (dF=1)	Вариант вытяжки (dF=5)	Растения-реципиенты × Сезон (dF=2)	Растения-реципиенты × Вариант вытяжки (dF=10)	Сезон × Вариант вытяжки (dF=5)	Растения-реципиенты × Сезон × Вариант вытяжки (dF=10)
GI	<0.0001	0.9998	0.0001	0.0058	0.1193	<0.0001	0.0254

На вытяжках из летних листьев индекс прорастания в зависимости от варианта вытяжки значимо не отличался. В двухфакторном ANOVA (факторы: растения-

реципиенты, вариант вытяжки) для фактора «вариант вытяжки» значимость была: $F_{(5; 36)}=1.29$; $P=0.2899$.

На вытяжках из осенних листьев *J. mandshurica* значимо понижал индекс прорастания. В двухфакторном ANOVA (факторы: растения-реципиенты, вариант вытяжки) для фактора «вариант вытяжки» значимость была: $F_{(5; 36)}=13.29$; $P<0.0001$. По критерию Тьюки *J. mandshurica* отличался от всех остальных вытяжек.

При совместном анализе вытяжек из летних и осенних листьев средние значения GI при проращивании на вытяжках *S. sorbifolia* составили 71 ± 7 , на дистиллированной воде – 71 ± 6 , *S. caprea* – 70 ± 6 , *A. negundo* – 68 ± 8 , *S. aucuparia* – 67 ± 7 , *J. Mandshurica* – 60 ± 7 . Наиболее низкие значения GI у *Sorbus aucuparia* и *Juglans mandshurica* не отличались от остальных вытяжек по критерию Тьюки. Значимость различий для фактора «вариант опыта» в трехфакторном ANOVA (факторы: растения-реципиенты, вариант вытяжки, сезон) была $F_{(5; 72)}=6.06$; $P=0.0001$.

Таким образом, в экспериментах 2021 г. сезонные особенности прорастания были выражены, прежде всего, в отношении ингибирующего эффекта вытяжек из листьев *J. mandshurica*: летние вытяжки такого ингибирующего эффекта не показали, в отличие от осенних. Установлено только слабое влияние инвазионного *A. negundo* на прорастание семян модельных видов трав. Частичное подтверждение выдвинутой гипотезы об отрицательном влиянии вытяжек *A. negundo* возможно при сравнении воздействия его вытяжек только с водой. При таком анализе можно получить статистическое подтверждение ингибирования прорастания. Например, на вытяжках из осенних листьев различия между средними значениями параметра $x_{90\%}$ при проращивании на вытяжках из *A. negundo* (6.9 ± 0.8 сут) и на воде (6.2 ± 0.7 сут) были бы значимы (в трехфакторном ANOVA при исключении из анализа всех вариантов вытяжек, кроме воды и *A. negundo*: $F_{(1; 12)}=6.07$; $P=0.0298$). Также значимо и отличие по параметру $x_{50\%}$ ($F_{(1; 12)}=11.64$; $P=0.0052$). Эти отличия говорят о более медленном прорастании семян на вытяжках из листьев *A. negundo*. Но важно, что слабое ингибирующее влияние *A. negundo* на прорастание семян было не сильнее, чем аналогичное влияние других видов растений-доноров.

4.1.3 Влияние вытяжек из летних листьев *Acer negundo* в сравнении с вытяжками из местных растений и *Heracleum sosnowskyi*

Инвазионные растения могут демонстрировать аллелопатическую активность вытяжек из разных органов: листьев, корней, плодов. Например, в отношении *Heracleum sosnowskyi* есть исследования, показывающие аллелопатическую активность всех частей

взрослого растения на прорастание семян тестовых культур [Baležentienė, 2012; Прохоров, 2018; Кондратьев и др., 2015]. Показано, что аллелохимикаты из плодов *H. sosnowskyi* могут подавлять рост окружающих растений. Однако эти ингибирующие свойства были переменными и зависели от температуры, временного фактора и способа размещения плодов в почве [Mishyna et al., 2017]. Были идентифицированы летучие соединения, ответственные за аллелопатию плодов борщевика. Основным аллелопатическим веществом, ингибирующим прорастание семян, возможно, является октанал [Mishyna et al., 2015]. Поэтому было интересно сравнить аллелопатические эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* и *H. sosnowskyi*, оценив последствия для совместно произрастающих видов. Кроме того, в эксперимент 2022 г. была включена вытяжка из семян *A. negundo*, чтобы сравнить аллелопатическую активность различных частей клена. Эксперимент 2022 г. проводился только с летними листьями. Целью эксперимента была оценка аллелопатического влияния водных вытяжек из летних (зеленых) листьев и семян *Acer negundo* на прорастание семян травянистых растений-реципиентов в чашках Петри в сравнении с вытяжками из местных растений и *H. sosnowskyi*. Была выдвинута гипотеза, что водные вытяжки из листьев *A. negundo* отрицательно влияют на долю проросших семян растений-реципиентов, как и вытяжки из *H. sosnowskyi*.

Схема эксперимента 2022 г.: 6 вариантов вытяжки (*Acer negundo*, *Acer negundo* (семена), *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Heracleum sosnowskyi*, вода) × 3 вида растений-реципиентов (*F. rubra*, *S. alba*, *T. repens*) × 3 повторности = 54 чашки Петри. По этой схеме провели эксперимент 03.08.2022–17.08.2022 с летними (зелеными) листьями.

Видовые особенности прорастания семян растений-реципиентов были хорошо выражены, о чем свидетельствует большая значимость влияния фактора «растения-реципиенты» на все параметры прорастания семян (Таблица 7). Средняя во всех вариантах максимальная доля проросших семян (параметр y_{\max}) у *S. alba* была 0.92 ± 0.01 , у *F. rubra* – 0.67 ± 0.02 , у *T. repens* – 0.47 ± 0.02 . При этом семена растений-реципиентов также прорастали с разной скоростью. Быстрее всего прорастали семена *S. alba* ($x_{50\%} = 1.9 \pm 0.2$ сут; $x_{\max} = 8.0 \pm 0.6$ сут), медленнее – *T. repens* ($x_{50\%} = 4.3 \pm 0.4$ сут; $x_{\max} = 10.8 \pm 0.6$ сут), еще медленнее – *F. rubra* ($x_{50\%} = 6.1 \pm 0.2$ сут; $x_{\max} = 13.1 \pm 0.3$ сут). Таким образом, самое активное и быстрое прорастание семян было у *S. alba*, а самое медленное – у *F. rubra*.

Средняя максимальная доля проросших семян различалась в зависимости от варианта опыта: вода – 0.73 ± 0.06 ; *S. caprea* – 0.73 ± 0.06 ; *H. sosnowskyi* – 0.65 ± 0.09 ; *A. negundo* (семена) – 0.64 ± 0.08 ; *A. negundo* (листья) – 0.72 ± 0.05 , *S. aucuparia* – 0.66 ± 0.06 . Максимальные доли наблюдались в вариантах с вытяжками из воды, *S. caprea*, *A. negundo*

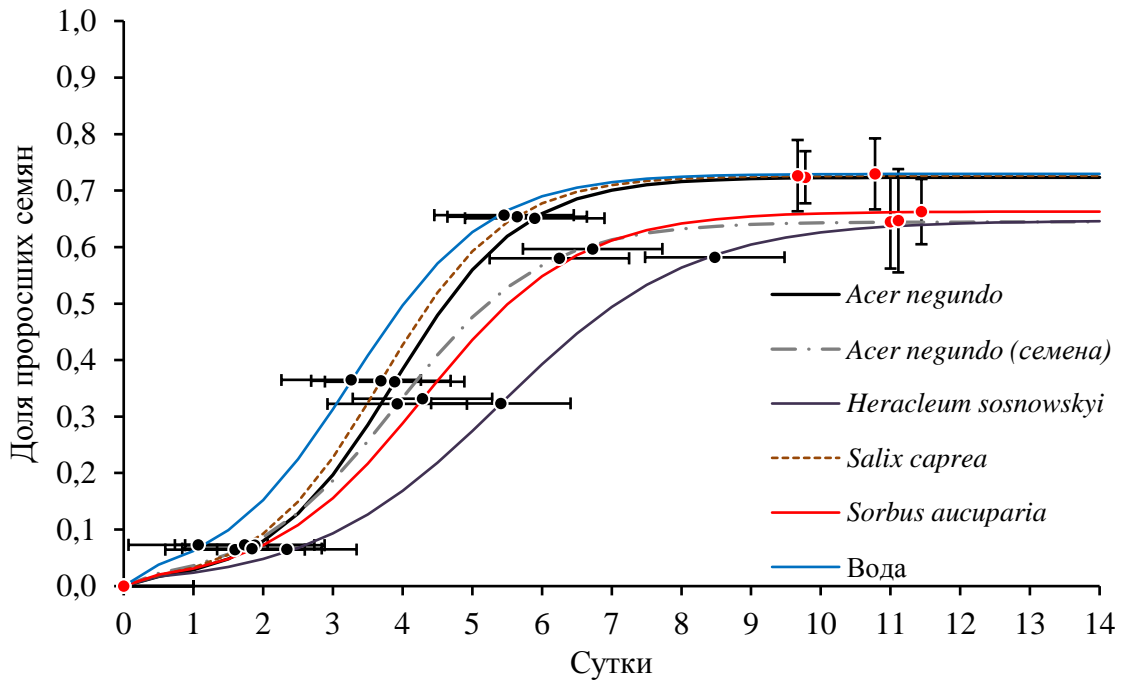
(листья). Ниже – на вытяжках из *H. sosnowskyi*, *A. negundo* (семена), *S. aucuparia*. Однако по критерию Тьюки значимых различий между вариантами не было.

Обнаружено значимое различие максимальной доли проросших семян (y_{\max}) в зависимости от фактора «Вариант вытяжки» и значимое взаимодействие факторов «Вариант вытяжки» × «Растения-реципиенты» (Таблица 7). Поэтому проанализировано изменение y_{\max} у каждого вида растений-реципиентов. В однофакторном ANOVA (фактор: вариант вытяжки) значимость была: *S. alba* $F_{(5; 137)}=136.81$; $P<0.0001$ (максимум проросших семян в варианте с *H. sosnowskyi*, минимальное значение максимума проросших семян – в варианте с *S. aucuparia*), *F. rubra* $F_{(5; 228)}=61.81$; $P<0.0001$ (максимум проросших семян в варианте с *S. caprea*, минимальное значение максимума проросших семян – в варианте с вытяжкой из семян *A. negundo*), *T. repens* $F_{(5; 228)}=184.46$; $P<0.0001$ (максимум проросших семян в варианте с *A. negundo*, минимальное значение максимума проросших семян – в варианте с вытяжкой из *H. sosnowskyi*). Таким образом, на вытяжках из летних листьев значимые различия средней максимальной доли проросших семян обнаружены для всех видов растений-реципиентов; семена *F. rubra* хуже всего прорастали на вытяжках из листьев *A. negundo*, но семена *T. repens* на вытяжках из листьев *A. negundo* прорастали лучше всего.

Таблица 7 – P -уровень значимости для факторов «растения-реципиенты» и «вариант вытяжки» в 2-факторном ANOVA в эксперименте 2022 г.

Параметр	Факторы		Взаимодействия факторов
	Растения-реципиенты (dF=2)	Вариант вытяжки (dF=5)	Растения-реципиенты × Вариант вытяжки (dF=10)
Максимальная доля проросших семян (y_{\max})	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Сутки прорастания:			
максимального числа семян (x_{\max})	<0.0001	0.4291	0.2204
10% семян ($x_{10\%}$)	<0.0001	0.0742	0.0853
50% семян ($x_{50\%}$)	<0.0001	<0.0001	<0.0001
90% семян ($x_{90\%}$)	<0.0001	<0.0001	<0.0001

По параметрам $x_{50\%}$, $x_{90\%}$ и x_{\max} заметно замедление прорастания семян на вытяжках из некоторых растений-доноров (Рисунок 16). Средние значения параметра $x_{50\%}$ составили: вода – 3.3 ± 0.6 сут; *S. caprea* – 3.7 ± 0.7 сут; *H. sosnowskyi* – 5.4 ± 1.0 сут; *A. negundo* (семена) – 4.0 ± 0.6 сут, *A. negundo* (листья) – 4.0 ± 0.7 сут, *S. aucuparia* – 4.3 ± 0.5 сут. По критерию Тьюки значимых различий между вариантами нет.



Черные точки – нижние, средние и верхние критические точки; красные точки – точки достижения максимума функции; интервалы – ошибка среднего (SE)

Рисунок 16 – Доля проросших семян растений-реципиентов при проращивании в чашках Петри на вытяжках из летних листьев (2022 г.)

Сутки прорастания 90% семян наступали позднее всего на вытяжках из *H. sosnowskyi*. (8.5 ± 1.7 сут). Это означает, что на вытяжках из листьев борщевика прорастание 90% семян наступало позднее всего. Для остальных вариантов значения $x_{90\%}$ составили: вода – 5.5 ± 0.9 сут; *S. caprea* – 5.6 ± 1.0 сут; *A. negundo* (семена) – 6.2 ± 0.8 сут, *A. negundo* (листья) – 5.9 ± 1.1 сут, *S. aucuparia* – 6.7 ± 0.8 сут. По критерию Тьюки значимые различия были между вариантом «*H. sosnowskyi*» и всеми остальными вариантами ($P=0.0002$).

Значения параметра x_{\max} составили: вода – 10.8 ± 1.1 сут; *S. caprea* – 9.7 ± 0.6 сут; *H. sosnowskyi* – 11.1 ± 1.2 сут; *A. negundo* (семена) – 11.0 ± 1.0 сут, *A. negundo* (листья) – 9.8 ± 1.2 сут, *S. aucuparia* – 11.4 ± 1.1 сут. По критерию Тьюки значимых различий между вариантами нет.

В эксперименте 2022 г. вытяжками из летних зеленых листьев, как и в предыдущих экспериментах, хорошо проявляется видоспецифичность прорастания: быстрее проросла *S. alba*, медленнее *F. rubra* и *T. repens*. Установлено замедление прорастания на вытяжках из листьев *H. sosnowskyi*. Это замедление хорошо заметно на момент достижения 90% проросших семян от максимального. Максимальные доли проросших семян наблюдались в вариантах с вытяжками из воды, *S. caprea*, *A. negundo* (листья). Ниже – на вытяжках из

H. sosnowskyi, *A. negundo* (семена), *S. aucuparia*. Однако эти различия оказались статистически не значимы.

Таким образом, в эксперименте 2022 г. установлено только слабое влияние инвазионного *A. negundo* на прорастание семян модельных видов трав. Если сравнивать воздействие вытяжек *A. negundo* только с водой, то можно было получить статистическое подтверждение ингибирования, предполагаемого в выдвинутой гипотезе. Например, различия между средними значениями параметра $x_{50\%}$ при проращивании на вытяжках из листьев *A. negundo* (3.9 ± 0.7 сут), его семян (3.9 ± 0.6 сут) и на воде (3.3 ± 0.6 сут) были бы значимы (в двухфакторном ANOVA при исключении из анализа всех вариантов вытяжек, кроме воды и вытяжек из листьев и семян *A. negundo*: $F_{(2; 18)}=12.10$; $P=0.0005$). По критерию Тьюки вытяжки из листьев ($P=0.0018$) и семян *A. negundo* ($P=0.0011$) значимо отличаются от варианта с водой. Также замедлено и наступление прорастания 10% семян ($x_{10\%}$), ($F_{(2; 18)}=6.28$; $P=0.0085$). По критерию Тьюки вытяжки из листьев *A. negundo* замедляют прорастание семян по сравнению с водой ($P=0.0071$), однако вытяжки из семян *A. negundo* не отличаются значимо ни от воды, ни от его же листьев. Максимальное число проросших семян также наиболее низкое на вытяжках из семян *A. negundo* ($F_{(2; 18)}=10.99$; $P=0.0008$). По критерию Тьюки это отличие также значимо по сравнению с вытяжками из листьев самого *A. negundo* ($P=0.0030$) и водой ($P=0.0016$).

Эти отличия говорят о замедлении прорастания семян на вытяжках из листьев *A. negundo*, но ингибирующее влияние вытяжек из *A. negundo* на прорастание семян было не сильнее, чем аналогичное влияние вытяжек из других растений-доноров.

В экспериментах 2020 и 2021 г. были выражены сезонные отличия доли проросших семян; в 2020 г. – во всех вариантах; в 2021 г. – прежде всего в отношении *H. sosnowskyi*. На вытяжках из летних листьев семена проросли быстрее, чем на вытяжках из осенних листьев. Подобное замедление может означать, что лето – более благоприятный период для прорастания семян и что осенью увеличивается содержание потенциально аллелопатически активных метаболитов в листьях.

В экспериментах 2020 г. установлен ингибирующий эффект вытяжек из листьев местного кустарника *S. aucuparia*. В 2021 г. обнаружено снижение индекса прорастания на вытяжках из осенних листьев *J. mandshurica*. В 2022 г. вытяжки из летних листьев *H. sosnowskyi* также задерживали прорастание семян. Согласно литературным данным, все перечисленные растения-доноры синтезируют соединения, которые потенциально могут иметь аллелопатическую активность.

Гипотезы об отрицательном влиянии вытяжек из листьев *A. negundo* на прорастание семян подтверждены частично. Установлено только слабое влияние этих

вытяжек на прорастание семян растений-реципиентов. Однако, если сравнивать воздействие вытяжек листьев и семян *A. negundo* только с водой, то можно получить статистическое подтверждение замедления прорастания. Но в целом, аллелопатическая активность водных вытяжек из листьев клена была не сильнее, чем у других растений-доноров, включая местные виды деревьев.

4.2 Влияние вытяжек из летних и осенних листьев *Acer negundo* на раннее развитие растений-реципиентов в сравнении с вытяжками из листьев местных растений в рулонных культурах

В дополнение к экспериментам в чашках Петри были проведены эксперименты по проращиванию семян растений-реципиентов методом рулонных культур. Этот метод позволяет анализировать не только выживаемость всходов, но и морфологические характеристики их надземной части и корней, что в экспериментах в чашках Петри затруднительно из-за меньшего времени проведения эксперимента и сильной изогнутости всходов.

Цель работы: в экспериментах, выполненных методом рулонных культур, оценить влияние водных вытяжек из летних (зеленых) и осенних (расцвеченных) листьев *A. negundo* на раннее развитие травянистых растений-реципиентов и самого *A. negundo* в сравнении с вытяжками из листьев местных растений. Как наиболее вероятные на основании анализа опубликованных данных проверяли гипотезы: (1) водные вытяжки из листьев *A. negundo* отрицательно влияют на раннее развитие растений-реципиентов; (2) гетероспецифичные эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* более негативны по сравнению с конспецифичными эффектами.

Схема экспериментов 2020 г.: 5 вариантов вытяжки (*Acer negundo*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Prunus padus*, вода) × 4 вида растений-реципиентов (*F. rubra*, *S. alba*, *T. repens*, *A. negundo*) × 3 повторности = 60 сосудов. По этой схеме последовательно провели два эксперимента. Первый эксперимент был 29.07.2020–19.08.2020 с летними (зелеными) листьями деревьев; второй – 08.09.2020–29.09.2020 с осенними (расцвеченными) листьями деревьев.

Относительные значения показателей рассчитывали по отношению к абсолютному (измеренному) значению показателя при выращивании на дистиллированной воде.

Судя по минимальным значениям *AIC* (Таблица 8), для оптимального описания состояния растений-реципиентов необходимо использовать все три основных предиктора: 1) вариант вытяжки – вытяжки из листьев разных растений-доноров; 2) сезон года или качество листьев (летние или осенние); 3) принадлежность растения-реципиента к тому

или иному виду. Выживаемость и морфологические характеристики были разными у разных видов растений-реципиентов и сильно различались в зависимости от варианта вытяжки (Таблица 9). Помимо этого, выживаемость и развитие растений-реципиентов зависели от сезона года, в который собраны листья. Статистически значимыми были также многие взаимодействия факторов. Таким образом, общая структура изменчивости показателей состояния растений-реципиентов в экспериментах с рулонными культурами была сложной.

Таблица 8 – Значения *AIC* и лучшие сочетания предикторов для объяснения изменчивости показателей раннего развития растений-реципиентов

Показатели	<i>AIC</i> отдельных предикторов			Лучшее сочетание предикторов	
	вариант вытяжки	сезон	вид растения-реципиента	сочетание	<i>AIC</i>
Выживаемость	75.55	76.67	-53.32	вариант вытяжки + сезон + вид растения-реципиента	-66.77
Длина надземной части	992.29	991.28	846.20	вариант вытяжки + сезон + вид растения-реципиента	822.09
Длина корней	998.94	1033.15	1026.62	вариант вытяжки + сезон + вид растения-реципиента	957.31

Таблица 9 – Полученные в 3-факторном ANOVA уровни значимости влияния (*P*) факторов «вид растений-реципиентов», «сезон» и «вариант вытяжки» на показатели раннего развития растений-реципиентов

Показатели	Факторы			Взаимодействия факторов			
	вид растений-реципиентов (<i>df</i> =2)	сезон (<i>df</i> =1)	вариант вытяжки (<i>df</i> =4)	вид растений-реципиентов × сезон (<i>df</i> =2)	вид растений-реципиентов × вариант вытяжки (<i>df</i> =8)	сезон × Вариант вытяжки (<i>df</i> =4)	вид растений-реципиентов × сезон × вариант вытяжки (<i>df</i> =8)
Выживаемость	<0.0001	0.0137	<0.0001	0.5398	<0.0001	0.0029	0.5268
Длина надземной части	<0.0001	0.0005	<0.0001	0.0581	0.0002	0.0173	0.1833
Длина корней	<0.0001	0.0003	<0.0001	0.6163	0.0004	<0.0001	0.0102

Для проверки выдвинутых гипотез наибольшее значение имело сравнение абсолютных значений показателей развития растений в зависимости от фактора «вариант вытяжки». Поэтому в первую очередь обсуждаются эффекты, связанные с вариантами вытяжки, а факторы «вид растений-реципиентов» («группа растений-реципиентов») и

«сезон» обсуждаются как модифицирующие. В ANOVA все расчеты выполнены с учетом трех основных факторов и их взаимодействий.

Рассмотрим влияние вытяжек разных растений-доноров на ранние этапы онтогенеза растений-реципиентов. Наименьшие выживаемость и длина корней обычно наблюдались в вариантах с вытяжкой из листьев *S. aucuparia* (Таблица 10). Наименьшая длина надземной части наблюдалась в варианте с водой или при развитии на вытяжках из листьев местных видов *S. caprea* и *S. aucuparia*. Ни выживаемость, ни морфологические параметры растений-реципиентов при развитии на вытяжках из листьев *Acer negundo* не были минимальными, по сравнению с другими вытяжками. Напротив, развитие растений-реципиентов на вытяжках из листьев *A. negundo* происходило хорошими темпами – все показатели состояния растений-реципиентов были близки к верхним значениям.

Таблица 10 – Значения показателей раннего развития (\pm SE) растений-реципиентов при проращивании на разных вытяжках, усредненные для экспериментов с летними и осенними листьями

Вариант вытяжки	Показатель, вид растения-реципиента			
	<i>Acer negundo</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>Sinapis alba</i>	<i>Trifolium repens</i>
Выживаемость, доля				
Вода	0.35 \pm 0.02 ^b	0.86 \pm 0.02 ^a	0.72 \pm 0.06 ^a	0.77 \pm 0.01 ^c
<i>Salix caprea</i>	0.30 \pm 0.09 ^{ab}	0.83 \pm 0.02 ^a	0.81 \pm 0.05 ^a	0.55 \pm 0.05 ^b
<i>Prunus padus</i>	0.10 \pm 0.06 ^a	0.86 \pm 0.02 ^a	0.85 \pm 0.03 ^a	0.63 \pm 0.03 ^{bc}
<i>Sorbus aucuparia</i>	0.17 \pm 0.06 ^{ab}	0.76 \pm 0.07 ^a	0.71 \pm 0.04 ^a	0.27 \pm 0.06 ^a
<i>Acer negundo</i>	0.30 \pm 0.04 ^{ab}	0.87 \pm 0.03 ^a	0.79 \pm 0.05 ^a	0.64 \pm 0.04 ^{bc}
Длина надземной части, мм				
Вода	37 \pm 3 ^a	58 \pm 1 ^a	32 \pm 1 ^a	13 \pm 1 ^a
<i>Salix caprea</i>	28 \pm 7 ^a	63 \pm 2 ^{ab}	56 \pm 3 ^c	20 \pm 1 ^{bc}
<i>Prunus padus</i>	20 \pm 9 ^a	63 \pm 2 ^{ab}	59 \pm 3 ^c	21 \pm 1 ^c
<i>Sorbus aucuparia</i>	31 \pm 11 ^a	56 \pm 3 ^a	47 \pm 5 ^b	17 \pm 2 ^b
<i>Acer negundo</i>	52 \pm 8 ^a	65 \pm 2 ^b	56 \pm 2 ^c	21 \pm 1 ^c
Длина корней, мм				
Вода	27 \pm 9 ^a	78 \pm 1 ^d	49 \pm 6 ^b	70 \pm 4 ^c
<i>Salix caprea</i>	15 \pm 6 ^a	46 \pm 4 ^b	55 \pm 3 ^b	49 \pm 6 ^b
<i>Prunus padus</i>	14 \pm 9 ^a	56 \pm 4 ^c	52 \pm 6 ^b	67 \pm 6 ^c
<i>Sorbus aucuparia</i>	9 \pm 6 ^a	21 \pm 6 ^a	25 \pm 8 ^a	21 \pm 6 ^a
<i>Acer negundo</i>	40 \pm 12 ^a	42 \pm 7 ^b	51 \pm 2 ^b	51 \pm 6 ^b

Примечание – для каждого признака в каждом столбце одинаковыми буквенными индексами обозначены значения, гомогенные по критериям Тьюки ($P < 0.05$), рассчитанным в двухфакторных ANOVA с факторами «сезон», «вариант вытяжки»

Средняя выживаемость разных видов растений-реципиентов в оба эксперимента с летними и осенними листьями составила 0.24 \pm 0.03 для *A. negundo*, 0.57 \pm 0.04 для *T. repens*, 0.78 \pm 0.02 для *S. alba* и 0.83 \pm 0.02 для *F. rubra*. Для выживаемости фактор «Вариант вытяжки» в двухфакторном ANOVA (факторы: вариант вытяжки, сезон) был значим для

A. negundo и *T. repens* и незначим для *F. rubra* и *S. alba*. Значимость фактора для *A. negundo* $F_{(4; 20)}=4.11$; $P=0.0137$ (наименьшая выживаемость на вытяжках из листьев *P. padus*, наибольшая – на воде), для *T. repens* $F_{(4; 20)}=29.39$; $P<0.0001$ (наименьшая выживаемость на вытяжках из листьев *S. aucuparia*, наибольшая – на воде) (Таблица 10). Значения критерия Фишера для *F. rubra*: $F_{(4; 20)}=2.31$; $P=0.0932$; для *S. alba*: $F_{(4; 20)}=2.02$; $P=0.1306$.

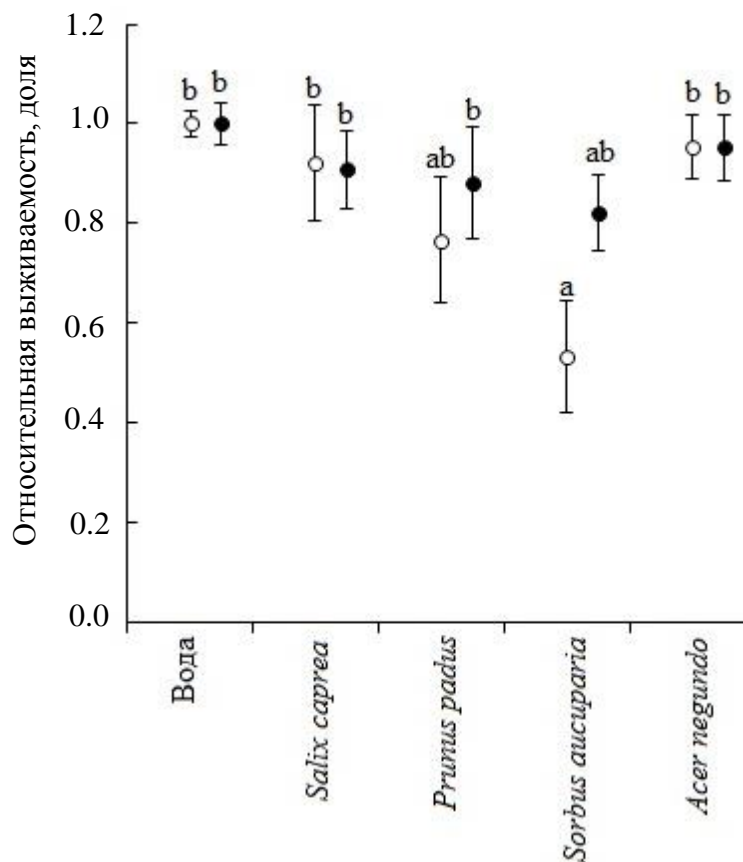
Средняя в обоих экспериментах длина надземной части была 61 ± 1 мм у *F. rubra*, 50 ± 2 мм у *S. alba*, 35 ± 4 мм у *A. negundo* и 19 ± 1 мм у *T. repens*. Длина надземной части значимо зависела от варианта вытяжки в двухфакторном ANOVA (факторы: вариант вытяжки, сезон) у всех видов, кроме *A. negundo* ($F_{(4; 18)}=2.32$; $P=0.0961$). Для *F. rubra* $F_{(4; 20)}=5.18$; $P=0.0049$ (наибольшая длина надземной части была в варианте с вытяжкой из листьев *A. negundo*, наименьшая – на вытяжке из листьев *S. aucuparia*, однако по критерию Тьюки вариант с *A. negundo* значимо не отличался от вытяжек из *S. caprea* и *P. padus*); для *S. alba* – $F_{(4; 20)}=137.54$; $P<0.0001$ и *T. repens* $F_{(4; 20)}=24.76$; $P<0.0001$ (у обоих видов наибольшая длина – на вытяжках *P. padus*, наименьшая – на воде).

Средняя в обоих экспериментах длина корня была 51 ± 4 мм у *T. repens*, 48 ± 4 мм у *F. rubra*, 46 ± 3 мм у *S. alba* и 23 ± 5 мм у *A. negundo*. Длина корня значимо зависела от варианта вытяжки в двухфакторном ANOVA (факторы: вариант вытяжки, сезон) для всех видов, кроме *A. negundo* ($F_{(4; 18)}=2.54$; $P=0.0755$). Для *S. alba* – $F_{(4; 20)}=22.47$; $P<0.0001$ (наибольшая длина корня – на вытяжке из листьев *S. caprea*, наименьшая – на вытяжке из листьев *S. aucuparia*), для *F. rubra* – $F_{(4; 20)}=144.58$; $P<0.0001$ и *T. repens* – $F_{(4; 20)}=69.43$; $P<0.0001$ (у обоих видов наибольшая длина корня – на воде, наименьшая – на вытяжке из листьев *S. aucuparia*).

Несмотря на видовую специфику морфологических показателей, растения-реципиенты разных видов, в целом, сходно реагировали на одни и те же варианты вытяжки. Ни выживаемость, ни морфологические параметры растений-реципиентов при развитии на вытяжках из листьев *Acer negundo* не были минимальными, по сравнению с другими вытяжками (Таблица 10).

Влияние вытяжек из зеленых и расцветенных листьев на ранние этапы онтогенеза растений-реципиентов различалось. Сезонные особенности выражены в отношении выживаемости, длины надземной части и длины корней. На вытяжках из летних и осенних листьев средняя относительная выживаемость при проращивании на воде, вытяжках из листьев *S. caprea* и *A. negundo* не различалась. При этом вытяжки из зеленых летних листьев *S. aucuparia* заметно больше снижали относительную выживаемость растений-реципиентов, чем вытяжки из *S. caprea* и *A. negundo* (по критерию Тьюки на уровне

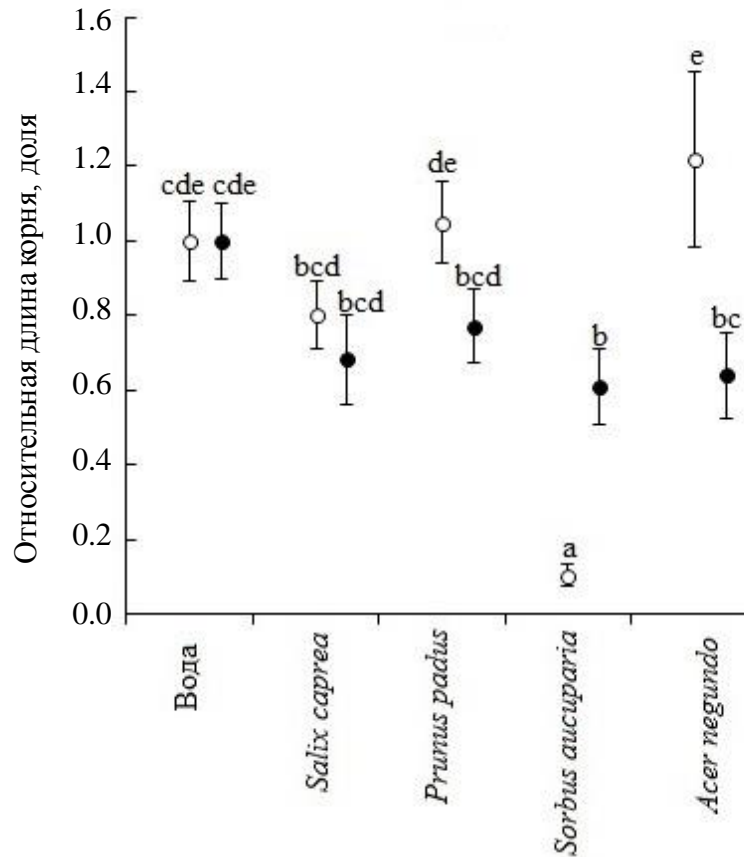
минимум $P < 0.008$; Рисунок 17). Вместе с тем, различия между ингибирующей способностью вытяжек из летних и осенних листьев *S. aucuparia* были не значимы.



Белые точки – вытяжки из зеленых (летних) листьев; черные точки – вытяжки из расцвеченных (осенних) листьев. Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Тьюки (при $P < 0.05$) значения

Рисунок 17 – Средняя для всех видов растений-реципиентов относительная выживаемость при проращивании на вытяжках из листьев в рулонных культурах (2020 г.)

Сезонные особенности длины корней растений-реципиентов проявлялись исключительно в отношении вытяжек из *S. aucuparia*. Вытяжки как из зеленых летних, так и из осенних расцвеченных листьев *S. caprea*, *P. padus* и *A. negundo* статистически значимо не угнетали рост корней по сравнению с водой (Рисунок 18). Но при этом вытяжки из расцвеченных осенних листьев *S. caprea*, *P. padus* и *A. negundo* в среднем обуславливали большее снижение относительной длины корней растений-реципиентов, чем вытяжки из летних листьев. Противоположной была сезонная изменчивость влияния вытяжек из *S. aucuparia*: более сильное угнетающее воздействие на рост корней оказывали вытяжки из летних листьев (по критерию Тьюки парные различия между эффектами летних и осенних листьев были на уровне $P = 0.0003$).



Белые точки – вытяжки из зеленых (летних) листьев; черные точки – вытяжки из расцветенных осенних листьев. Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Тьюки (при $P < 0.05$) значения

Рисунок 18 – Средняя для всех видов растений-реципиентов относительная длина корней при проращивании на вытяжках из листьев в рулонных культурах (2020 г.)

Развитие растений-реципиентов на вытяжках из листьев *A. negundo*, как летних, так и осенних, не сопровождалось снижением роста корней в большей степени, чем на вытяжках из листьев местных растений.

Для оценки конспецифичных и гетероспецифичных составляющих аллелопатической активности *A. negundo* сравнили, как разные вытяжки влияли на раннее развитие травянистых растений-реципиентов (*Festuca rubra*, *Sinapis alba*, *Trifolium repens*) и самого *A. negundo*. Для этого при проведении ANOVA фактор «вид растений-реципиентов» заменили фактором «группа растений-реципиентов» с двумя категориями: травы и *A. negundo*.

Средняя абсолютная (т.е. не относительная) в двух экспериментах выживаемость травянистых растений была в 3 раза выше (0.73 ± 0.02), чем выживаемость *A. negundo* (0.24 ± 0.03) (различия по парному критерию Тьюки $P = 0.0001$). Относительная выживаемость трав была самой низкой на вытяжках из листьев *S. aucuparia*, а относительная выживаемость *A. negundo* – на вытяжках из листьев *S. aucuparia* и *P. padus*.

Вытяжки из листьев *A. negundo* не влияли каким-то особым образом ни на относительную выживаемость травянистых растений-реципиентов, ни на относительную выживаемость самого *A. negundo*.

Минимальная относительная длина корней зарегистрирована на вытяжках из листьев *S. aucuparia* и у трав (0.40 ± 0.09) и у *A. negundo* (0.28 ± 0.15). По парному критерию Тьюки различия относительной длины корней на воде и на вытяжках из *S. aucuparia* достигали у трав уровня $P=0.0145$, у *A. negundo* – $P=0.0353$. Интересно, что на вытяжках из *A. negundo* длина корней всходов *A. negundo* была больше, чем на воде, хотя и не значимо (относительная дина 1.38 ± 0.52). При этом длина корней трав на вытяжках из *A. negundo* была меньше, чем на воде, хотя также не значимо (относительная длина 0.78 ± 0.07). Однако в результате различия относительной длины корней трав и *A. negundo*, при проращивании на вытяжках из *A. negundo*, были значимы (по парному критерию Тьюки $P=0.0076$). Следовательно, вытяжки из листьев *A. negundo* преимущественно отрицательно влияли на рост корней травянистых растений-реципиентов и преимущественно положительно – на рост корней самого *A. negundo*.

Результаты экспериментов с летними (зелеными) и осенними (расцветченными) листьями в рулонных культурах, в общем, были близкими. И летом, и осенью на листовых вытяжках по сравнению с водой в среднем, хотя и не сильно, снижались выживаемость и длина корней растений-реципиентов. При этом летом наблюдали большую дисперсию эффектов, связанных с видом растений-доноров, – от явного ингибирования до некоторого стимулирования. Осенью изменчивость эффектов вытяжек из разных видов древесных была меньше. Следует отметить, что при анализе сезонной изменчивости нет возможности строго разделить эффекты, связанные, во-первых, с качеством листьев и, во-вторых, с условиями роста растений-реципиентов. Два эксперимента – с летними и осенними листьями – провели последовательно. Хотя условия были стандартизированы, нельзя полностью исключить вероятность каких-то тонких эффектов, связанных, например, с длиной светового дня или с изменением качества семян. Однако можно отметить, что в контрольном варианте – на воде – средние значения всех показателей растений-реципиентов летом и осенью статистически не различались. Это позволяет интерпретировать наблюдавшиеся сезонные особенности реакций растений-реципиентов как преимущественно связанные с качеством листьев растений-доноров.

Как и в экспериментах с чашками Петри, заметный ингибирующий эффект на раннее развитие растений-реципиентов оказал не инвазионный *A. negundo*, а местный фоновый кустарник *Sorbus aucuparia*. При проращивании на вытяжках из листьев *S. aucuparia* минимальными или близкими к минимальным были выживаемость и развитие

корней. Ингибирующее воздействие *S. aucuparia* качественно не менялось в зависимости от того, проводился ли эксперимент летом или осенью, хотя ингибирующий эффект летних листьев был сильнее. Также ингибирующее воздействие *S. aucuparia* однозначно видно по реакциям растений-реципиентов, относящихся к жизненной форме и трав, и деревьев. Согласно литературным сведениям, в листьях *S. aucuparia* подтвержден большой спектр вторичных метаболитов с потенциальной аллелопатической активностью: разнообразные органические кислоты, проантоцианиды, фенолы, флаваноиды, кверцетин [Растительные ресурсы..., 2009; Olszewska, Michel, 2009; Gaivelyte et al., 2014]. Интересно, что указывается на высокую внутрисезонную изменчивость содержания фенольных соединений в листьях *S. aucuparia* с максимумом летом и снижением осенью [Olszewska, 2011]. Это может объяснять, почему вытяжки из летних листьев *S. aucuparia* имели более высокую ингибирующую активность, по сравнению с вытяжками из осенних листьев.

В среднем для всех растений-реципиентов вытяжки из листьев *A. negundo* не показали ингибирующей активности как по сравнению с водой, так и по сравнению с вытяжками из листьев аборигенных деревьев. Влияние *A. negundo* на растения-реципиенты было примерно таким же, как влияние *S. caprea* и *P. padus*, и было слабее, чем ингибирующее влияние *S. aucuparia*. Таким образом, первая гипотеза не подтвердилась, в экспериментах с рулонными культурами не удалось подтвердить предположение о том, что аллелопатическое воздействие *A. negundo* может быть убедительным объяснением его способности влиять на местные сообщества.

Однако, такая интерпретация справедлива, только если не учитывать специфику конспецифичных и гетероспецифичных эффектов. Такую специфику предполагала вторая гипотеза. Сохраняется вероятность, что гетероспецифичные эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* могут быть более отрицательными, чем конспецифичные. По результатам экспериментов, описанных в этом разделе, данное положение не получило абсолютной поддержки, но и не отвергнуто. Установленные различия в реакции всходов *A. negundo* и всходов трав на вытяжки *A. negundo* небольшие, они проявились только в отношении длины корней, и их только с определенной долей условности можно расценить как свидетельство, что гетероспецифичные эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* более негативны по сравнению с конспецифичными. Тем не менее, стимулирование роста корней собственных всходов и угнетение роста корней трав вытяжками *A. negundo* свидетельствует, что для понимания значения аллелопатических взаимодействий учет специфики растений-реципиентов не менее важен, чем учет специфики растений-доноров.

Обобщить результаты, описанные в данной главе, можно следующим образом. Заключение о слабой или неоднозначной способности к аллелопатическим воздействиям через водные вытяжки из листьев расходится с более ранними заключениями о том, что *A. negundo* обладает аллелопатической активностью [Csiszar, 2009; Csiszar et al., 2013; Ерёменко, 2012; Александров, Калашников, 2019; Панасенко и др., 2018]. Однако цитированные работы основаны на сравнениях эффектов от вытяжек из листьев *A. negundo* с водой, а не с вытяжками их других растений. В нашем случае как основной результат установлено и обсуждается отсутствие выраженных аллелопатических эффектов вытяжек из *A. negundo* по сравнению с вытяжками из листьев аборигенных деревьев. Такая постановка задачи и такой результат кажутся более реалистичными и больше характеризуют возможный диапазон эффектов *in situ* по сравнению с экспериментами, где аллелопатия растения-донора оценивается только на основе сравнения с дистиллированной водой.

Возможно, что механизмы успеха инвазионных растений, рассматриваемые в рамках гипотез «нового оружия» (NWH) и отсутствия естественных врагов (ERN), могут проявляться согласовано, поскольку обе гипотезы основаны на предположении синтеза чужеродными видами специфических действующих метаболитов [Lau, Schultheis, 2015]. Рассматривая эффекты, связанные с химическим составом листьев, такая согласованность не исключена, так как возможно, что вещества, участвующие в защите от фитофагов, находясь в листьях, могут проявлять аллелопатическую активность после высвобождения из них. Ранее в отношении *A. negundo* были получены подтверждения как гипотезы ERN [Пономарёва, Бессонова, 2016; Veselkin et al., 2019], так и гипотезы NWH. Подтверждения гипотезы NWH распадаются на две группы. Это или свидетельства возможности прямых аллелопатических эффектов [Csiszar, 2009; Csiszar et al., 2013; Ерёменко, 2012; Александров, Калашников, 2019; Панасенко и др., 2018] или свидетельства изменения под влиянием *A. negundo* почвенной биоты [Веселкин и др., 2019; Saccone et al., 2010; Reinhart., Callaway, 2004]. В пользу обоснованности гипотез, основанных на учете специфики химических веществ, свидетельствует широкий спектр вторичных метаболитов у *A. negundo* [Ping et al., 2001; Li et al., 2003; Bi et al., 2016; Barrales-Cureño et al., 2020], включая алкалоиды, альдегиды, ароматические и гетероциклическое соединения, карбоновые и жирные кислоты, кетоны, сложные эфиры, спирты, танины, терпеноиды, фитостеролы, флаваноиды и др. Для более надежного суждения об аллелопатии *A. negundo* необходимы не только лабораторные, но и вегетационные и полевые эксперименты, которые будут рассмотрены в следующих главах.

Глава 5. ОЦЕНКА АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОГО ВЛИЯНИЯ ПОЧВ ИЗ СООБЩЕСТВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *ACER NEGUNDO* НА РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ-РЕЦИПИЕНТОВ

Plant-soil feedback (обратная связь растений с почвой) – комплекс процессов, при которых растения меняют биотические и абиотические свойства почв, что изменяет способность растений произрастать на этих почвах [Bever, 1994; Bever et al., 1997]. Частные механизмы «plant-soil feedback» – аллелопатия и формирование симбиотических связей.

Эффекты обратной связи растений с почвой могут быть положительными или отрицательными. Положительная связь возникает, когда вследствие обратной связи растение-почва условия для произрастания растений улучшаются. Отрицательная обратная связь, наоборот, ведет к ухудшению условий. В среднем обратная связь растений с почвой имеет тенденцию быть отрицательной [Kulmatiski et al., 2008], однако есть много исключений, например, многие чужеродные виды, которые могут демонстрировать нейтральную или положительную обратную связь [Klironomos, 2002]. Это позволяет сделать предположение о специфичности этого механизма у инвазионных растений.

Цель работ, описываемых в настоящей главе, – оценить аллелопатическое влияние почв из сообществ с доминированием *A. negundo* на развитие растений-реципиентов. Проверяли гипотезу о специфичности механизмов обратного воздействия растений на почву у инвазионного *A. negundo*, в соответствии с которой под воздействием почв из сообществ с доминированием клена: снижается прорастание семян растений-реципиентов; снижается выживаемость всходов; снижается масса всходов растений-реципиентов; уменьшается длина надземной части и корней всходов; снижается успешность микоризообразования.

Всего проведено четыре эксперимента. В двух экспериментах методом рулонных культур готовили водную суспензию почв, на которой проращивали растения-реципиенты. В двух вегетационных экспериментах растения-реципиенты выращивали в теплице в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo*. Полученные результаты опубликованы в сборнике конференции «Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель» [Рафикова, Веселкин, 2022], в сборнике E3S Web of Conferences [Rafikova et al., 2020], в сборниках молодежной конференции «Экология: гипотезы, факты, модели» [Рафикова, 2019; Рафикова, Екшибаров, 2017], в сборнике материалов

международного симпозиума «Экология и эволюция: новые горизонты» [Рафикова, 2019a], в «Журнале общей биологии» [Веселкин и др., 2019], в «Российском журнале биологических инвазий» [Веселкин и др., 2018].

5.1 Эксперименты в рулонных культурах с водными суспензиями почв

Есть данные, показывающие, что вытяжки из почвы, взятой под кронами *A. negundo*, обладают высокой аллелопатической активностью [Ерёменко, 2014]. Например, экстракты почв из-под *A. negundo* снижали в среднем на 30% энергию прорастания семян редиса и развитие всходов кресс-салата. Отмечено, что аллелопатическая активность вытяжек из почвы, взятой с верхнего слоя, уступает активности водной вытяжки листового опада этих же видов [Ерёменко, 2014]. Дополнительные эксперименты по исследованию аллелопатии водных суспензий почв из сообществ с доминированием клена могли бы подтвердить или опровергнуть эти выводы. Важно сравнить аллелопатию почвы из-под *A. negundo* не только с дистиллированной водой, но и с почвой из сообществ с фоновыми местными видами растений.

5.1.1 Влияние суспензий почв из сообществ с доминированием *Acer negundo* в сравнении с суспензиями почв из сообществ с доминированием других деревьев и из импактной зоны СУМЗа

В процессе обратной связи растение-почва почва выступает проводником взаимодействий между инвазионным растением и местными видами. Мало исследованы эффекты *A. negundo*, передающиеся через почву и его взаимодействие с почвенными организмами. Есть данные о том, что во вторичном ареале *A. negundo* обычно формирует арбускулярную микоризу [Kovacs, Szigetvari, 2002; Akhmetzhanova et al., 2012; Veselkin, Prokina, 2016; Veselkin et al., 2017], а его опад разлагается быстрее, чем опад аборигенных кленов [Janusauskaite, Straigyte, 2011]. Это свидетельствует об успешной интеграции *A. negundo* с аборигенными организмами, контролирующими микоризные связи и разложение опада. Предполагается, что для деревьев рода *Acer* взаимодействия с почвенной биотой важны во вторичных ареалах, где они носят положительный характер, в то время как в естественных ареалах влияние почвенных микроорганизмов сильно негативное [Reinhart, Callaway, 2004; O'Hanlon-Manners, Kotanen, 2006]. Поэтому изучение влияния почв из-под *A. negundo* после экспериментов с вытяжками из листьев – следующий шаг по приближению экспериментального дизайна к природным условиям.

В дополнение к экспериментам с экстрактами листьев были проведены эксперименты по проращиванию семян растений-реципиентов методом рулонных культур

на водной суспензии почв из сообществ с доминированием *A. negundo*. Цель работы: в экспериментах, выполненных методом рулонных культур, оценить влияние водных суспензий почв из сообществ с доминированием *A. negundo* на раннее развитие растений-реципиентов в сравнении с суспензиями почв из сообществ с доминированием других деревьев и из импактной зоны СУМЗа. На основании анализа опубликованных данных проверяли гипотезу, что водные суспензии почв из сообществ с кленом отрицательно влияют на раннее развитие растений-реципиентов, снижая выживаемость всходов, длину их надземной части и корней.

Использовали четыре варианта суспензий: почва из сообществ с доминированием *Acer negundo* и контрольных к ним участков с доминированием других видов, почва из березняка в импактной зоне загрязнения тяжелыми металлами СУМЗа (1.5 км от Среднеуральского медеплавильного завода) в качестве положительного контроля, почва с незагрязненного загородного луга и дистиллированная вода как отрицательные контроли.

В этой схеме почву из импактной зоны СУМЗа использовали как положительный контроль, предполагая, что в почве, загрязненной тяжелыми металлами, развитие растений должно угнетаться. Показано, что почва из импактной зоны загрязнена тяжелыми металлами, а отсутствие выраженного выноса металлов из почв определяет сохранение высокого уровня опасности загрязнения и угнетенное состояние биоты на импактной территории [Воробейчик, Кайгородова, 2017]. В импактной зоне (2 км от источника выбросов) средние значения составляют: рН гумусового горизонта – 4.63 ± 0.09 , содержание Cu – 1039.6 ± 146.9 мкг/г, Pb – 317.1 ± 31.6 мкг/г, Cd – 5.8 ± 1.0 мкг/г и Zn – 167.2 ± 18.5 мкг/г по измерениям 2012 г. [Воробейчик, Кайгородова, 2017]. Содержание наиболее биодоступной (обменной) формы Cu в почве импактной зоны превышает фоновый уровень в 400 раз, в буферной – в 30 раз [Дуля и др., 2013]. В корневом тесте в широком диапазоне концентраций Cu (0.006–0.51 мг/л) также показано влияние тяжелых металлов на вегетативное потомство тест-растений, произрастающих в условиях загрязнения выбросами СУМЗа. Для *Lychnis flos cuculi* L. все три эффективные концентрации возрастают в градиенте загрязнения. Для *Deschampsia caespitosa* P.Beauv. в градиенте загрязнения увеличивается только максимальная эффективная концентрация (EC90) [Дуля и др., 2013]. При тестировании подстилки из импактной зоны также показана фитотоксичность и подавление роста корней тест-растений [Воробейчик, Позолотина, 2003].

Исходя из этого, ожидали, что растения будут чувствительны к содержанию тяжелых металлов в почве и дадут возможность отследить угнетение их развития.

Схема эксперимента: 9 вариантов суспензии (СУМЗ (почва из березняка в районе СУМЗа)), An+ (почвы из сообществ с доминированием клена: Ботанический сад УрО РАН, ЦПКиО им. Маяковского, Юго-Западный лесопарк), An- (почвы из сообществ без клена: Ботанический сад УрО РАН, ЦПКиО им. Маяковского, Юго-Западный лесопарк), почва загородного луга, вода) × 3 вида растений-реципиентов (*F. rubra*, *S. alba*, *T. repens*) × 3 повторности = 81 сосуд. По этой схеме провели эксперимент 01.04.2021–22.04.2021.

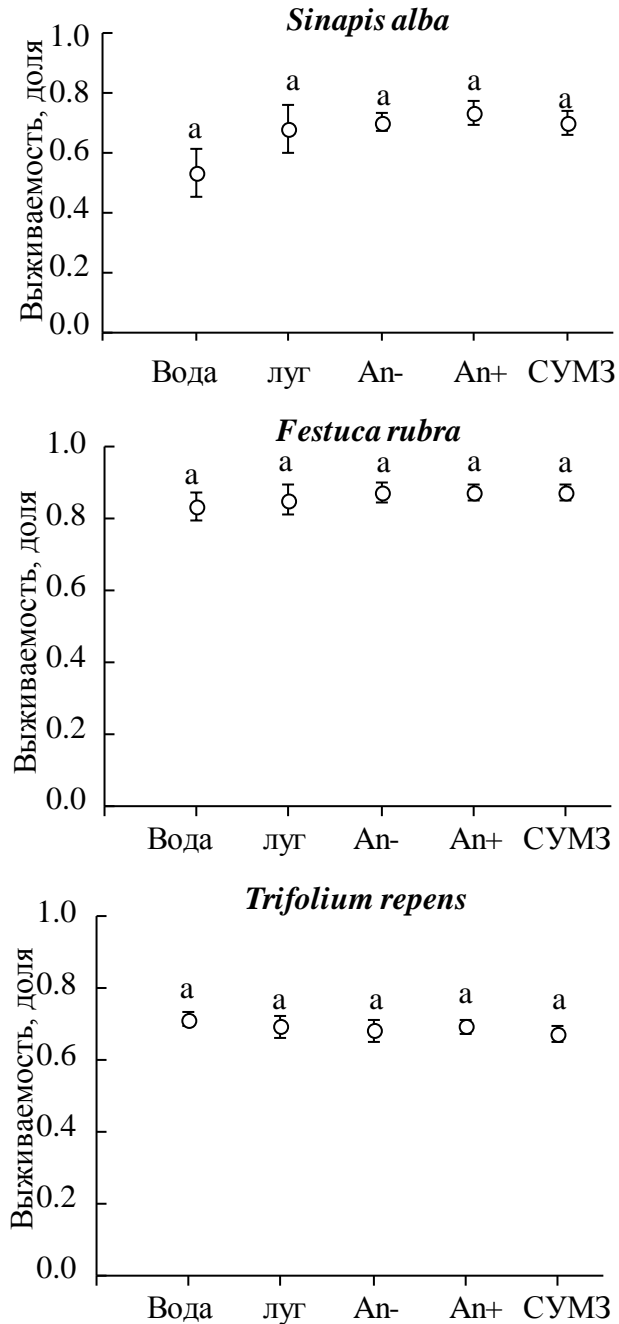
Выживаемость всходов в зависимости от варианта суспензии не различалась (Рисунок 19). Выживаемость была наименьшей при выращивании на дистиллированной воде, однако эти отличия не значимы (в двухфакторном ANOVA, факторы «вид растений-реципиентов» и «вариант суспензии», для фактора «вариант суспензии», $F_{(4; 66)} = 1.41$; $P = 0.2405$).

Наименьшая длина надземной части наблюдалась в варианте с дистиллированной водой (Таблица 11). Длина корней была в среднем наименьшей в вариантах с суспензией почв из березняка, расположенного в импактной зоне СУМЗа, т.е. на почве, загрязненной Таблица 11 – Значения показателей раннего развития ($\pm SE$) растений-реципиентов при проращивании на суспензиях почв из разных участков в эксперименте в рулонных культурах в 2021 г.

Вариант суспензии	Показатель, вид растения-реципиента		
	<i>Festuca rubra</i>	<i>Sinapis alba</i>	<i>Trifolium repens</i>
Выживаемость, доля			
Вода	0.83±0.04 ^a	0.53±0.08 ^a	0.71±0.02 ^a
Загородный луг	0.85±0.04 ^a	0.68±0.08 ^a	0.69±0.03 ^a
Березняк (СУМЗ)	0.87±0.02 ^a	0.70±0.04 ^a	0.67±0.02 ^a
An+	0.87±0.02 ^a	0.73±0.04 ^a	0.69±0.02 ^a
An-	0.87±0.03 ^a	0.70±0.03 ^a	0.68±0.03 ^a
Длина надземной части, мм			
Вода	51±15 ^{ab}	35±7 ^a	13±5 ^a
Загородный луг	72±13 ^b	63±5 ^a	27±8 ^a
Березняк (СУМЗ)	34±14 ^a	40±7 ^a	22±4 ^a
An+	80±4 ^b	58±3 ^a	31±3 ^a
An-	76±4 ^b	57±5 ^a	28±3 ^a
Длина корней, мм			
Вода	47±7 ^{ab}	27±7 ^a	85±32 ^a
Загородный луг	41±8 ^{ab}	71±0 ^a	42±18 ^a
Березняк (СУМЗ)	7±4 ^a	24±8 ^a	28±8 ^a
An+	57±6 ^b	86±22 ^a	61±5 ^a
An-	66±7 ^b	72±10 ^a	59±11 ^a

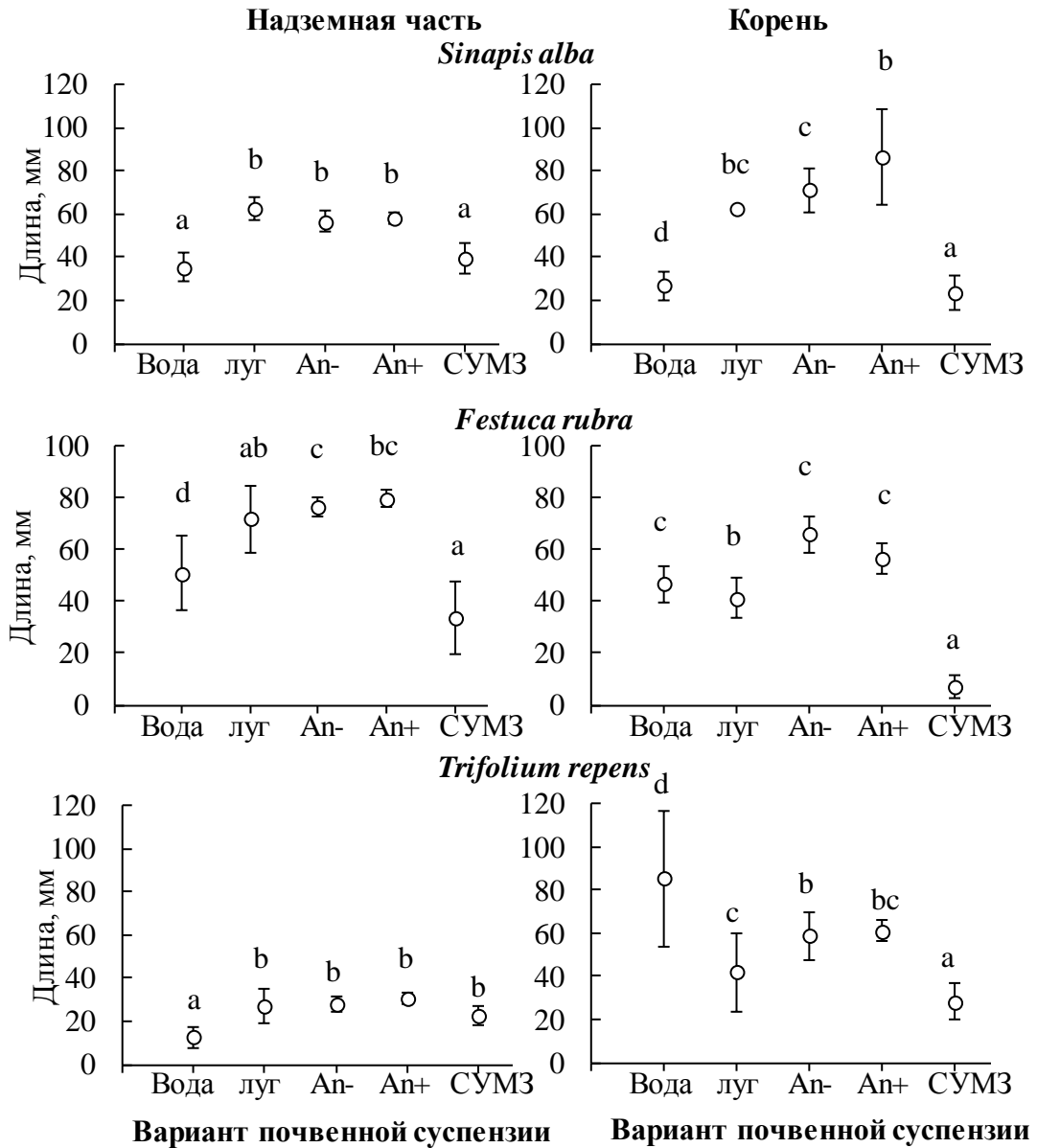
Примечание – в каждом столбце одинаковыми буквенными индексами обозначены значения, гомогенные по критериям Тьюки ($P < 0.05$), рассчитанным в однофакторном ANOVA для фактора «вариант суспензии»

тяжелыми металлами. Ни выживаемость, ни морфологические параметры развития растений-реципиентов при развитии на суспензии почв из сообществ с доминированием *Acer negundo* не были минимальными, по сравнению с другими вытяжками (Рисунки 19, 20).



Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные значения по критерию Тьюки (при $P < 0.05$)

Рисунок 19 – Абсолютная средняя выживаемость при проращивании семян на разных вариантах почвенных суспензий в 2021 г.



Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные значения по критерию Тьюки (при $P < 0.05$)

Рисунок 20 – Средняя длина надземной части и корней растений-реципиентов при проращивании на разных вариантах почвенных суспензий в 2021 г.

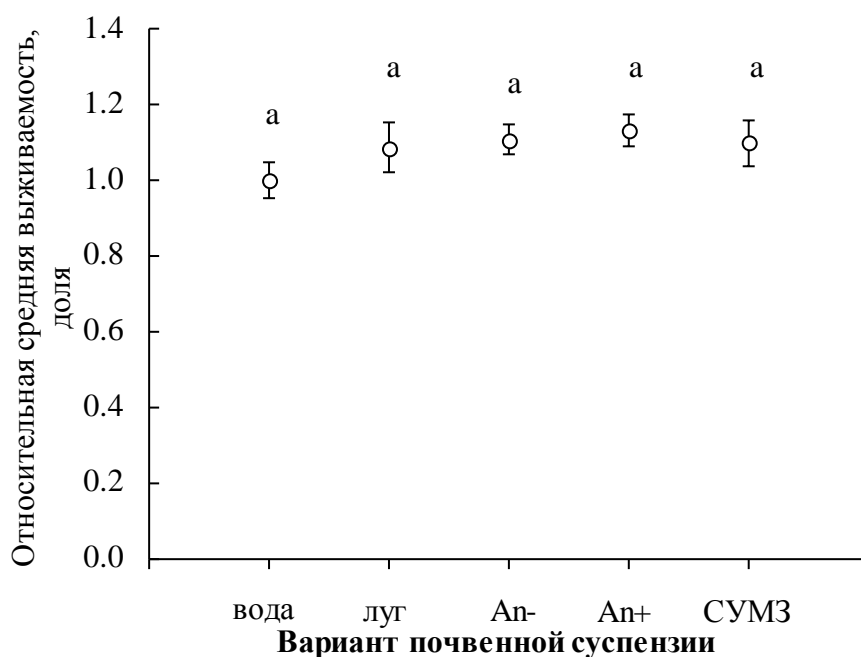
Абсолютные показатели раннего развития трав продемонстрировали следующие закономерности. Средняя выживаемость травянистых растений была наибольшей у *F. rubra* и ниже у *T. repens* и *S. alba* (различия *F. rubra* от всех остальных видов растений-реципиентов по парному критерию Тьюки $P = 0.0001$). Значимость различий для фактора «вид растений-реципиентов» составляла $F_{(2; 66)} = 36.09$; $P < 0.0001$ (Таблица 12). Надземные части растений к концу эксперимента были наименьшей длины в вариантах с дистиллированной водой и суспензией почв из импактной зоны СУМЗ_а (фактор «вариант суспензии», $F_{(4; 66)} = 11.19$; $P < 0.0001$). По парному критерию Тьюки «вода» и «СУМЗ» составили гомогенную группу, отличную от всех остальных вариантов суспензий.

Таблица 12 – Полученные в 2-факторном ANOVA уровни значимости влияния (P) факторов «вид растений-реципиентов» и «вариант суспензии» на показатели раннего развития растений-реципиентов

Показатели	Факторы		Взаимодействия факторов
	вид растений-реципиентов ($dF=2$)	вариант суспензии ($dF=4$)	вид растений-реципиентов × вариант вытяжки ($dF=8$)
Выживаемость	<0.0001	0.2405	0.4271
Длина надземной части	<0.0001	<0.0001	0.1308
Длина корней	0.3885	0.0035	0.3023

Наименьшая длина корней зафиксирована при выращивании на суспензиях почв из березняка, подверженного влиянию СУМЗа (фактор «вариант суспензии», $F_{(4; 66)} = 4.34$; $P=0.0035$).

Далее рассмотрим относительные показатели – это абсолютные (измеренные) показатели на данном варианте вытяжки для данного вида растения-реципиента по отношению к его средним показателям на варианте с дистиллированной водой.



Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные значения по критерию Тьюки (при $P<0.05$)

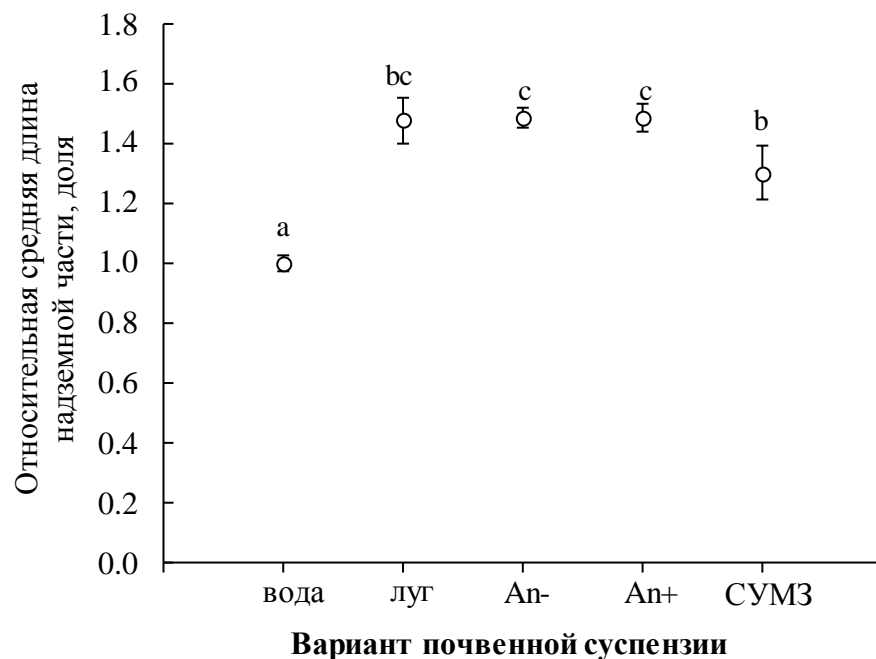
Рисунок 21 – Средняя для всех видов растений-реципиентов относительная выживаемость при проращивании семян на разных вариантах почвенных суспензий в 2021 г.

Относительная выживаемость трав не зависела от варианта суспензии (Рисунок 21); фактор «вариант суспензии» $F_{(4; 66)} = 1.71$; $P=0.1577$. Если рассматривать каждый вид отдельно, то также не удается обнаружить значимых различий в выживаемости

(однофакторный ANOVA, фактор «вариант суспензии»: *F. rubra* – $F_{(4; 22)}=0.32$; $P=0.8629$; *S. alba* – $F_{(4; 22)}=2.21$; $P=0.1012$; *T. repens* – $F_{(4; 22)}=0.27$; $P=0.8919$).

Таким образом, не удалось установить влияние суспензии почв из-под *A. negundo* не только на абсолютную, но и на относительную выживаемость растений-реципиентов.

В среднем относительная длина надземной части в вариантах с суспензиями почв была выше, чем на дистиллированной воде. Если средние значения длины надземной части на дистиллированной воде принять за 1, то наибольшая длина отмечена в вариантах с кленом и без него (1.49 ± 0.05 и 1.49 ± 0.03 соответственно), несколько ниже в вариантах с почвой из загородного луга (1.48 ± 0.08), наименьшая длина – в варианте «СУМЗ» (1.30 ± 0.03). Наименьшая относительная длина надземной части отмечена при выращивании на почве из импактной зоны СУМЗа. В двухфакторном ANOVA (факторы «вид растения-реципиента», «вариант суспензии» при исключении варианта «вода») для фактора «вариант суспензии» $F_{(3; 60)}=3.60$; $P=0.0186$ (Рисунок 22).

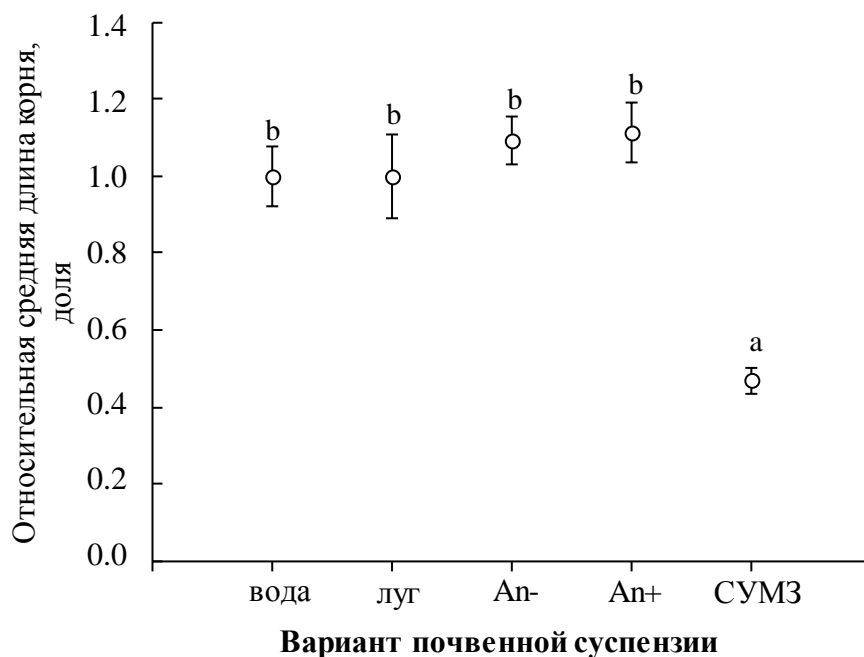


Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные значения по критерию Тьюки (при $P<0.05$)

Рисунок 22 – Средняя для всех видов растений-реципиентов относительная длина надземной части при проращивании на разных вариантах почвенных суспензий в 2021 г.

Сильное подавление роста корней относительно дистиллированной воды отмечено в вариантах с вытяжкой из почвы, загрязненной тяжелыми металлами ($F_{(4; 66)}=18.94$; $P<0.0001$, критерий Тьюки при сравнении со всеми другими вариантами $P=0.0001$) (Рисунок 23). Следовательно, водные суспензии почвы из импактной зоны СУМЗа, где почва загрязнена тяжелыми металлами, отрицательно влияли на рост корней травянистых

растений-реципиентов, что подтверждается для каждого вида (однофакторный ANOVA, фактор «вариант суспензии»: *F. rubra* – $F_{(4; 22)}=43.22$; $P<0.0001$; *S. alba* – $F_{(4; 22)}=7.82$; $P=0.0004$; *T. repens* – $F_{(4; 22)}=4.43$; $P=0.0089$).



Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные значения по критерию Тьюки (при $P<0.05$)

Рисунок 23 – Средняя для всех видов растений-реципиентов относительная длина корней при проращивании семян на разных вариантах почвенных суспензий в 2021 г.

Таким образом, в эксперименте, выполненном методом рулонной культуры, оценили влияние водных суспензий почв на раннее развитие *Festuca rubra*, *Sinapis alba* и *Trifolium repens*. Наименьшие выживаемость и длина надземной части отмечены в варианте с дистиллированной водой. Длина корней была в среднем наименьшей на почве, загрязненной тяжелыми металлами. Ни выживаемость, ни морфологические параметры развития растений-реципиентов на суспензии почв из сообществ с доминированием *Acer negundo* не были минимальными по сравнению с другими вытяжками.

5.1.2 Влияние суспензий почв из сообществ с доминированием *Acer negundo* в сравнении с суспензиями почв из сообществ с доминированием других деревьев и из-под крон *Juglans mandshurica*

Для изучения аллелопатического потенциала инвазионных древесных видов растений разработан метод индекса юглона. Метод основан на сравнении эффектов 1 мМ юглона и веществом, экстрагированным из видов растений с неизвестным аллелопатическим потенциалом [Szabó, 2000]. Юглон (5-гидрокси-1,4-нафтохинон) –

нафтохинон, выделенный из видов семейства Juglandaceae. Он обладает аллелопатическим действием в отношении некоторых растений и токсичностью для морских организмов. Он имеет широкий спектр потенциальных применений в медицине, агролесомелиорации и в борьбе с вредителями [Strugstad, 2012].

Для *A. negundo* показан высокий индекс юглона, от 0.93 в экстракте с более низкой концентрацией (1 г растительного материала на 100 мл воды) до 0.99 в экстракте с более высокой концентрацией (5 г растительного материала на 100 мл воды) [Csiszár et al., 2013]. Поэтому было интересно сравнить аллелопатические эффекты почв из-под *A. negundo* и *Juglans mandshurica*.

Цель работы, описанной в настоящем разделе, – оценка аллелопатического влияния водных суспензий почв из сообществ с доминированием *Acer negundo* на раннее развитие травянистых растений-реципиентов в сравнении с суспензиями почв из сообществ с доминированием других деревьев и из-под крон *J. mandshurica* методом рулонных культур. Была выдвинута гипотеза, что водные суспензии почв из сообществ с доминированием *A. negundo* отрицательно влияют на долю проросших семян растений-реципиентов, а влияние вытяжек из *J. mandshurica* еще более отрицательное.

Схема эксперимента 2022 г.: 8 вариантов суспензии (почва из-под *Juglans mandshurica*); An+ (почвы из сообществ с доминированием клена: Ботанический сад УрО РАН, ЦПКиО им. Маяковского, Юго-Западный лесопарк); An– (почвы из сообществ без клена: Ботанический сад УрО РАН, ЦПКиО им. Маяковского, Юго-Западный лесопарк); вода) × 3 вида растений-реципиентов (*F. rubra*, *S. alba*, *T. repens*) × 3 повторности = 72 сосуда. По этой схеме провели эксперимент 17.05.2022–07.06.2022.

Средняя выживаемость травянистых растений была наибольшей у *F. rubra*, ниже у *T. repens* и *S. alba*. Значимость различий для фактора «вид растения-реципиента» составляла $F_{(2; 60)}=24.03$; $P<0.0001$ (Таблица 13).

Таблица 13 – Полученные в 2–факторном ANOVA уровни значимости влияния (P) факторов «вид растения-реципиента», и «вариант суспензии» на показатели раннего развития растений-реципиентов в эксперименте 2022 г.

Показатели	Факторы		Взаимодействия факторов
	вид растения-реципиента ($dF=2$)	вариант суспензии ($dF=3$)	вид растения-реципиента × вариант вытяжки ($dF=6$)
Выживаемость	<0.0001	0.1219	0.0004
Длина надземной части	<0.0001	<0.0001	0.0771
Длина корней	0.0589	<0.0001	0.0496

В целом, выживаемость была наименьшей при выращивании на вытяжке из почв под *J. mandshurica*, однако эти отличия статистически не значимы (фактор «вариант суспензии», $F_{(3; 60)} = 2.01$; $P = 0.1219$) (Таблица 14).

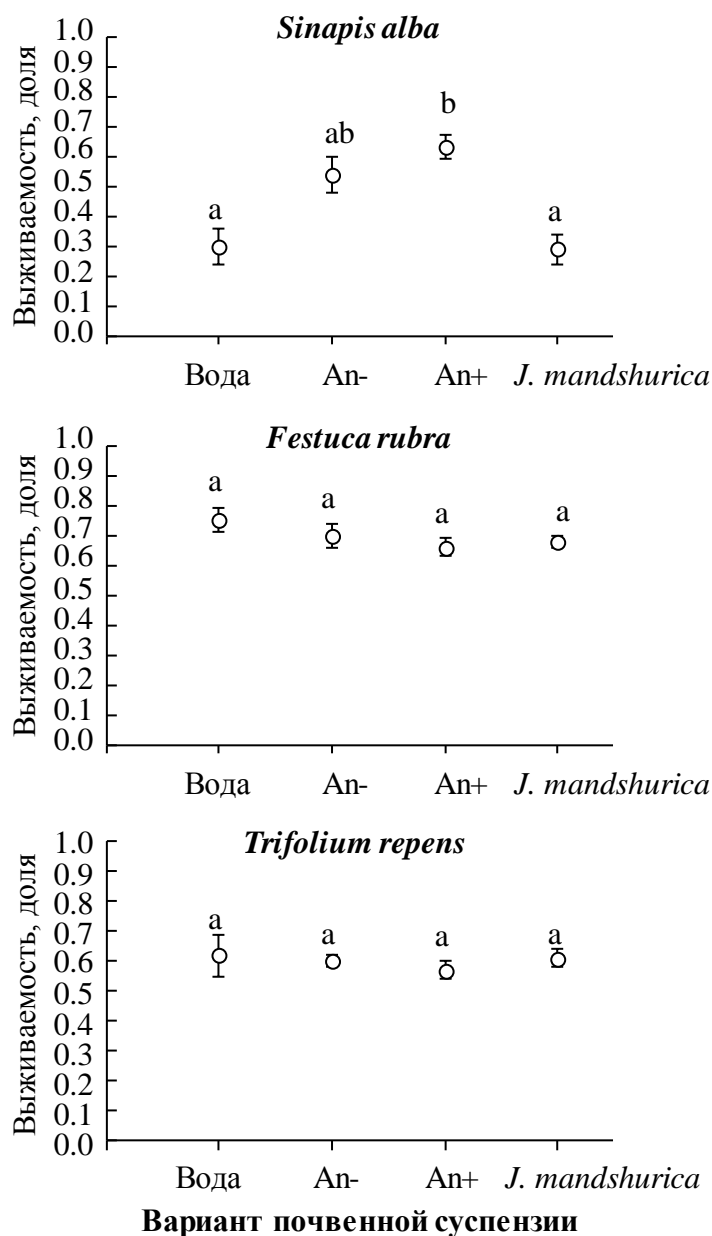
Таблица 14 – Значения показателей раннего развития ($\pm SE$) растений-реципиентов при проращивании семян в эксперименте в рулонных культурах с водными суспензиями почв в 2022 г.

Вариант суспензии	Показатель, вид растения-реципиента		
	<i>Festuca rubra</i>	<i>Sinapis alba</i>	<i>Trifolium repens</i>
Выживаемость, доля			
Вода	0.75 \pm 0.04 ^a	0.30 \pm 0.06 ^a	0.62 \pm 0.07 ^a
<i>Juglans mandshurica</i>	0.68 \pm 0.02 ^a	0.29 \pm 0.05 ^a	0.61 \pm 0.03 ^a
An+	0.66 \pm 0.03 ^a	0.63 \pm 0.04 ^b	0.57 \pm 0.03 ^a
An–	0.70 \pm 0.04 ^a	0.54 \pm 0.06 ^{ab}	0.60 \pm 0.02 ^a
Длина надземной части, мм			
Вода	59 \pm 1 ^a	44 \pm 2 ^a	23 \pm 2 ^a
<i>Juglans mandshurica</i>	67 \pm 1 ^{ab}	49 \pm 1 ^{ab}	30 \pm 2 ^a
An+	74 \pm 1 ^b	57 \pm 1 ^b	27 \pm 1 ^a
An–	71 \pm 2 ^b	52 \pm 3 ^{ab}	26 \pm 2 ^a
Длина корней, мм			
Вода	49 \pm 1 ^b	40 \pm 4 ^b	36 \pm 4 ^b
<i>Juglans mandshurica</i>	21 \pm 1 ^a	21 \pm 1 ^a	24 \pm 1 ^a
An+	23 \pm 1 ^a	28 \pm 2 ^{ab}	22 \pm 1 ^a
An–	25 \pm 1 ^a	25 \pm 3 ^a	22 \pm 1 ^a

Примечание – в каждом столбике одинаковыми буквенными индексами обозначены значения, гомогенные по критериям Тьюки ($P < 0.05$), рассчитанным для каждого вида в однофакторном ANOVA для фактора «вариант суспензии»

В среднем выживаемость *S. alba* на вытяжках из почв из сообществ с доминированием клена составила 0.63 \pm 0.04, в контрольных вариантах «An–» 0.54 \pm 0.06, самая низкая выживаемость отмечена на дистиллированной воде (0.30 \pm 0.06) и на вытяжках из почв под *J. mandshurica* (0.29 \pm 0.05) (Таблица 14, Рисунок 24). Для *S. alba* значимы различия по фактору «вариант суспензии», $F_{(3; 20)} = 6.11$; $P = 0.0040$. По критерию Тьюки попарные различия были между вариантами «*J. mandshurica*» и «An+» ($P = 0.0139$) и «вода» и «An+» ($P = 0.0181$). У *F. rubra* вариант суспензии не влиял на долю живых всходов в однофакторном ANOVA $F_{(3; 20)} = 0.82$; $P = 0.4959$. У *T. repens* средняя выживаемость в зависимости от варианта суспензии также значимо не различалась $F_{(3; 20)} = 0.52$; $P = 0.6758$.

Надземные части растений к концу эксперимента в среднем были наименьшей длины в вариантах с дистиллированной водой (фактор «вариант суспензии», $F_{(3; 60)} = 11.69$; $P < 0.0001$, различия по парному критерию Тьюки от всех остальных вариантов $P < 0.05$).



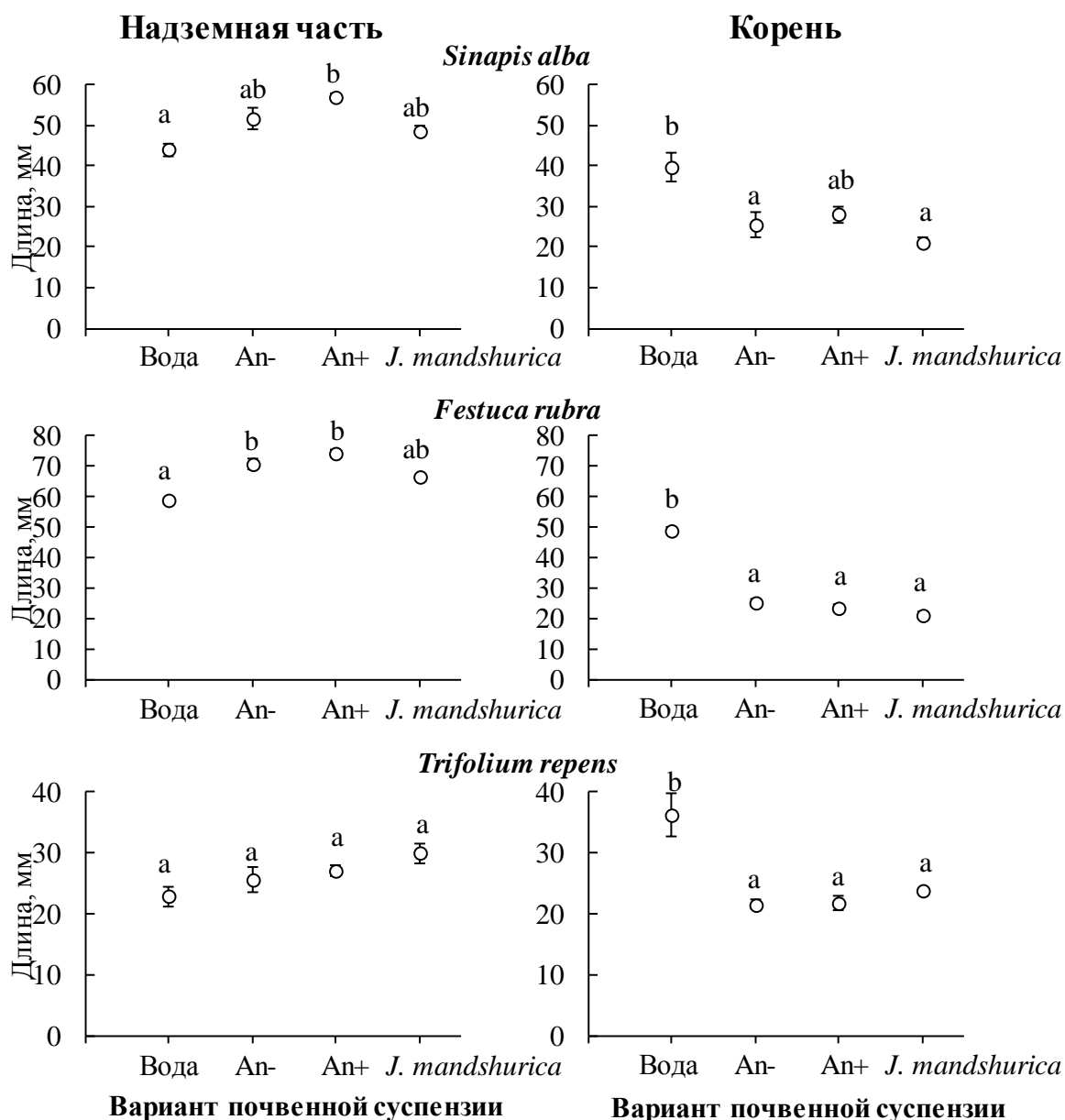
Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные значения по критерию Тьюки (при $P < 0.05$)

Рисунок 24 – Средняя выживаемость при проращивании семян на разных вариантах почвенных суспензий в 2022 г.

Средняя длина надземной части *S. alba* была наибольшей на вытяжках почв из сообществ с доминированием клена (57 ± 1) мм, в контрольных вариантах «An–» (52 ± 3) мм, в варианте «*J. mandshurica*» (49 ± 1) мм. Минимальная длина отмечена на дистиллированной воде (44 ± 2) мм. Для *S. alba* различия по фактору «вариант суспензии» значимы ($F_{(3; 20)} = 4.78$; $P = 0.0114$). Средняя длина надземной части *F. rubra* была наибольшей на вытяжках почв из сообществ с доминированием клена (74 ± 1) мм, в контрольных вариантах «An–» 71 ± 2 мм, на вытяжках *J. mandshurica* (67 ± 1) мм, наименьшая длина отмечена на дистиллированной воде (59 ± 1) мм. Для *F. rubra* различия

по фактору «вариант суспензии» значимы ($F_{(3; 20)} = 10.30$; $P=0.0003$). Различия средней длины надземной части *T. repens* по фактору «вариант суспензии» не значимы ($F_{(3; 20)} = 1.34$; $P=0.2888$). По критерию Тьюки все варианты составляют гомогенную группу.

Корни растений к концу эксперимента были наибольшей длины в вариантах с дистиллированной водой (для фактора «вариант суспензии» $F_{(3; 60)} = 33.24$; $P<0.0001$; различия по парному критерию Тьюки от всех остальных вариантов $P<0.05$). Для длины корней *S. alba* значимы различия по фактору «вариант суспензии» ($F_{(3; 20)} = 3.55$; $P=0.0328$) (Рисунок 25).



Вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные значения по критерию Тьюки (при $P<0.05$)

Рисунок 25 – Средняя длина надземной части и корня растений-реципиентов при проращивании семян на разных вариантах почвенных суспензий в 2022 г.

Средняя длина корней у *S. alba* была наибольшей на дистиллированной воде (40 ± 4 мм), меньше – на суспензии почв из сообществ с кленом (28 ± 2 мм) и в контрольных вариантах «An–» (25 ± 3 мм). Минимальная длина отмечена на вытяжках почв из-под *J. mandshurica* (21 ± 1 мм).

Средняя длина корней у *F. rubra* была наибольшей на дистиллированной воде (49 ± 1 мм), и ниже – в контрольных вариантах «An–» (25 ± 1 мм), на вытяжках почв из сообществ с кленом (23 ± 1 мм). Минимальная длина отмечена на суспензиях почв из-под *J. mandshurica* (21 ± 1 мм). Для *F. rubra* различия по фактору «вариант суспензии» значимы ($F_{(3; 20)} = 63.53$; $P < 0.0001$). По критерию Тьюки эти различия были значимы между водой (наибольшая длина) и всеми остальными вариантами ($P < 0.01$).

Средняя длина корней у *T. repens* была наибольшей на дистиллированной воде (36 ± 4 мм), ниже – на вытяжках почв из-под *J. mandshurica* (24 ± 1 мм), еще ниже – в контрольных вариантах «An–» (22 ± 1 мм) и на вытяжках почв из сообществ с доминированием клена (22 ± 1 мм). Для *T. repens* различия по фактору «вариант суспензии» значимы ($F_{(3; 20)} = 18.26$; $P < 0.0000$). По критерию Тьюки эти различия были между водой (наибольшая длина) и всеми остальными вариантами ($P < 0.01$).

Таким образом, водные суспензии почв из сообществ с доминированием инвазионного *A. negundo* в эксперименте 2022 г. не показали значительного влияния на выживаемость всходов растений-реципиентов. В целом, длина надземной части всходов была меньше при выращивании на дистиллированной воде. Ни почвы под *A. negundo*, ни почвы под *J. mandshurica* значительно не влияли на этот показатель. Длина корней была наибольшей в варианте с дистиллированной водой, что отражает большую нагрузку на корни в отсутствие питательных веществ при выращивании на воде в отличие от суспензий почв. Ни выживаемость, ни морфологические параметры растений при развитии на суспензии почв из сообществ с доминированием *A. negundo* не были минимальными, по сравнению с другими вытяжками. Такие результаты отчасти могут быть обусловлены условиями длительного хранения почвы. Сбор образцов был проведен осенью 2021 г., зимой они хранились в ящиках под открытым небом и весной 2022 г. были использованы для приготовления суспензий. Мы предполагали, что хранение почв в отсутствие воздействия инвазионного *A. negundo* поможет смоделировать ситуацию, возникающую после удаления биомассы клена с территории. Результаты позволяют предполагать, что способность к восстановлению растительных сообществ, трансформированных *A. negundo*, вероятно, качественно не отличается от способности к восстановлению сообществ, нарушенных в силу иных причин. Также это подтверждается несильным влиянием *A. negundo* на почвенный банк семян [Веселкин и др., 2018].

Следовательно, существование длительных аллелопатических эффектов, передающихся через почву, для *A. negundo* маловероятно.

5.2 Вегетационные эксперименты

Большинство исследований по изучению plant-soil feedback проводятся в тепличных условиях методами вегетационного эксперимента (92% по данным мета-анализа Kulmatiski et al., 2008). Эти исследования дают более отрицательные результаты, чем в эксперименты в полевых условиях. Однако маловероятно, что опубликованные данные переоценивают важность обратных связей растение-почва по сравнению с другими факторами роста растений, поскольку вегетационные эксперименты часто рассматривались и в других мета-анализах [Levine et al., 2004; Morris et al., 2007]. Поэтому размер и направление таких связей подтверждают гипотезу о том, что они являются реальным механизмом, способствующим сосуществованию и разнообразию растений [Bever et al., 1997]. В экспериментах обычно используют почвы, в которых интересующие исследователей виды произрастали ранее, или почвы из определенного сообщества, как правило, с доминированием взрослых растений и, чаще всего, собранные в полевых условиях [Suding et al., 2004]. В метаанализе 2017 г. отмечено, что особое внимание в экспериментах такого дизайна следует обратить на специфические воздействия на арбускулярные микоризные грибы [Delavaux et al., 2017]. Провели два вегетационных тепличных эксперимента в 2016 и 2018 гг.

5.2.1 Влияние почв из сообществ с доминированием *Acer negundo* в сравнении с почвами из сообществ с доминированием других растений на развитие *Festuca rubra*

Представление об обратных взаимодействиях между растениями и почвой (plant-soil feedback: Bever, 1994; Klironomos, 2002) учитывает влияние растений на такие свойства почв, которые, в свою очередь, важны для растений.

Механизмы регуляция растительных инвазий путем plant-soil feedback разнообразны [Klironomos, 2002; Callaway et al., 2004; Anacker et al., 2014; Brouwer et al., 2015]. Возможны прямые аллелопатические эффекты со стороны инвазионных растений на местные [Call, Nilsen, 2005; Dorning, Cipollini, 2006; Kumar, Bais, 2010; Cipollini et al., 2012; Nielsen et al., 2015; Gruntman et al., 2017]. Не единичны также примеры влияния инвазионных растений на почвенные организмы [Callaway et al., 2004; Stinson et al., 2006; Glushakova et al., 2015, 2016; Brouwer et al., 2015].

Мы экспериментально исследовали степень благоприятности почв из сообществ инвазионного *A. negundo* для развития аборигенных растений при устранении конкурентных и средообразующих воздействий со стороны вегетирующих деревьев *A.*

negundo. Изучены особенности обратных связей растение-почва, которые могут быть важны для конкурентного успеха инвазионного дерева. Цель работы: оценить влияние почв из сообществ с доминированием *A. negundo* в сравнении с почвами из сообществ с доминированием других растений на развитие *Festuca rubra*. Проверяемые гипотезы состояли в том, что при развитии *F. rubra* на почве из сообществ с доминированием *A. negundo* доля проросших семян, масса всходов и микоризообразование у местного вида снижаются.

Схема эксперимента 2016 г.: 7 вариантов (An+ (почвы из сообществ с доминированием клена с трех участков: Базовый, Проезжая, Селькоровская); An- (почвы из сообществ без клена: Базовый, Проезжая, Селькоровская); загородный луг) × 1 вид растения-реципиента (*F. rubra*) × 3 повторности = 21 сосуд. По этой схеме провели эксперимент 13.07.2016–01.09.2016, продолжительность эксперимента – 50 суток. Число всходов подсчитывали на 6-е и 10-е сутки.

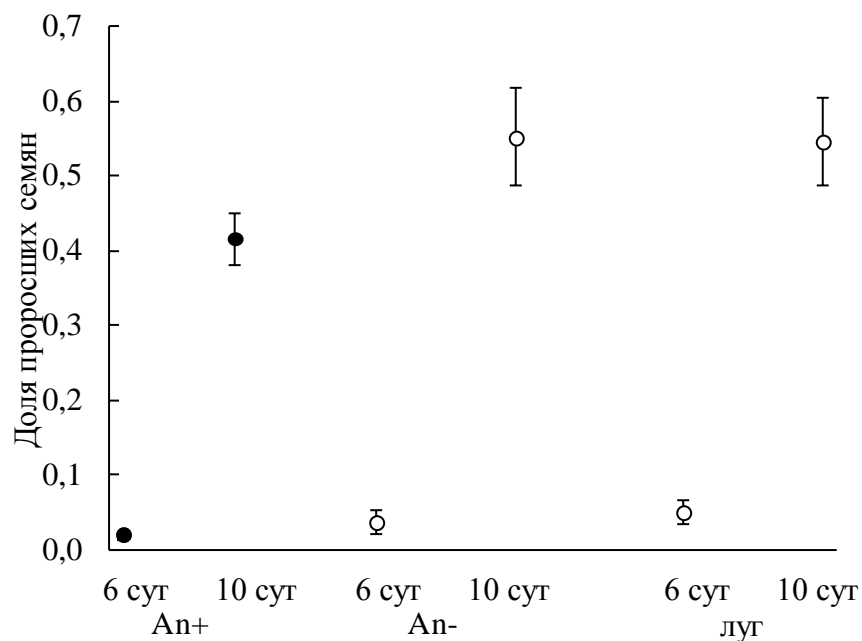
Здесь и далее при обсуждении результатов вегетационных экспериментов рассмотрены два сравнения:

- внутри городских участков, местообитания с доминированием клена и без, выполненное с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (факторами были: участки – три городских участка; местообитания – с кленом или без);

- между загородным и всеми городскими участками, выполненное однофакторным дисперсионным анализом (фактор: группы участков – городские и загородный).

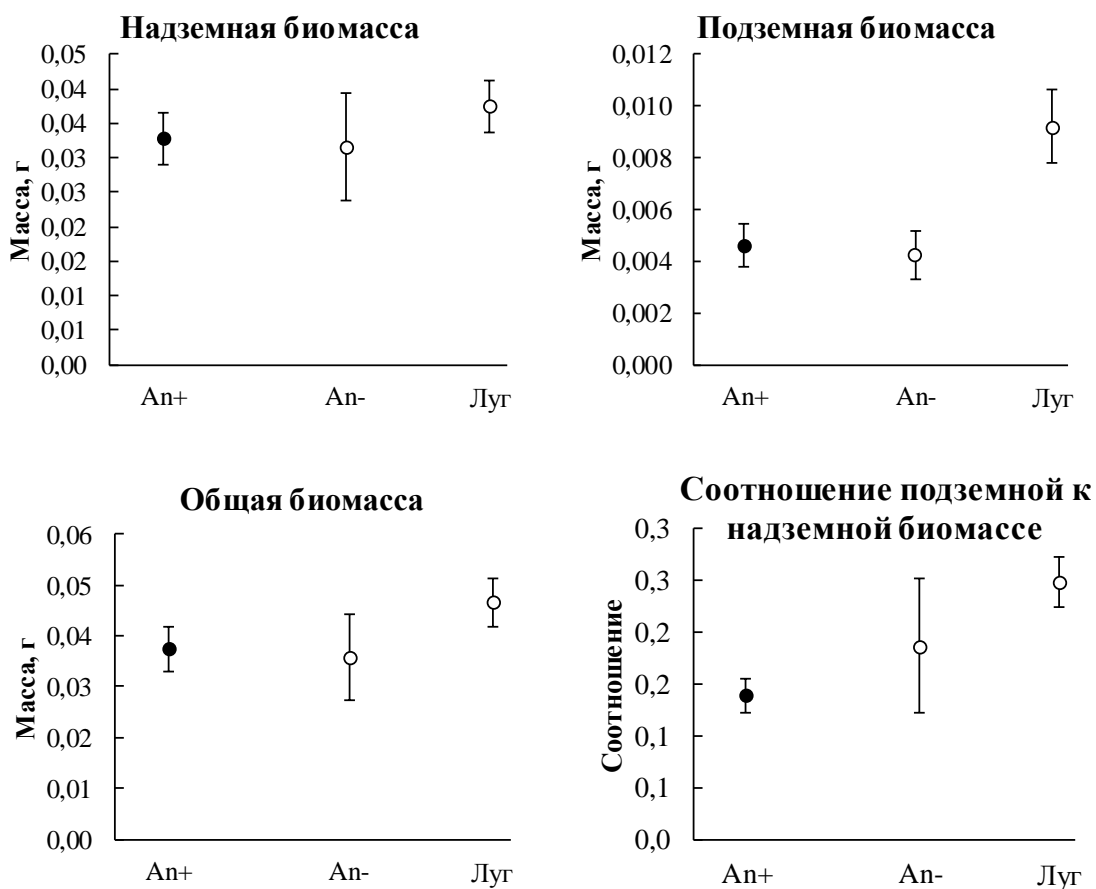
Семена *F. rubra* несколько хуже прорастали на почве из куртин инвазионного клена (Рисунок 26). И на 6-е, и на 10-е сутки наибольшая доля проросших семян была в вариантах без инвазионного клена (0.04 ± 0.02 и 0.55 ± 0.06 , соответственно). Различия для фактора «вариант опыта» в трехфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вариант опыта, тур учета) значимы ($F_{(1; 24)}=5.23$; $P=0.0313$). На почве из городских участков семена *F. rubra* прорастали так же, как и на загородном участке. Различия для главного эффекта «урбанизация» в двухфакторном ANOVA (все участки; факторы: урбанизация – городские или загородные участки, тур учета) были незначимы ($F_{(1; 38)}=1.36$; $P=0.2504$).

Общая масса всходов *F. rubra* в конце эксперимента не различалась в зависимости от того, выращивались ли они на почвах из-под клена или без него (Рисунок 27). Наибольший размах массы – 0.015–0.067 г – был в вариантах, контрольных к куртинам клена. Различия для фактора «вариант опыта» в двухфакторном ANOVA (факторы: участок, вариант опыта) отсутствовали ($F_{(1; 12)}=1.96$; $P=0.1867$).



Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

Рисунок 26 – Доля проросших семян *Festuca rubra* при выращивании на почвах из местообитаний с *Acer negundo* и без него в вегетационном эксперименте 2016 г.



Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

Рисунок 27 – Масса всходов *Festuca rubra* при выращивании на почвах из местообитаний с *Acer negundo* и без него в вегетационном эксперименте 2016 г.

Масса также не продемонстрировала связи со степенью урбанизации местообитания, поскольку различия между городскими участками и загородным лугом также были незначимы: для фактора «урбанизация» в однофакторном ANOVA $F_{(1; 19)}=0.79$; $P=0.3859$.

Надземная масса всходов *F. rubra* значимо не различалась в зависимости от доминирования клена в местообитании, из которого отбирали почву (Рисунок 27; $F_{(1; 12)}=2.52$; $P=0.1381$). Также не выявлено связи между массой надземных частей всходов и степенью урбанизации местообитания ($F_{(1; 19)}=0.36$; $P=0.5539$). Подземная масса всходов *F. rubra* также не изменялась в зависимости от доминирования клена в местообитании, из которого отбирали почву ($F_{(2; 12)}=1.30$; $P=0.3077$). Однако на почвах загородного луга масса подземных частей была значимо больше ($F_{(1; 19)}=5.52$; $P=0.0297$).

Соотношение между подземной и надземной массами всходов также не различалось между вариантами с кленом и без него. Наибольший размах средних значений этого соотношения отмечен в варианте без инвазионного клена (0.103–0.334). Для фактора «вариант опыта» в двухфакторном ANOVA $F_{(1; 12)}=0.01$; $P=0.9298$. Но соотношение подземной массы к надземной было выше у всходов, выращенных на почве загородного луга (Рисунок 27; $F_{(1; 19)}=6.70$; $P=0.0180$).

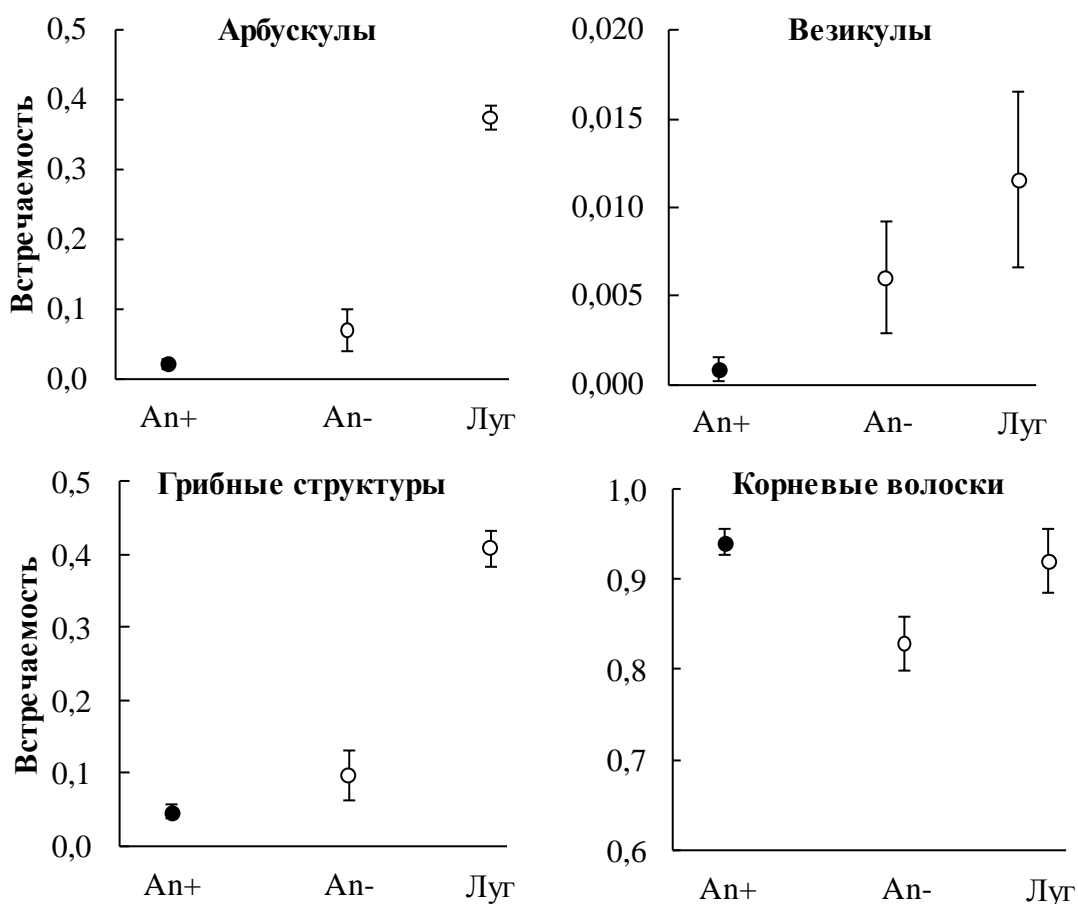
Далее рассмотрим микоризу и корневые волоски. Встречаемость всех грибных структур арбускулярной микоризы (гиф, арбускул и везикул) в корнях *F. rubra* в среднем составила 0.05 ± 0.01 (An+), 0.10 ± 0.03 (An-) и 0.41 ± 0.02 (луг). Этот показатель не отличался в зависимости от доминирования клена в местообитании; в двухфакторном ANOVA (только городские участки, факторы: участок, вариант опыта) отсутствовали различия по фактору «вариант опыта» ($F_{(1; 12)}=3.78$; $P=0.0756$) (Рисунок 28).

Но встречаемость грибных структур была ниже при выращивании на почвах городских участков (0.07 ± 0.02), чем на почвах загородного луга (0.41 ± 0.02) ($F_{(1; 19)}=31.54$; $P<0.0001$).

При отдельном рассмотрении встречаемости арбускул и везикул установлена специфика их образования в связи с доминированием *A. negundo* в местообитании. В целом, встречаемость арбускул у *F. rubra* была значимо меньше при выращивании на почве из сообществ с доминированием инвазионного клена ($F_{(1; 12)}=9.30$; $P=0.0101$) и ниже на почвах антропогенно нарушенных городских участков ($F_{(1; 19)}=32.45$; $P<0.0001$). По критерию Тьюки попарные различия значимы между всеми вариантами: между An+ и An- ($P=0.0162$); между An+ и луг ($P=0.0002$); между An- и луг ($P=0.0002$).

Встречаемость везикул в корнях в местообитаниях с инвазионным кленом была ниже (хотя и на пределе значимости), чем в контрольных местообитаниях без

инвазионного вида ($F_{(1; 12)}=4.97$; $P=0.0456$). На почве загородного луга встречаемость везикул была выше, чем на почвах городских участков ($F_{(1; 19)}=5.20$; $P=0.0342$). По критерию Тьюки попарные различия значимы между вариантами An+ и луг ($P=0.0085$).



Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)
Рисунок 28 – Встречаемость структур арбускулярной микоризы у *Festuca rubra* в вегетационном эксперименте 2016 г.

Встречаемость корневых волосков при выращивании на почве из куртин *A. negundo* была 0.94–0.95. На почве из местообитаний без преобладания клена встречаемость корневых волосков составляла 0.73–0.89. Следовательно, корневые волоски у растений, росших в почвах из сообществ с *A. negundo*, наблюдались значимо чаще, чем при выращивании растений на почве из местообитаний без клена ясенелистного ($F_{(1; 12)}=14.98$; $P=0.0022$). Различие во встречаемости корневых волосков между загородным и городскими участками было незначимо ($F_{(1; 19)}=0.41$; $P=0.5300$).

Таким образом, в 2016 г. при экспериментальной проверке гипотезы о влиянии инвазионного *A. negundo* на развитие *F. rubra* значимые отклики установлены не для всех характеристик состояния местного вида.¹ Масса всходов *F. rubra* не изменялась в

¹ В вегетационных экспериментах 2016 и 2018 гг. также было проанализировано микоризообразование *Trifolium repens*, однако эти результаты получены полностью Екшибаровым Е. Д., поэтому не включены в

зависимости от доминирования инвазионного клена в месте отбора почвы. Установлено небольшое снижение доли проросших семян на почве под куртинами клена. Но на почве из сообществ с доминированием *A. negundo* в корнях овсяницы уменьшалась встречаемость арбускулярной микоризы и увеличивалась встречаемость корневых волосков. Следовательно, из механизмов обратной связи растение-почва для *A. negundo* по результатам эксперимента 2016 г. наиболее вероятны косвенные эффекты, сопряженные с трансформацией сообществ грибов арбускулярной микоризы. Это подтверждается результатами совместного анализа микоризообразования *F. rubra* и *T. repens*, опубликованными в 2019 г., где основные установленные эффекты – уменьшение представленности АМ и увеличение обилия корневых волосков на почве из сообществ с доминированием *A. negundo* [Рафикова, Екшибаров, 2018; Веселкин и др., 2019]. Однако передающееся таким путем через почву воздействие на аборигенные травы со стороны *A. negundo* не сильное. Эти результаты свидетельствуют о возможности непрямого средообразующего влияния инвазионного *A. negundo* на местные растения, опосредованного трансформацией почвенной биоты или свойств почвы. Это в целом согласуется с опубликованными сведениями о влиянии инвазионных растений через изменения свойств почвы, в т. ч. через изменения сообществ почвенных микроорганизмов.

5.2.2 Влияние почв из сообществ с доминированием *Acer negundo* и сообществ с доминированием других растений с оценкой конспецифичных и гетероспецифичных эффектов

К обратным связям растение-почва относят прямые и косвенные аллелопатические взаимодействия. Прямые аллелопатические эффекты состоят в непосредственном, без посредников, влиянии химических веществ, выделяемых одними растениями, на другие. Непрямые аллелопатические воздействия приводят к трансформации физико-химических свойств почв под влиянием растительных выделений [Inderjit, Weiner, 2001].

Эксперименты по количественной оценке таких непрямых обратных связей растение-почва, как правило, многоэтапны [Suding et al., 2004]. Растения в первую очередь влияют на состав почвенного сообщества, что называется кондиционированием (обработкой) почвы. Поскольку в эксперименте 2016 г. основным установленный эффект был связан с угнетением формирования арбускулярной микоризы на почвах из сообществ

настоящую работу. Результаты анализа микоризообразования *Festuca rubra* и *Trifolium repens* были опубликованы в сборнике молодежной конференции и в «Журнале общей биологии» [Рафикова, Екшибаров, 2018; Веселкин и др., 2019].

с доминированием *A. negundo*, этот эффект специально проверяли в эксперименте 2018 г. Эксперимент 2018 г. должен был позволить исследовать эффекты путем оценки реакции роста растений на конспецифичную (внутривидовую) и гетероспецифичную (межвидовую) почву. Поэтому в вегетационном эксперименте 2018 г. одним из растений-реципиентов выступал сам *A. negundo*, что позволило оценить его конспецифичные обратные связи.

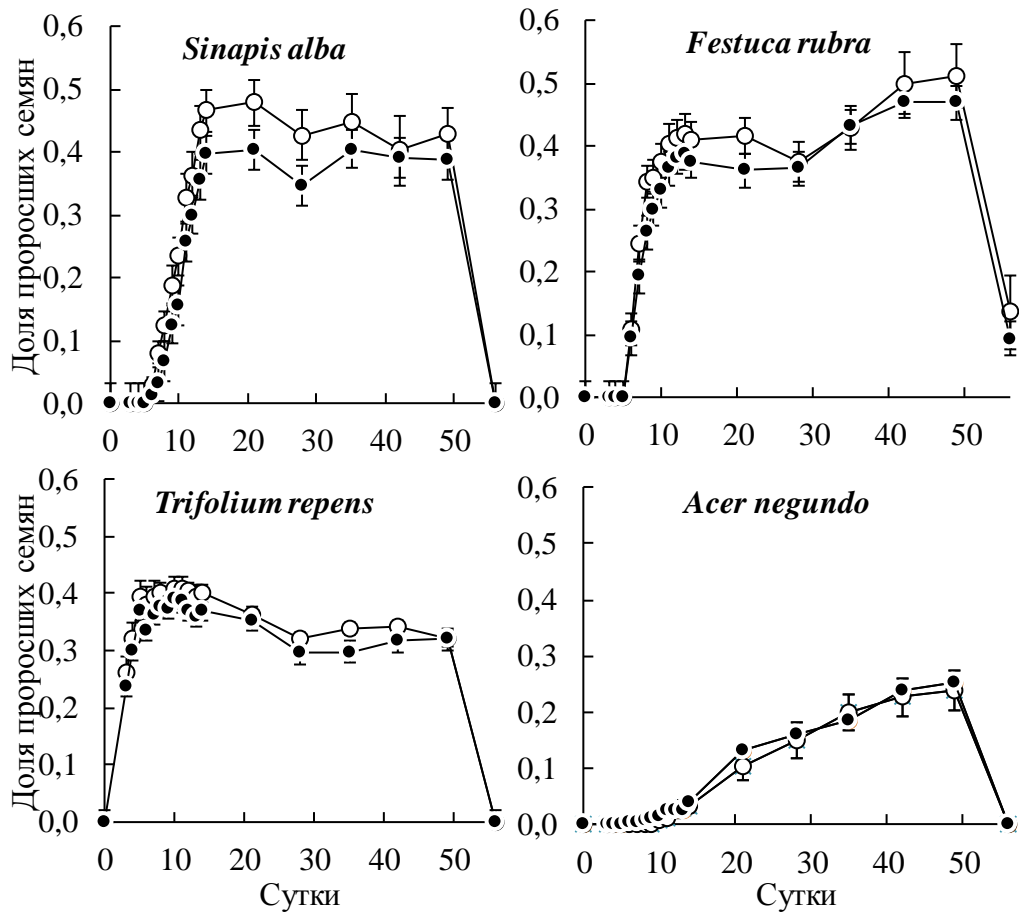
Схема эксперимента 2018 г.: 9 вариантов (A_{n+} (почвы из сообществ с доминированием клена с трех участков: Селькоровская, Базовый, Кольцово), A_{n-} (почвы из сообществ без клена: Селькоровская, Базовый, Кольцово, Юго-Западный лесопарк), загородный луг, лес) \times 4 вида растения-реципиента (*F. rubra*, *T. repens*, *P. sylvestris*, *A. negundo*) \times 2 повторности = 72 сосуда. По этой схеме провели эксперимент 13.07.2018–07.09.2018, продолжительность эксперимента – 56 суток. Число всходов подсчитывали в период с 3 по 14 сутки ежедневно, затем еженедельно до конца эксперимента.

В среднем, доля проросших семян на почве из куртин инвазионного клена и в контрольных вариантах не различалась. Стоит отметить массовое отмирание всходов к концу эксперимента (Рисунок 29). В четырехфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вариант опыта, тур учета, вид растения-реципиента) значимость различий для фактора «вариант опыта» была $F_{(1; 432)}=2.37$; $P=0.1244$.

Это подтверждается и при анализе данных для каждого вида в отдельности: *T. repens* ($F_{(1; 108)}=0.98$; $P=0.3256$); *S. alba* ($F_{(1; 108)}=0.06$; $P=0.8128$). Проростки *A. negundo* одинаково всходили в почвах из его собственных зарослей и на других участках ($F_{(1; 108)}=0.76$; $P=0.3850$). Только у *F. rubra* доля проросших семян была значимо ниже на почве из сообществ с доминированием клена ($F_{(1; 108)}=6.60$; $P=0.0116$).

На почве из городских участков семена прорастали хуже, чем на загородных. Различия для фактора «урбанизация» в трехфакторном ANOVA (все участки; факторы: урбанизация – городские или загородные участки, тур учета, вид растения-реципиента) были значимы ($F_{(1; 1152)}=8.35$; $P=0.0039$).

У разных модельных видов средняя доля проросших семян за весь эксперимент различалась. Если рассматривать все участки, то наиболее высокая доля проросших семян была у *T. repens* (0.34 ± 0.01); ниже у *F. rubra* (0.29 ± 0.01) и *S. alba* (0.23 ± 0.02); самая низкая – у *A. negundo* (0.06 ± 0.01). Значимость различий для фактора «вид растения-реципиента» в однофакторном ANOVA составляла $F_{(3; 1292)}=187.78$; $P<0.0001$. Различия для фактора «вид растения-реципиента» в двухфакторном ANOVA (только городские участки, тур учета, вид растения-реципиента) $F_{(3; 432)}=530.05$; $P<0.0001$.



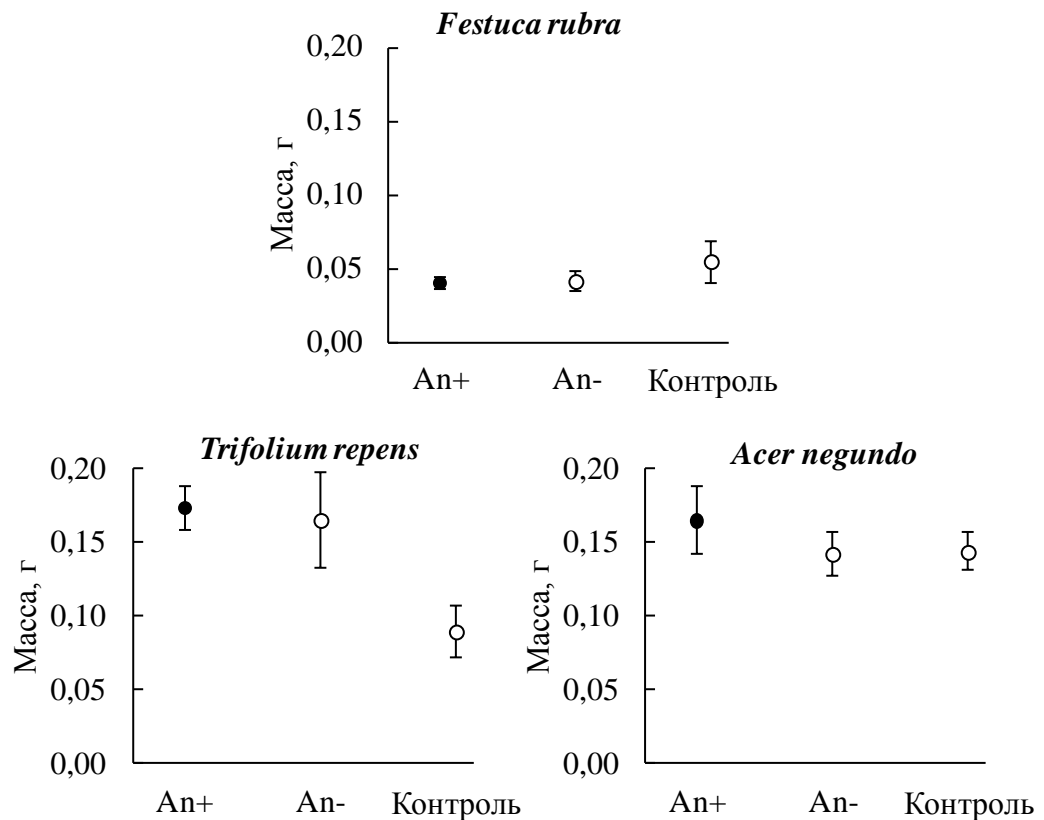
Черные точки – местообитания с доминированием *Acer negundo*; белые точки – местообитания с доминированием других видов деревьев; точки – среднее, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

Рисунок 29 – Доля проросших семян растений-реципиентов при выращивании на почвах из местообитаний с *Acer negundo* и без него в вегетационном эксперименте 2018 г.

Общая масса всходов *F. rubra* в среднем составляла 0.0439 ± 0.0046 г, *T. repens* – 0.1501 ± 0.0170 г, *A. negundo* – 0.1486 ± 0.0098 г. Масса не различалась в зависимости от того, выращивались ли растения на почвах из-под клена или без него. Различия для фактора «вариант опыта» в трехфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вид растения-реципиента, вариант опыта) отсутствовали ($F_{(1; 17)}=0.05$; $P=0.8320$). При анализе каждого вида в отдельности различия также отсутствовали (двухфакторный ANOVA; только городские участки; факторы: участок, вариант опыта) для *F. rubra* ($F_{(1; 6)}=0.12$; $P=0.7365$), *T. repens* ($F_{(1; 6)}=0.11$; $P=0.7506$), *A. negundo* ($F_{(1; 5)}=0.19$; $P=0.6827$) (Рисунок 30).

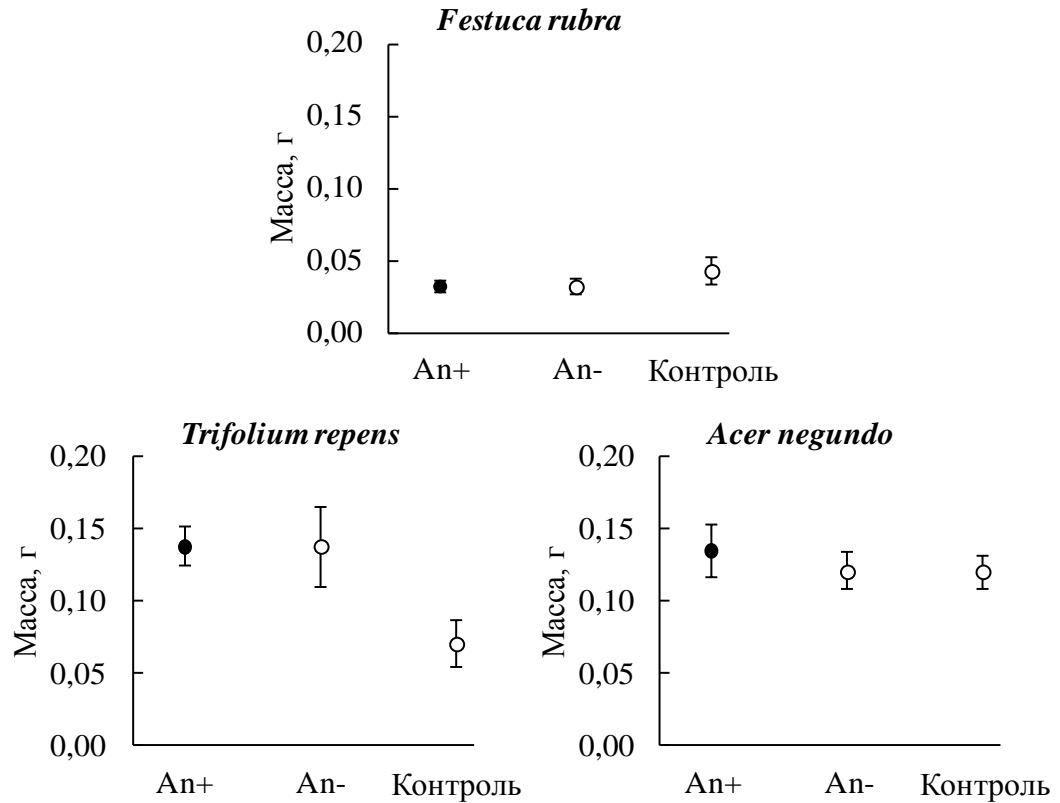
Масса также не продемонстрировала связи со степенью урбанизации местообитания, поскольку различия между городскими участками и загородными также были незначимы: для фактора «урбанизация» в двухфакторном ANOVA (все участки; факторы: вид растения-реципиента, урбанизация) $F_{(1; 47)}=0.98$; $P=0.3280$. Это подтверждается и при анализе каждого вида по отдельности. У *F. rubra* в среднем масса

всходов в вариантах городских местообитаний составляла 0.0408 ± 0.0043 г, а на почвах загородных местообитаний – 0.0546 ± 0.0141 г, значимость различий составила $F_{(1; 16)}=1.01$; $P=0.3311$. У *A. negundo* масса всходов в вариантах городских местообитаний составляла 0.1503 ± 0.0125 г, на почвах загородных местообитаний – 0.1432 ± 0.0126 г; значимых различий также не обнаружено ($F_{(1; 15)}=0.01$; $P=0.9122$). Однако у *T. repens* общая масса всходов в среднем была выше на почвах из городских местообитаний (0.1677 ± 0.0189 г), чем на почвах загородных участков (0.0886 ± 0.0179 г); значимость различий $F_{(1; 16)}=7.96$; $P=0.0123$.



Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)
 Рисунок 30 – Масса всходов растений-реципиентов в вегетационном эксперименте 2018 г.

Средняя масса надземных частей всходов *F. rubra* была 0.0345 ± 0.0033 г, *T. repens* 0.1219 ± 0.0148 г, *A. negundo* 0.1241 ± 0.0081 г. Надземная масса всходов значимо не различалась в зависимости от доминирования клена в местообитании, из которого отбирали почву (Рисунок 31), в трехфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вид растения-реципиента, вариант опыта) $F_{(1; 17)}=0.01$; $P=0.9080$. Также не выявлено связи между массой надземных частей и степенью урбанизации местообитания, для фактора «урбанизация» в двухфакторном ANOVA (все участки; факторы: вид растения-реципиента, урбанизация) ($F_{(1; 47)}=1.19$; $P=0.2802$).

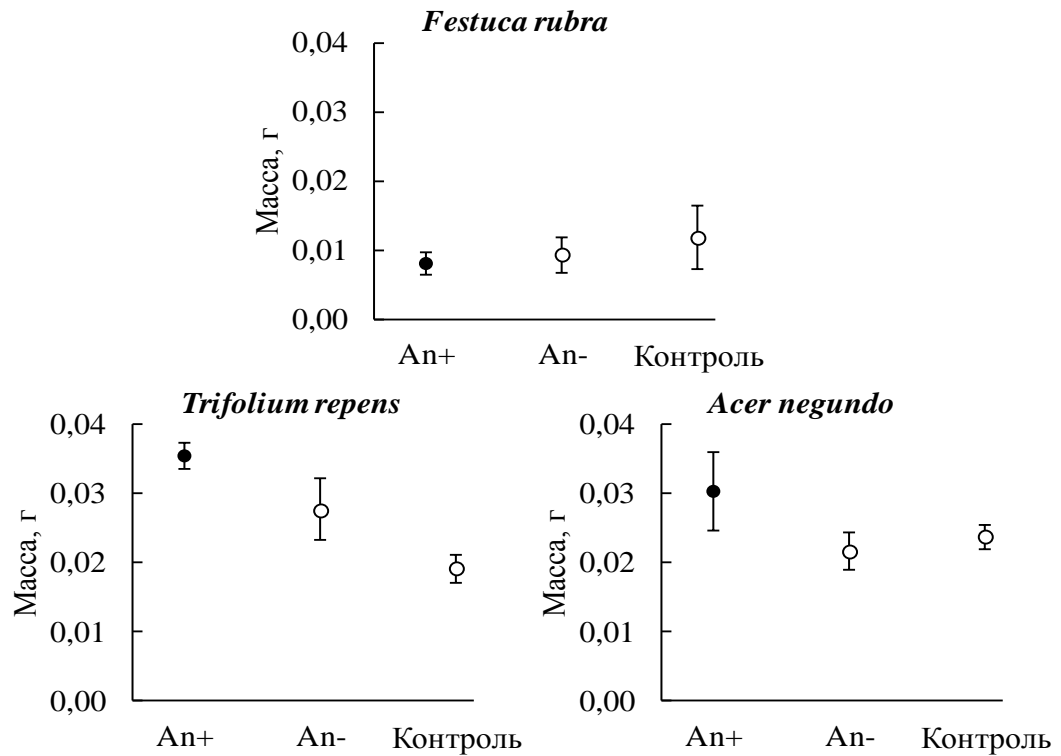


Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)
 Рисунок 31 – Надземная масса всходов растений-реципиентов в вегетационном эксперименте 2018 г.

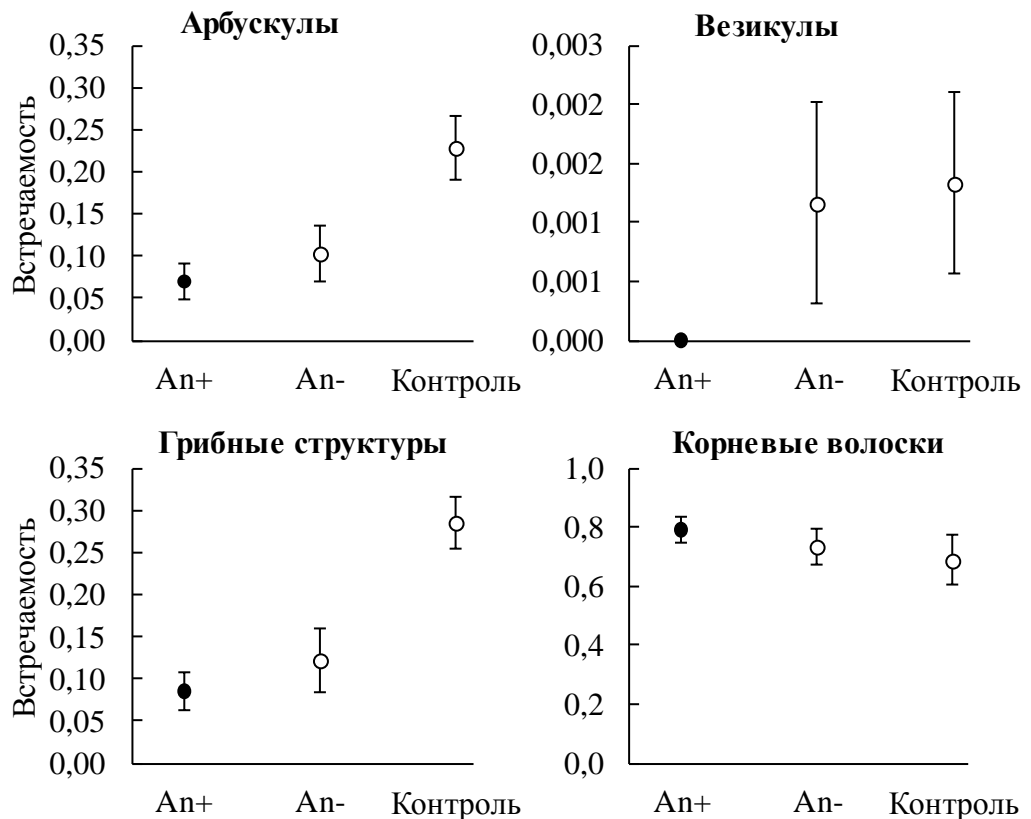
Средняя масса подземных частей всходов *F. rubra* составила 0.0094 ± 0.0016 г, *T. repens* 0.0282 ± 0.0025 г, *A. negundo* 0.0246 ± 0.0022 г. Подземная масса также не изменялась в зависимости от доминирования клена в местообитании, из которого отбирали почву (Рисунок 32; $F_{(1; 17)}=0.29$; $P=0.5970$) и в зависимости от степени его урбанизации ($F_{(1; 47)}=0.1369$; $P=0.7130$).

Соотношение между подземной и надземной массами всходов также не различалось между вариантами с кленом и без него. Для фактора «вариант опыта» в трехфакторном ANOVA $F_{(1; 17)}=0.35$; $P=0.5613$. Также соотношение подземной массы к надземной значимо не отличалось в зависимости от степени урбанизации местообитания, из которого отбирали почву ($F_{(1; 47)}=0.46$; $P=0.5001$).

Далее рассмотрим микоризу и корневые волоски. Встречаемость всех грибных структур арбускулярной микоризы (гиф, арбускул и везикул) в корнях *F. rubra* в среднем составила 0.09 ± 0.02 (An+), 0.12 ± 0.04 (An-) и 0.29 ± 0.03 (контроль). Она была ниже на почвах из местообитаний с кленом, однако эти различия статистически не подтверждены (Рисунок 33). В двухфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вариант опыта) $F_{(1; 6)}=4.83$; $P=0.0704$. Но встречаемость грибных структур была ниже на



Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)
 Рисунок 32 – Подземная масса всходов растений-реципиентов в вегетационном эксперименте 2018 г.



Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)
 Рисунок 33 – Встречаемость структур арбускулярной микоризы у *Festuca rubra* в вегетационном эксперименте 2018 г.

почвах городских участков (0.31 ± 0.04), чем на почвах контрольных к ним загородных местообитаний (0.56 ± 0.03). Для фактора «урбанизация» в однофакторном ANOVA (все участки) $F_{(1; 16)}=11.45$; $P=0.0038$. Для встречаемости арбускул установлены различия их образования в связи с доминированием *A. negundo* в местообитании. В целом, встречаемость арбускул у *F. rubra* была меньше при выращивании на почвах из-под инвазионного клена. В двухфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вариант опыта) $F_{(1; 6)}=7.49$; $P=0.0339$. Значимо снижена встречаемость арбускул на почвах городских участков. Для фактора «урбанизация» в однофакторном ANOVA (все участки) $F_{(1; 16)}=11.45$; $P=0.0038$.

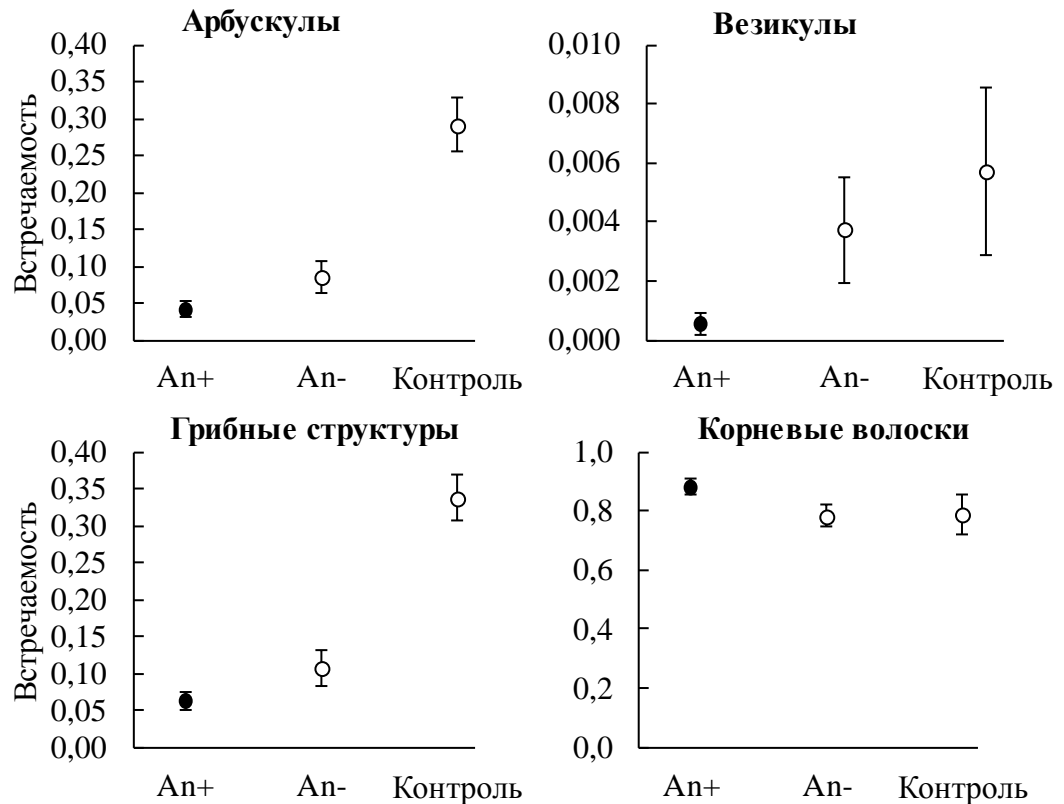
Встречаемость везикул в местообитаниях с инвазионным кленом была ниже, чем в контрольных местообитаниях без инвазионного вида, но эти отличия также незначимы. В двухфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вариант опыта) $F_{(1; 6)}=1.90$; $P=0.2169$. На почвах загородного луга встречаемость везикул была незначимо выше, чем на почвах городских участков, для фактора «урбанизация» в однофакторном ANOVA (все участки) $F_{(1; 16)}=1.23$; $P=0.2836$.

Корневые волоски в почвах из куртин *A. negundo* наблюдались чаще (0.79 ± 0.05), чем при выращивании на почве из местообитаний без доминирования клена (0.70 ± 0.08), но эти различия незначимы. В двухфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вариант опыта) $F_{(1; 16)}=0.47$; $P=0.5182$. Различия во встречаемости корневых волосков между загородным и городскими участками также были незначимы. Для фактора «урбанизация» в однофакторном ANOVA (все участки) $F_{(1; 16)}=0.67$; $P=0.4265$.

Представленные в главе материалы двух экспериментов с почвенными суспензиями и двух вегетационных экспериментов показали, что почва из сообществ с доминированием *A. negundo* мало влияет на прорастание семян растений-реципиентов и их морфологические характеристики. Доля проросших семян, выживаемость, масса и размер растений-реципиентов при выращивании на почвах из местообитаний с доминированием *A. negundo* значимо не снижались по сравнению с контролем. Таким образом, гипотеза об угнетающем влиянии почв из сообществ с доминированием *A. negundo* на раннее развитие растений не подтверждена.

Единственный установленный устойчивый результат – угнетение формирования арбускулярной микоризы при развитии растений на почве из сообществ с доминированием клена ясенелистного. Этот феномен был обнаружен в вегетационном

эксперименте 2016 г. и подтвержден в эксперименте 2018 г. Для обобщения результатов этих вегетационных экспериментов проанализировали оценки успешности микоризообразования в объединенном массиве данных за 2 года. В результате выявлено значимое снижение встречаемости всех грибных структур при развитии *F. rubra* в почвах из сообществ с доминированием клена (Рисунок 34).



Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

Рисунок 34 – Встречаемость структур арбускулярной микоризы у *Festuca rubra* при выращивании на почвах из местообитаний с *Acer negundo* и без него в вегетационных экспериментах 2016 и 2018 гг.

Встречаемость всех грибных структур арбускулярной микоризы (гиф, арбускул и везикул) в корнях *F. rubra* в среднем составила 0.06 ± 0.01 (An+), 0.11 ± 0.02 (An-) и 0.34 ± 0.03 (контроль). Она была ниже на почвах из местообитаний с кленом. В двухфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок + год, вариант опыта) значимость различий для фактора «вариант опыта» была $F_{(1; 18)}=7.11$; $P=0.0158$. Встречаемость арбускул в среднем за оба года составила 0.04 ± 0.01 (An+), 0.09 ± 0.02 (An-) и 0.29 ± 0.04 (контроль). Для встречаемости арбускул установлены различия их образования в связи с доминированием *A. negundo* в местообитании. В целом, встречаемость арбускул у *F. rubra* была меньше при выращивании на почвах из-под инвазионного клена ($F_{(1; 18)}=14.15$; $P=0.0014$). Встречаемость везикул в местообитаниях с

инвазионным кленом также была ниже, чем в контрольных местообитаниях без инвазионного вида ($F_{(1; 18)}=5.72$; $P=0.0279$). Везикулы, в целом, – редко встречающиеся у овсяницы структуры, их встречаемость в среднем за оба года составила 0.001 ± 0.000 (An+), 0.004 ± 0.002 (An–) и 0.006 ± 0.003 (контроль).

Закономерности встречаемости корневых волосков противоположны закономерностям встречаемости арбускулярной микоризы: 0.88 ± 0.03 (An+), 0.78 ± 0.03 (An–) и 0.79 ± 0.07 (контроль). Другими словами, корневые волоски у *F. rubra* в почвах из сообществ с *A. negundo* наблюдались чаще, чем при выращивании на почве из местообитаний без клена ($F_{(1; 18)}=5.66$; $P=0.0286$).

Таким образом, в сообществах с доминированием инвазионного *Acer negundo*, и, вероятно, под его влиянием, изменяются некоторые свойства почв, обусловленные состоянием почвенной биоты. Это свидетельствует о проявлении при инвазии *A. negundo* эффектов, которые можно считать частью обратных связей растение-почва. Не подтверждено, что в почвах под *A. negundo* накапливаются вещества, ингибирующие раннее развитие аборигенных трав. Следовательно, прямые, передающиеся через почву, аллелопатические эффекты со стороны *A. negundo* маловероятны. Из механизмов влияния *A. negundo* на почву наиболее вероятны косвенные, сопряженные с трансформацией сообществ почвенных организмов, прежде всего, грибов арбускулярной микоризы, но, возможно, и других групп микроорганизмов. Результаты, однако, не исключают, что для инвазии *A. negundo* могут быть важны прямые аллелопатические воздействия с осадками, просачивающимися через листовую полог или слой опада на поверхности почвы.

Результаты позволяют предполагать, что способность к восстановлению растительных сообществ, трансформированных *A. negundo*, вероятно, качественно не отличается от способности к восстановлению сообществ, нарушенных в силу иных причин. Существование длительных эффектов изменения свойств местообитаний, передающихся через трансформацию почвы, для *A. negundo* маловероятно.

Глава 6. ОЦЕНКА АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОГО ВЛИЯНИЯ *ACER NEGUNDO* НА РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ-РЕЦИПИЕНТОВ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

Всхожесть семян модельных растений – один из основных показателей для проверки гипотез об аллелопатическом воздействии. Влияние инвазионных видов на всхожесть изучается разными методами – в лабораторных биотестах в чашках Петри, тепличных и полевых экспериментах.

Эксперименты в лабораторных условиях направлены на изучение аллелопатии с помощью вытяжек из растительных тканей, которыми обрабатываются проращиваемые в чашках Петри тест-растения [Chen et al., 2013; Csiszár et al., 2013; Dorning, Cipollini, 2006; John et al., 2006; Nasir et al., 2005; Sharma et al., 2000; Tseng et al., 2003; Zhang, Fu, 2010]. Однако известны методические трудности таких биотестов [Inderjit, Dakshini, 1995; Inderjit, Weston, 2000]. Многие лабораторные биотесты не характеризуют взаимодействия в природе из-за несоответствия лабораторных условий естественным и отсутствия стандартизированных методов или критических контролей. Существует мнение, что с помощью лабораторного биоанализа нельзя продемонстрировать, что аллелопатия действительно работает в естественных условиях [Inderjit, Weston, 2000].

Следующая степень приближения к природным условиям – изучение аллелопатического влияния в тепличных экспериментах: выращивание в почвах из-под инвазионных видов [Rudgers, Orr, 2009; Веселкин и др., 2019] или совместное выращивание с инвазионным растением [Jarchow, Cook, 2009]. Доказательства гипотезы о «новом оружии» в основном получены в результате вегетационных тепличных экспериментов, однако наиболее приближены к природным условиям полевые эксперименты с выращиванием модельных растений под инвазионным видом в естественных сообществах. Такие эксперименты могут проводиться, например, путем трансплантации уже подрощенных в теплице саженцев тест-растений в трансформированное инвазионным растением сообщество [Anacker, Strauss, 2013; Cipollini et al., 2008; Cipollini, Schradin, 2011; Cole, Weltzi, 2005; Tian et al., 2007]. Но при таком дизайне теряется возможность проследить влияние инвазионного вида на прорастание – важный и уязвимый этап онтогенеза. Поэтому другой вариант предполагает вместо трансплантации тепличных саженцев посев семян тест-растений под инвазионным видом [Arroyo et al., 2018; Del Fabbro et al., 2014]. Интересно, что, учитывая наибольшую приближенность к природным условиям, в полевых экспериментах не все инвазионные

растения демонстрируют подавление прорастания семян по сравнению с местными растительными сообществами [Del Fabbro et al., 2014]. Поэтому есть предположение, что инвазионные виды выделяют аллелопатические соединения в той же степени, что и местные [Del Fabbro et al., 2014; Chobot et al., 2009]. Это показывает необходимость проведения полевых экспериментов при изучении аллелопатии как механизма инвазивности для каждого конкретного чужеродного вида.

Как правило, тепличные и полевые эксперименты не дают идентичные результаты [Nuissmer, Gandon, 2008]. Поэтому актуальна проблема выбора адекватной методики и корректной оценки экологической значимости результатов, которые дают эксперименты разного дизайна.

Таким образом, необходима проверка предположения об аллелопатическом влиянии *A. negundo* на прорастание растений-реципиентов в условиях, приближенных к природным сообществам. Цель работ, описанных в главе, проверка в полевом эксперименте гипотезы о подавлении доли проросших семян и выживаемости растений-реципиентов в сообществах с доминированием инвазионного *A. negundo* по сравнению с сообществами с доминированием других деревьев. Полученные результаты опубликованы в сборнике тезисов Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге [Рафикова, 2022], конференции «Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель» [Рафикова, Веселкин, 2022], конференции молодых ученых «Экология: гипотезы, факты, модели» [Рафикова, 2022a], сборнике международной конференции «Проблемы антропогенной трансформации природной среды» [Рафикова, Дубровин, 2019].

6.1 Развитие растений-реципиентов в сообществах с доминированием *Acer negundo* и в сообществах с доминированием других деревьев с оценкой конспецифичных и гетероспецифичных эффектов

В лабораторных экспериментах условия (концентрация и воздействие аллелопатических соединений, а также отсутствие почвы и микроорганизмов) отличаются от встречающихся в природе [Inderjit, Weston, 2000]. Следовательно, необходимы полевые эксперименты, чтобы определить значение аллелопатии в естественных условиях. Методы, необходимые для оценки аллелопатического вмешательства в естественных условиях, являются сложными для практического применения [Inderjit, Callaway; 2003]. Кроме того, большинство из немногих полевых исследований по аллелопатии были выполнено в управляемых экосистемах [Kulmatiski, 2011; Li et al., 2016; Zhang et al., 2016] или сообщества инвазионных видов растений [Cipollini et al., 2008; Gómez-Aparicio,

Canham, 2008; Del Fabbro et al., 2013], в то время как практически нет исследований, сосредоточенных на природных растительных сообществах.

Провели полевой эксперимент с проращиванием семян растений-реципиентов (включая сам *A. negundo*) в условиях природных сообществ. В качестве контроля были взяты наиболее близкие сообщества без *A. negundo*, с учетом того, что такими же могли бы быть и сообщества с кленом, если бы не его инвазия. Цель – в полевом эксперименте проверить гипотезу о снижении доли проросших семян и выживаемости растений-реципиентов в сообществах с доминированием инвазионного *A. negundo* по сравнению с сообществами с доминированием других деревьев с оценкой конспецифичных и гетероспецифичных эффектов.

Схема эксперимента 2019 г.: 10 участков по 2 варианта (An+: 2 участка в Ботаническом саду УрО РАН, 1 участок в ЦПКиО им. Маяковского, 2 участка в Юго-Западном лесопарке; An–: 2 участка в Ботаническом саду УрО РАН, 1 участок в ЦПКиО им. Маяковского, 2 участка в Юго-Западном лесопарке) × 4 вида растений-реципиентов (*F. rubra*, *S. alba*, *P. sylvestris*, *A. negundo*) × 2 повторности = 80 засеянных квадратов. По этой схеме провели эксперимент 04.07.2019–09.08.2019 г. Число всходов подсчитывали на 3, 5, 6, 7, 10, 14, 15, 22, 29 и 36 сут. Продолжительность эксперимента – 36 сут.

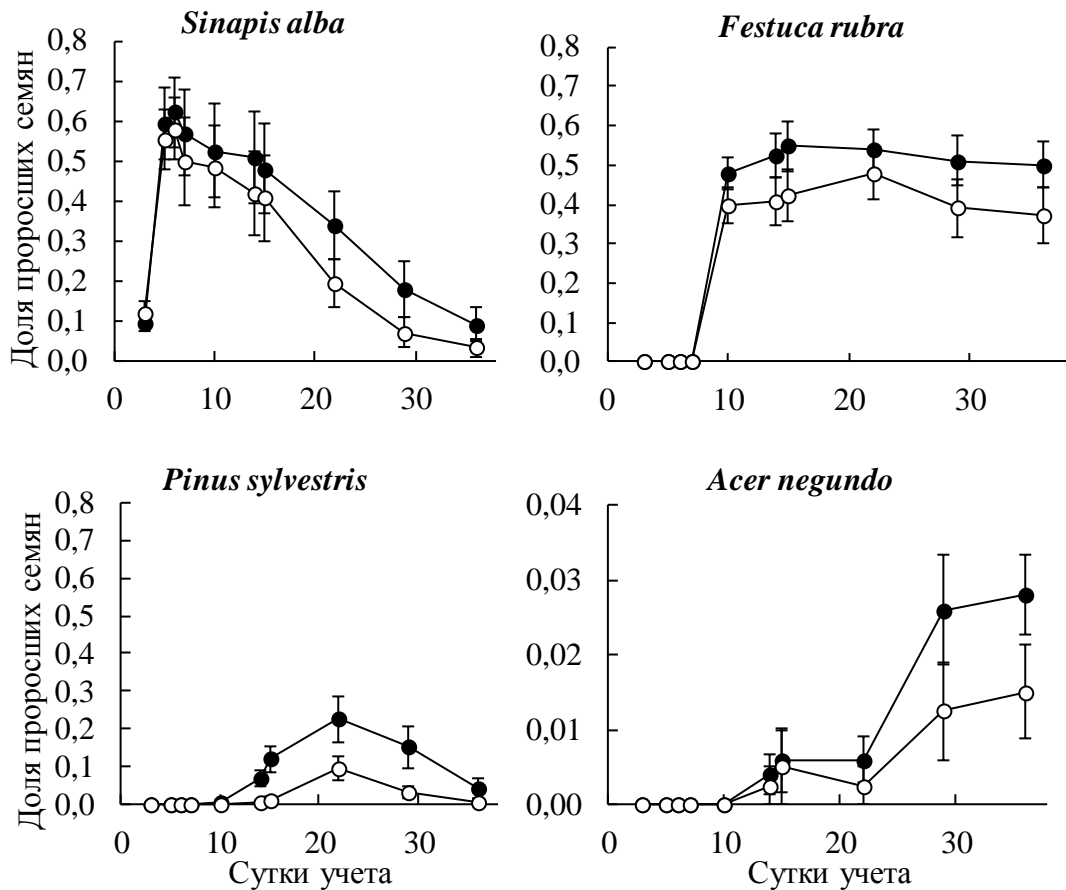
В настоящем разделе доля проросших семян – это среднее число зарегистрированных за все сутки учета всходов, отнесенное к числу посеянных семян. Для того, чтобы более наглядно охарактеризовать особенности прорастания семян разных видов в разных условиях, дополнительно к средней доле проросших семян приводится максимальная зарегистрированная доля проросших семян.

Доля проросших семян модельных видов оказалась выше в сообществах инвазионного *A. negundo* (Рисунок 35). В трехфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта; вид растения-реципиента; тур учета) значимость различий для фактора «вариант опыта» была $F_{(1; 696)}=19.30$; $P=0.0001$.

У разных модельных видов средняя доля проросших семян различалась. В среднем наиболее высокая доля была у *S. alba* (0.37 ± 0.02); ниже у *F. rubra* (0.27 ± 0.02) и *P. sylvestris* (0.04 ± 0.01); самая низкая – у *A. negundo* (0.01 ± 0.00). Значимость различий для фактора «вид растения-реципиента» составляла $F_{(3; 696)}=340.04$; $P<0.0001$. Максимальная доля проросших семян составила 0.90 у *S. alba*; 0.79 у *F. rubra*, 0.58 у *P. sylvestris* и 0.06 у *A. negundo*.

При анализе средней доли проросших семян каждого вида отдельно (двухфакторный ANOVA; факторы: вариант опыта; тур учета) заметна видоспецифичная динамика прорастания. Раньше всего начала всходить *S. alba*, максимальное число

всходов у нее было на 6 сут, а затем их число уменьшалось с каждым туром ($F_{(9; 180)}=12.18$; $P<0.0001$). Появление первых всходов *A. negundo* отмечено на 14 сут, с последующим увеличением числа всходов ($F_{(9; 168)}=13.43$; $P<0.0001$). Важно, что у каждого вида значения доли проросших семян были выше в сообществах с доминированием *A. negundo*. Эти различия были незначимы для *S. alba* ($F_{(1; 180)}=2.54$; $P=0.1130$), но значимы для других модельных видов: *F. rubra* – $F_{(1; 174)}=9.54$; $P=0.0023$; *P. sylvestris* – $F_{(1; 174)}=27.05$; $P<0.0001$; *A. negundo* – $F_{(1; 168)}=5.58$; $P=0.0193$.



Черные точки – местообитания с доминированием *Acer negundo*; белые точки – местообитания с доминированием других видов деревьев; точки – среднее, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

Рисунок 35 – Доля проросших семян *Sinapis alba*, *Festuca rubra*, *Pinus sylvestris* и *Acer negundo* в полевом эксперименте 2019 г.

Выживаемость – это доля растений, оставшихся к моменту окончания учета, от высеянных семян. Самая высокая выживаемость отмечена у *F. rubra* (0.42 ± 0.05), ниже она была у *S. alba* (0.06 ± 0.02) и *A. negundo* (0.02 ± 0.00), самое низкое число сохранившихся всходов отмечено у *P. sylvestris* (0.02 ± 0.01) (фактор «вид растения-реципиента», $F_{(3; 68)}=57.61$; $P<0.0001$).

Для всех модельных видов выживаемость на 36 сут была выше в сообществах с доминированием *A. negundo*. В среднем выживаемость под кленом составила 0.17 ± 0.04 , а

в контрольных сообществах 0.10 ± 0.03 . В двухфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта; вид растения-реципиента) значимость различий для фактора «вариант опыта» была $F_{(1; 68)}=6.42$; $P=0.0136$. Если рассматривать каждый вид отдельно, тенденция более высокой выживаемости под *A. negundo* сохраняется, однако различия между вариантами становятся статистически незначимыми (однофакторный ANOVA, фактор «вариант опыта»): *S. alba* ($F_{(1; 18)}=1.08$; $P=0.3122$); *F. rubra* ($F_{(1; 17)}=2.22$; $P=0.15150$); *P. sylvestris* ($F_{(1; 17)}=1.81$; $P=0.1963$); *A. negundo* ($F_{(1; 16)}=3.43$; $P=0.0824$).

Таким образом, в 2019 г. в полевом эксперименте была проверена гипотеза о снижении доли проросших семян растений-реципиентов в сообществах с доминированием инвазионного *A. negundo*. Несмотря на видоспецифичную динамику появления всходов, доля проросших семян у всех растений-реципиентов была выше при выращивании на почвах из-под инвазионного вида. Это подтверждается как при совместном анализе прорастания всех модельных видов, так и при их отдельном рассмотрении. Финальная выживаемость всходов также была выше в сообществах с доминированием *A. negundo*. В целом, эффекты воздействия *A. negundo* небольшие, для *S. alba* средняя доля проросших семян под *A. negundo* и на участках без него различалась в 0.8–2.7 раз. Для *F. rubra* доля была выше в сообществах с кленом в 1.1–1.4 раза; для *A. negundo* в 1.2–2.4 раза. Сильные контрасты наблюдались для *P. sylvestris* – в 2.3–9.0 раз. Эти результаты позволяют сделать вывод о более благоприятных условиях для прорастания семян под *A. negundo*, чем на других урбанизированных участках лесной растительности.

Возможно, что причиной более высокой доли проросших семян под пологом *A. negundo* является повышенная влажность почвы, как было показано в главе 3. Кроме того, вероятно, что высокая скорость разложения опада *A. negundo* и более быстрый круговорот питательных веществ в его зарослях [Janusauskaite, Straigyte, 2011], а также влияние на динамику питательных веществ в подстилке [Ágoston–Szabó et al., 2017] воздействуют на семена модельных видов, стимулируя более высокое прорастание семян по сравнению с местными сообществами.

Однако прорастание – это только начальный этап онтогенеза, и дальнейшее развитие растений под инвазионным деревом может быть не подвержено такому же стимулирующему эффекту. Поэтому необходимы дополнительные, в том числе, более продолжительные, полевые эксперименты, которые позволят выявить длительное влияние *A. negundo* на местные растения.

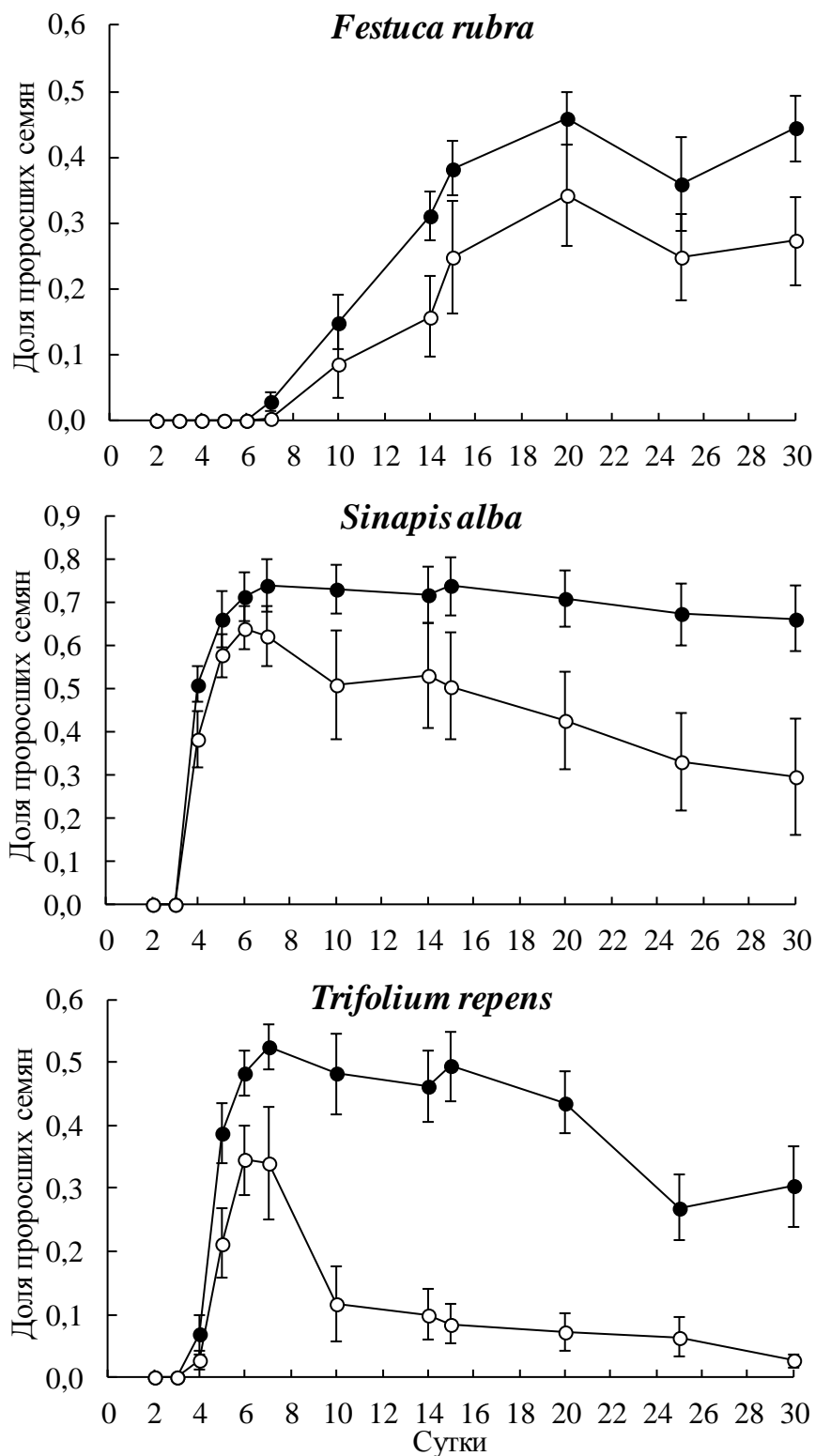
6.2 Развитие растений-реципиентов в сообществах с доминированием *Acer negundo* и в сообществах с доминированием других деревьев

Эксперимент 2021 г. бы проведен с целью проверки результатов предыдущего полевого эксперимента 2019 г. Набор видов растений-реципиентов был изменен, поскольку *P. sylvestris* и *A. negundo* в полевом эксперименте 2019 г. всходили значительно позже, показали низкую долю проросших семян и выживаемость, высокую подверженность повреждению фитофагами, что затрудняет использование их как модельных видов. Решено было использовать *Trifolium repens* как один из местных травянистых видов, быстро дающий всходы и формирующий симбиоз не только с микоризными грибами, как *Festuca rubra*, но и с азотфиксирующими бактериями. Также было решено увеличить число туров учета в сравнении с предыдущим экспериментом.

Схема эксперимента 2021 г.: 3 участка по 2 варианта (An+: Ботанический сад УрО РАН, ЦПКиО им. Маяковского, Юго-Западный лесопарк; An–: Ботанический сад УрО РАН, ЦПКиО им. Маяковского, Юго-Западный лесопарк) × 3 вида растений-реципиентов (*F. rubra*, *S. alba*, *T. repens*) × 2 повторности = 36 засеянных квадратов. По этой схеме провели эксперимент 05.07.2021–04.08.2021 г. Число всходов подсчитывали на 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 14, 15, 20, 25 и 30 сут. Продолжительность эксперимента – 30 сут.

Доля проросших семян растений-реципиентов, как и в эксперименте 2019 г., оказалась выше в сообществах с доминированием инвазионного *A. negundo* (Рисунок 36). Средняя доля проросших семян под пологом клена была 0.36 ± 0.02 , в контрольных местообитаниях – 0.21 ± 0.02 . В трехфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта; вид растения-реципиента; тур учета (всего 12 туров)) значимость различий для фактора «вариант опыта» была $F_{(1; 360)}=131.61$; $P<0.0001$. У разных модельных видов эта доля различалась. Наиболее высокая средняя доля проросших семян была у *S. alba* (0.49 ± 0.03); ниже у *T. repens* (0.22 ± 0.02), самая низкая – у *F. rubra* (0.15 ± 0.02). Значимость различий для фактора «вид растений-реципиентов» составляла $F_{(2; 360)}=247.10$; $P<0.0001$. Максимальная доля проросших семян составила 0.87 у *S. alba*; 0.62 у *F. rubra* и 0.67 у *T. repens*.

При анализе каждого вида растений-реципиентов заметна видоспецифичная динамика прорастания. Раньше всего начал всходить *S. alba*, максимальное число всходов у него было на 6 сут, а затем их число уменьшалось с каждым туром, в двухфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта и тур учета) для фактора «тур учета» $F_{(11; 120)}=29.29$; $P<0.0001$. Появление первых всходов *F. rubra* отмечено на 6 сут, с последующим увеличением числа всходов, в двухфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта и тур



Черные точки – местообитания с доминированием *Acer negundo*; белые точки – местообитания с доминированием других видов деревьев; точки – среднее, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

Рисунок 36 – Доля проросших семян *Sinapis alba*, *Festuca rubra*, *Trifolium repens* в полевом эксперименте 2021 г.

учета) для фактора «тур учета» $F_{(11; 120)}=46.68$; $P<0.0001$. Начало прорастания у *T. repens* отмечено уже на 3 сут, максимальное число всходов – на 6 сут (двухфакторный ANOVA,

факторы: вариант опыта и тур учета, для фактора «тур учета» $F_{(11; 120)}=30.54$; $P<0.0001$). Важно, что у каждого модельного вида доля проросших семян была выше в сообществах с доминированием инвазионного *A. negundo*, в двухфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта и тур учета) для фактора «вариант опыта»: *S. alba* – $F_{(1; 120)}=29.01$ ($P<0.0001$); *F. rubra* – $F_{(1; 120)}=17.44$ ($P<0.0001$); *T. repens* – $F_{(1; 120)}=127.63$ ($P<0.0001$). Выживаемость – это доля растений, оставшихся к моменту окончания учета, от высеянных семян. Для всех модельных видов выживаемость на 30 сут была выше в сообществах с *A. negundo*, чем в контрольных местообитаниях (0.47 ± 0.05 и 0.20 ± 0.06 соответственно). В двухфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта; вид растений-реципиентов) значимость различий для фактора «вариант опыта» была $F_{(1; 30)}=21.39$; $P<0.0001$.

Самая высокая выживаемость отмечена у *S. alba* (0.48 ± 0.09), ниже она была у *F. rubra* (0.36 ± 0.05), самое низкое число сохранившихся всходов отмечено у *T. repens* (0.17 ± 0.05) (фактор «вид растений-реципиентов», $F_{(2; 30)}=7.23$; $P=0.0028$).

Если рассматривать каждый вид отдельно, тенденция более высокой выживаемости под *A. negundo* сохраняется (однофакторный ANOVA, фактор «вариант опыта»): *S. alba* ($F_{(1; 10)}=5.83$; $P=0.0364$); *T. repens* ($F_{(1; 10)}=24.82$; $P=0.0006$). Для *F. rubra* различия не значимы ($F_{(1; 10)}=4.32$; $P=0.0643$).

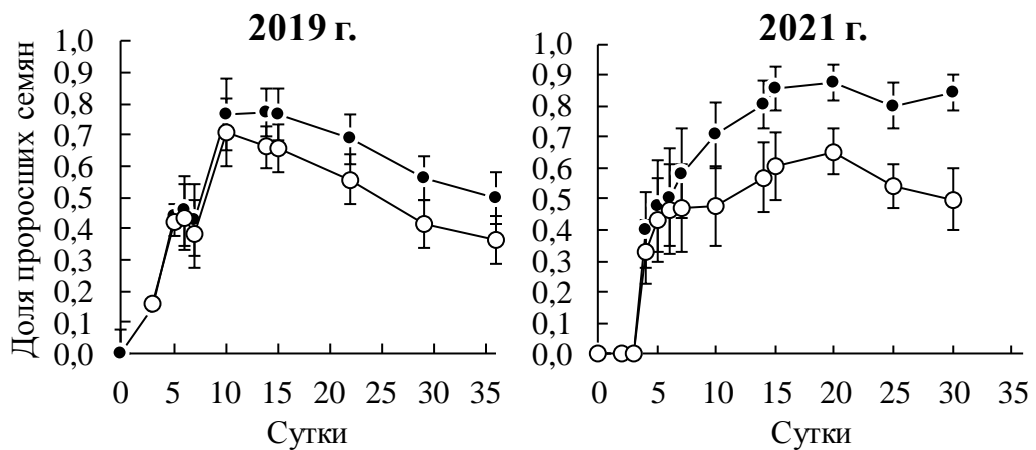
Таким образом, в ходе полевого эксперимента 2021 г. подтвердилось, что в сообществах с доминированием инвазионного *Acer negundo* доля проросших семян и выживаемость всходов *Sinapis alba*, *Festuca rubra* и *Trifolium repens* были выше, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев. Эффекты воздействия условий под пологом *Acer negundo* на прорастание семян растений-реципиентов были значимы. Следовательно, можно сделать вывод о благоприятных условиях для прорастания семян под *Acer negundo*.

В двух полевых экспериментах гипотеза о снижении доли проросших семян и выживаемости растений-реципиентов в сообществах с доминированием инвазионного *A. negundo* не подтвердилась.

В ходе полевого эксперимента 2019 г. выявлено, что при доминировании клена в сообществе доля проросших семян и выживаемость всходов *S. alba*, *F. rubra*, *P. sylvestris* и *A. negundo* были выше, по сравнению с сообществами с доминированием других видов деревьев. Эффекты воздействия условий под пологом *A. negundo* на прорастание семян растений-реципиентов были значимыми, хотя и небольшими по амплитуде. В полевом эксперименте 2021 г. в сообществах с доминированием инвазионного *A. negundo* доля

проросших семян и выживаемость всходов *S. alba*, *F. rubra* и *T. repens* также были выше, по сравнению с контрольными сообществами.

Этот результат удобно проиллюстрировать на примере двух видов растений-реципиентов, изученных в обоих экспериментах: *S. alba* и *F. rubra*. Для этой пары видов был построен усредненный график прорастания на почвах из-под *A. negundo* и в контрольных вариантах в двух полевых экспериментах (Рисунок 37). В оба года хорошо видна общая закономерность более успешного прорастания семян в сообществах с кленом.



Черные точки – местообитания с доминированием *Acer negundo*; белые точки – местообитания с доминированием других видов деревьев; точки – среднее, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

Рисунок 37 – Доля проросших семян *Sinapis alba* и *Festuca rubra* в полевых экспериментах

Эксперименты были отличны друг от друга по некоторым параметрам. Во-первых, сроки проведения – в 2019 г. это были 36 суток (4 июля – 9 августа 2019 г.), в 2020 г. – из-за низкой выживаемости и сухих погодных условий – 30 суток (5 июля – 4 августа 2021 г.). Во-вторых, разная по величине средняя доля проросших семян и динамика прорастания. Исходя из проведенных нами измерений влажности и данных о погодных условиях, можно предположить, что причиной этих различий стало то, что 2019 г. был холоднее и влажнее, чем 2021 г [Дубровин и др., 2019; Дубровин и др., 2022].

В целом, результаты позволяют сделать вывод о более благоприятных условиях для прорастания семян в сообществах с доминированием *A. negundo*, чем на других урбанизированных участках. Таким образом, в полевых экспериментах так же, как ранее в лабораторных и вегетационных экспериментах, не получено подтверждения, что аллелопатия может быть реальным механизмом, объясняющим экологический успех *A. negundo* во вторичном ареале.

Предполагаемые объяснения полученных результатов разнообразны. По результатам наших измерений в сообществах с доминированием инвазионного клена влажность почвы выше [Дубровин и др., 2019; Дубровин и др., 2022]. Не исключено, что наблюдаемое более высокое прорастание семян под пологом *A. negundo* – результат лучших условий увлажнения почвы.

Прорастание семян – процесс, на который, возможно, трудно повлиять аллелопатически, поскольку многое в успехе прорастания зависит от качества семян и сочетания абиотических факторов. Кроме того, прорастание – это только начальный этап онтогенеза, и дальнейшее развитие растений под инвазионным деревом может быть не подвержено таким же эффектам. Также возможно, что влияние *A. negundo* на прорастание семян неодинаково проявляется в разные периоды вегетационного сезона и связано с погодными условиями. Возможно, что высокая скорость разложения опада клена ясенелистного и быстрый круговорот питательных веществ в его зарослях каким-то образом связаны с воздействием на семена растений-реципиентов, стимулируя их прорастание по сравнению с местными сообществами [Janusauskaite, Straigyte, 2011].

Также возможно привлечь для объяснения две гипотезы: Янцена-Коннелла и освобождения от врагов. Гипотеза Янцена-Коннелла [Janzen, 1970; Connell, 1971] применяется для объяснения высокого биоразнообразия в тропических лесах. Согласно ей, специфические для хозяина патогены делают непригодными условия под материнским деревом для выживания всходов. Гипотеза освобождения от врагов говорит о том, что часть успеха инвазионных видов во вторичном ареале объясняется тем, что они как бы сбежали от своих естественных врагов, в т. ч. патогенов, из естественного ареала. Вместе эти гипотезы могут отчасти объяснить более благоприятные условия для прорастания всходов под инвазионным кленом, потому что, возможно, в процессе произрастания на участке под инвазионным деревом местные патогены не накопились, а специфических у клена ясенелистного, вероятно, не много. Таким образом, существует непротиворечивое объяснение для возможного феномена уменьшения числа патогенов в сообществах с доминированием *A. negundo*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованы аллелопатическая активность листьев инвазионного *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием, а также формирование арбускулярной микоризы у растений-реципиентов при росте на почвах из-под крон *A. negundo*. Решены следующие задачи: охарактеризованы особенности абиотических условий на участках произрастания *A. negundo*; изучено влияние водных вытяжек из листьев и из почв из сообществ с доминированием *A. negundo* на прорастание, выживаемость и морфологические характеристики растений-реципиентов; изучены особенности раннего развития растений, в том числе формирование арбускулярной микоризы, в условиях местообитаний, трансформированных *A. negundo*. Всего в 2016–2022 гг. проведено: пять экспериментов в чашках Петри, четыре эксперимента методом рулонных культур, два вегетационных и два полевых эксперимента.

На экспериментальных участках в сообществах с доминированием *A. negundo* не установлено значимых особенностей абиотических условий. Почва в местообитаниях с кленом ясенелистным и на контрольных участках характеризовалась близкими агрохимическими свойствами и влажностью. Увеличение затенения в исследованных местообитаниях с *A. negundo* не наблюдалось. Это позволяет считать, что условия роста растений на выбранных для исследования участках, по сравнению с контрольными, не были существенно трансформированы вследствие жизнедеятельности *A. negundo*.

Полученные выводы сформулированы, преимущественно, на основе анализа обобщенных реакций (эффектов, признаков) разных использованных видов растений-реципиентов, поскольку конечной целью работы было изучение аллелопатической активности *A. negundo*, а не исследование приспособленности каждого вида растений-реципиентов или поиск отдельных видов растений, которые могли бы приспособиться к воздействию клена ясенелистного. В ходе каждого эксперимента все виды растений подвергались одинаковому воздействию, находясь в стандартизированных условиях. Несмотря на особенности реакций разных видов растений-реципиентов на экспериментальные воздействия, их отклики в целом были схожи.

По итогам экспериментов по проращиванию семян растений-реципиентов на водных вытяжках из листьев сделан вывод о слабой или отсутствующей способности *A. negundo* к аллелопатическим воздействиям через водные вытяжки из листьев. Установлены слабые аллелопатические влияния вытяжек из листьев *A. negundo* при сравнении с дистиллированной водой и отсутствие таких влияний при сравнении с другими растениями-донорами. Воздействия *A. negundo* на другие растения, передающиеся через почву, также не сильные. Самым заметным эффектом, который

устойчиво воспроизвелся в двух вегетационных экспериментах, было снижение успешности формирования арбускулярной микоризы у овсяницы красной при росте на почвах из-под *A. negundo*. В условиях урбанизированных природных сообществ в полевых экспериментах гипотеза о подавлении прорастания и выживаемости растений-реципиентов в сообществах с доминированием *A. negundo* также не подтвердилась. Доля проросших семян и выживаемость всходов были выше под кленом ясенелистным. Следовательно, условия для прохождения ранних этапов онтогенеза растений в сообществах с *A. negundo*, по меньшей мере, не являются менее благоприятными, чем на других участках урбанизированной растительности.

Таким образом, не удалось подтвердить предположение, что аллелопатические воздействия *A. negundo* могут быть убедительным объяснением его способности влиять на местные растения и растительные сообщества. Вместе с тем, из механизмов влияния *A. negundo* на почву наиболее вероятны эффекты, сопряженные с изменением активности грибов арбускулярной микоризы или их сообществ.

От многих исследований по оценке аллелопатической активности листовых вытяжек, в том числе, проведенных на *Acer negundo* [Csiszár, 2009; Csiszár et al., 2013; Ерёменко, 2014; Панасенко и др., 2018; Александров, Калашников, 2019], работа отличается тем, что, наряду с дистиллированной водой, в качестве контролей использовались вытяжки из листьев других видов растений, как местных, так и чужеродных. Этот подход дал интересные результаты. Использование большого числа видов растений для приготовления листовых вытяжек показало, что использованные в работе методики достаточно чувствительны и позволяют регистрировать отклики растений-реципиентов, которые можно интерпретировать как указание на аллелопатическую активность. Статистически надежно показано снижение выживаемости и изменение морфологических особенностей всходов при развитии растений-реципиентов на одних вытяжках, по сравнению с другими. Также в работе учтены основные принципы приближения аллелопатических исследований к природным условиям: растительный материал не измельчался, листья для приготовления вытяжек отбирались летом и осенью, что позволило учесть сезонную изменчивость аллелопатической активности. Использование широкого спектра подходов – от лабораторных тестов в чашках Петри до полевых экспериментов в природных сообществах – позволило приблизить условия проведения части экспериментов к природным. Поэтому представленные в работе данные связывают лабораторные эффекты с полевыми экспериментами, как рекомендовано в методических руководствах по исследованию аллелопатии [Inderjit, Callaway, 2003]. Все

эксперименты повторены минимум дважды, большинство – в разные годы; это повысило надежность выводов и в ряде случаев позволило увеличить мощность анализа.

Изложенные в работе результаты обладают определенными ограничениями, устранение которых может стать содержанием будущих исследований. Так, изучены аллелопатические эффекты только вытяжек из листьев и из почв из сообществ с доминированием *A. negundo*, хотя известно, что аллелопатические воздействия могут быть обусловлены веществами, содержащимися в других органах растений (корнях, семенах). Для некоторых инвазионных видов, например, *Heracleum sosnowskyi*, показана высокая аллелопатическая активность всех органов [Baležentienė, 2012; Кондратьев и др., 2015; Прохоров, 2018]. В единственном случае, когда в настоящей работе исследовались вытяжки из семян *A. negundo*, они показали более ингибирующее влияние на развитие тест-растений, чем вытяжки из его листьев. В будущих исследованиях необходима проверка на аллелопатическую активность других органов *A. negundo*, а также выявление его влияния на микоризообразование растений, естественно произрастающих под его пологом. Кроме того, в работе исследована только одна концентрация водных вытяжек и суспензий почв (1:10). Хотя эта концентрация считается наиболее приближенной к природной и приводится в методических рекомендациях по проведению тестов на аллелопатию [Jonh et al., 2006], было бы оправданно сравнить эффекты и более, и менее концентрированных вытяжек. В вегетационных экспериментах также возможно видоизменение дизайна с добавлением варианта почвы, смешанной с активированным углем, для адсорбции потенциальных аллелохимикатов [Inderjit, Callaway, 2003]. В дополнение к обнаруженным эффектам в будущем обоснованы попытки лабораторных исследований изолированных химических веществ и идентификации потенциальных аллелохимикатов клена ясенелистного.

ВЫВОДЫ

1. В экспериментах, выполненных методом проращивания семян в чашках Петри, на листовых вытяжках из летних и осенних листьев *A. negundo* доля проросших семян растений-реципиентов снижалась только при сравнении с дистиллированной водой. Ингибирующее влияние вытяжек из листьев *A. negundo* было не более сильным, чем аналогичное влияние вытяжек из листьев других видов растений. В экспериментах, выполненных методом проращивания семян в рулонных культурах, на листовых вытяжках из летних и осенних листьев *A. negundo* выживаемость растений-реципиентов не снижалась, а длина корней снижалась только по сравнению с дистиллированной водой, но не с вытяжками из листьев других растений.
2. В экспериментах, выполненных методом проращивания семян в рулонных культурах, на суспензиях почв из сообществ с доминированием *A. negundo* ни выживаемость, ни морфологические параметры развития растений-реципиентов не были минимальными, по сравнению с другими вытяжками.
3. В вегетационных экспериментах при выращивании растений-реципиентов в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo* доля проросших семян растений-реципиентов и масса проростков, в том числе самого клена ясенелистного, значительно не изменялись.
4. В двух вегетационных экспериментах при выращивании в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo* в корнях растения-реципиента *Festuca rubra* установлено снижение частоты встречаемости арбускулярной микоризы (арбускул и везикул), а также повышение частоты формирования на корнях корневых волосков.
5. В полевых экспериментах доля проросших семян и выживаемость растений-реципиентов, в том числе, выживаемость самого клена ясенелистного, были выше в сообществах с доминированием *A. negundo*, по сравнению с контрольными сообществами.
6. Аллелопатическое влияние, обусловленное вымыванием веществ из листьев *A. negundo* и веществами, содержащимися в почвах из-под *A. negundo*, не является компонентом приспособленности, обеспечивающим инвазионный успех клена ясенелистного. Из механизмов влияния *A. negundo* на почву и механизмов обратных связей *A. negundo* с почвой наиболее вероятны эффекты, сопряженные с изменением активности грибов арбускулярной микоризы или их сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров, Д. С. Влияние экстрактов листового опада клена остролистного и клена ясенелистного на прорастание семян и начальные этапы роста газонных трав и декоративных однолетников / Д. С. Александров, Д. В. Калашников // Вестник ландшафтной архитектуры. — 2019. — № 19. — С. 3.
2. Атрохин, В. Г. Древесные породы мира / В. Г. Атрохин, К. К. Калущкий, Ф. Т. Тюриков; под ред. К. К. Калущкого. — Москва : Лесная промышленность, 1982. — 264 с.
3. Бетехтина, А. А. По результатам непрямых сопоставлений инвазивные растения формируют микоризу с меньшей интенсивностью, чем аборигенные / А. А. Бетехтина, Д. В. Веселкин // Вестник Оренбургского государственного университета. — 2015. — № 10 (185) — С. 7.
4. Богословский, С. А. Энциклопедия лесного хозяйства / С. А. Богословский. — Москва : ВНИИЛМ, 2006. — Т. 1. — 416 с.
5. Вавин, В. С. О лесных полосах «Особой экспедиции...» Василия Васильевича Докучаева (1892—1898 гг.) и проблемы содержания защитных насаждений на пашне. Научное наследие В.В. Докучаева : традиции и развитие идей (к 170—летию со дня рождения) / В. С. Вавин, В. Д. Тунякин, А. Г. Ахтямов. — Москва : РГО, 2016. — С. 43.
6. Веселкин, Д. В. Богатство и численность проростков из почвенного банка семян в куртинах инвазивного вида *Acer negundo* L. / Д. В. Веселкин, О. А. Киселева, Е. Д. Екшибаров, О. С. Рафикова, А. А. Коржиневская // Российский журнал биологических инвазий. — 2018. — Т. 11. — № 1. — С. 18.
7. Веселкин, Д. В. Влияние водных вытяжек из листьев клена ясенелистного и листьев местных видов деревьев на раннее развитие растений / Веселкин Д. В., Рафикова О. С. // Экология. — 2022. — № 2. — С. 1.
8. Веселкин, Д. В. Затенение и перехват света в зарослях инвазионных видов *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* / Д. В. Веселкин, Д. И. Дубровин, О. С. Рафикова, Ю. А. Липихина, Н. В. Золотарева, Е. Н. Подгаевская, Л. А. Пустовалова, А. В. Яковлева // Российский журнал биологических инвазий. — 2021. — № 4. — С. 30.
9. Веселкин, Д. В. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав / Д. В. Веселкин, О. С. Рафикова, Е. Д. Екшибаров // Журнал общей биологии. — 2019. — Т. 80. — №3. — С. 214.

10. Веселкин, Д. В. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* / Д. В. Веселкин, Д. И. Дубровин // Экология. — 2019. — №5. — С.323.
11. Веселкин, Д. В. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазивного синдрома *Heracleum sosnowskyi* / Д. В. Веселкин, Л. А. Иванова, Л. А. Иванов, М. А. Микрюкова, В. Н. Большаков, А. А. Бетехтина // Доклады академии наук. — 2017. — Т. 473. — № 1. — С. 114.
12. Веселкин, Д. В. У микоризных чужеродных растений белорусского полесья понижена интенсивность формирования арбускул / Д. В. Веселкин, А. А. Бетехтина, А. П. Гусев // Экология. — 2022. — Т. 60. — №. 3. — С. 161.
13. Виноградова, Ю. К. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология и оценка инвазивности / Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров, М. В. Костина — Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2022. — 218 с.
14. Виноградова, Ю. К. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России) / Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров, Л. В. Хорун. — Москва : ГЕОС, 2010. — 494 с.
15. Воробейчик, Е. Л. Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки / Е. Л. Воробейчик, В. Н. Позолотина // Экология. — 2003. — №. 6. — С. 420.
16. Воробейчик, Е. Л. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов / Е. Л. Воробейчик, С. Ю. Кайгородова // Почвоведение. — 2017. — №. 8. — С. 1009.
17. Воробейчик, Е. Л. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень) / Е. Л. Воробейчик, О. Ф. Садыков, М. Г. Фарафонов. — Екатеринбург : УИФ «Наука», 1994. — 280 с.
18. Выдрина, С. Н. Флора Сибири. Том 8. Rosaceae / С. Н. Выдрина, В.И. Курбатский, А.В. Положий. — Новосибирск : Наука, 1988. — 200 с.
19. Гельтман, Д. В. Понятие «инвазивный вид» и необходимость изучения этого явления / Д. В. Гельтман // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. — 2003. — С. 35.
20. Глушакова, А. М. Воздействие инвазии *Aster x salignus* Willd. на разнообразие почвенных дрожжевых сообществ / А. М. Глушакова, А. В. Качалкин, И. Ю. Чернов // Почвоведение. — 2016. — № 7. — С. 857.

21. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. — Москва : КМК, 2003. — Т. 2. — 665 с.
22. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. — Москва : Товарищество научных изданий КМК, Институт технологических исследований, 2002. — Т. 1. — 526 с.
23. Дгебуадзе, Ю. Ю. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП—100) / Ю. Ю. Дгебуадзе, В. Г. Петросян, Л. А. Хляп. — Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2018. — 688 с.
24. Дубровин, Д. И. Влажность почвы в урбанизированных местообитаниях с доминированием чужеродного *Acer negundo* / Д. И. Дубровин, О. С. Рафикова, Д. В. Веселкин // Экология. — 2022. — № 5. — С. 334.
25. Дубровин, Д. И. Влажность почвы в урбанизированных сообществах с доминированием инвазивного *Acer negundo* / Д. И. Дубровин, О. С. Рафикова, Д. В. Веселкин // Проблемы антропогенной трансформации природной среды. Материалы международной конференции, 14—15 ноября 2019 г.— Пермь, 2019. — С. 14.
26. Дуля, О. В. Стратегии адаптации *Deschampsia caespitosa* и *Lychnis flos-cuculi* к загрязнению тяжелыми металлами : анализ на основе зависимости доза-эффект / О. В. Дуля, В. С. Микрюков, Е. Л. Воробейчик // Экология. — 2013. — № 4. — С. 243.
27. Екшибаров, Е. Д. Влияние почвы из куртин инвазивного *Acer negundo* L. на развитие и микоризообразование *Trifolium repens* L. : выпускная квалификационная работа бакалавра : 05.03.06 / Екшибаров Егор Дмитриевич. — Екатеринбург, 2017. — 43 с.
28. Ерёменко, Ю. А. Аллелопатическая активность инвазионных древесных видов / Ю. А. Ерёменко // Российский журнал биологических инвазий. — 2014. — Т. 7. — № 2. — С. 33.
29. Ерёменко, Ю. А. Аллелопатические свойства адвентивных видов древесно—кустарниковых растений / Ю. А. Ерёменко // Промышленная ботаника. — 2012. — № 12. — С. 188.
30. Жмылев, П. Ю. Биоморфология растений : иллюстрированный словарь / П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина, С. А. Баландин. — Москва : Наука, 2005. — 256 с.
31. Князев, М. С., Золотарева, Н. В., Подгаевская, Е. Н., Третьякова, А. С., Куликов, П. В. Конспект флоры Свердловской области. Часть I : споровые и голосеменные растения / М. С. Князев, Н. В. Золотарёва, Е. Н. Подгаевская, А. С.

Третьякова, П. В. Куликов // Фиторазнообразие Восточной Европы. — 2016. — Т. 10. — №. 4. — С. 11.

32. Князев, М. С., Подгаевская, Е. Н., Третьякова, А. С., Золотарёва, Н. В., Куликов, П. В. Конспект флоры Свердловской области. Часть VI : Двудольные растения (Fabaceae—Lobeliaceae) / М. С. Князев, Е. Н. Подгаевская, А. С. Третьякова, Н. В. Золотарёва, П. В. Куликов // Фиторазнообразие Восточной Европы. — 2020. — Т. 14. — №. 3. — С. 190.

33. Князев, М. С., Третьякова, А. С., Подгаевская, Е. Н., Золотарёва, Н. В., Куликов, П. В. Конспект флоры Свердловской области. Часть III : Двудольные растения (Aristolochiaceae—Monotropaceae) / М. С. Князев, А. С. Третьякова, Е. Н. Подгаевская, Н. В. Золотарёва, П. В. Куликов // Фиторазнообразие Восточной Европы. — 2018. — Т. 12. — №. 2. — С. 4.

34. Князев, М. С., Третьякова, А. С., Подгаевская, Е. Н., Золотарёва, Н. В., Куликов, П. В. Конспект флоры Свердловской области. Часть II : однодольные растения / М. С. Князев, А. С. Третьякова, Е. Н. Подгаевская, Н. В. Золотарёва, П. В. Куликов // Фиторазнообразие Восточной Европы. — 2017. — Т. 11. — №. 3. — С. 4.

35. Князев, М. С., Третьякова, А. С., Подгаевская, Е. Н., Золотарёва, Н. В., Куликов, П. В. Конспект флоры Свердловской области. IV : двудольные растения (Empetraceae—Droseraceae) / М. С. Князев, А. С. Третьякова, Е. Н. Подгаевская, Н. В. Золотарёва, П. В. Куликов // Фиторазнообразие Восточной Европы. — 2019. — Т. 13. — №. 2. — С. 130.

36. Князев, М. С., Чкалов, А. В., Третьякова, А. С., Золотарёва, Н. В., Подгаевская, Е. Н., Пакина, Д. В., Куликов, П. В. Конспект флоры Свердловской области. Часть V : двудольные растения (Rosaceae) / М. С. Князев, А. В. Чкалов, А. С. Третьякова, Н. В. Золотарёва, Е. Н. Подгаевская, Д. В. Пакина, П. В. Куликов // Фиторазнообразие Восточной Европы. — 2019а. — Т. 13. — №. 4. — С. 305.

37. Колесников, Б. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области / Б. П. Колесников, Р. С. Зубарева, Е. П. Смолоногов. — Свердловск : Уральский научный центр академии наук СССР, 1973. — 176 с.

38. Кондратьев, М. Н. Физиолого—экологические механизмы инвазивного проникновения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) в неиспользуемые агроэкосистемы / М. Н. Кондратьев, С. Н. Бударин, Ю. С. Ларикова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. — 2015. — №. 2. — С. 36.

39. Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Азиатской России / И. Ю. Коропачинский, Т.Н. Встовская. — Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. — 707 с.
40. Кузьмин, П. А. Биохимический состав листьев клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в урбаносреде / П. А. Кузьмин, И. Л. Бухарина // Вестник Пермского университета. Серия : Биология. — 2020. — №. 1. — С. 48.
41. Куликов, П. В. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области / П. В. Куликов, Н. В. Золотарева, Е. Н. Подгаевская // Екатеринбург : «Гощицкий», 2013. — 610 с.
42. Лебедев, С. И. Физиология растений / С. И. Лебедев. — Москва : Агропромиздат, 1988. — 544 с.
43. Лунева, Н. Н. Борщевик Сосновского в Российской Федерации / Н. Н. Лунева // Защита и карантин растений. — 2014. — №. 3. — С. 12.
44. Медведев, П. Ф. Кормовые растения европейской части СССР / П. Ф. Медведев, А. И. Сметанникова. — Л. : Колос, 1981. — 336 с.
45. Недолужко, В. А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока / В. А. Недолужко. — Владивосток : Дальнаука, 1995.— 208 с.
46. Овеснов, С. А. Иллюстрированный определитель растений Пермского края. / С. А. Овеснов, Е. Г. Ефимик, Т. В. Козьминых, О. Г. Баранова, Р. В. Камелин, Н. К. Ковтонюк, Н. В. Москвина, А. Н. Пузырев, Т. А. Ягонцева. — Пермь : Книжный мир, 2007. — 743 с.
47. Панасенко, Н. Н. Аллелопатические свойства *Acer negundo* / Н. Н. Панасенко, В. В. Володин, Ю. С. Володченко, М. С. Холенко // Ежегодник НИИ фундаментальных и прикладных исследований. — 2018. — № 1 (10). — С. 34.
48. Панасенко, Н. Н. Влияние инвазионных растений *Parthenocissus vitacea* и *Vinca minor* на показатели биоразнообразия лесных сообществ / Н. Н. Панасенко, Л. Н. Анищенко // Сибирский экологический журнал. — 2018. — Т. 25. — №. 6. — С. 724.
49. Пономарёва, Е. А. Структура повреждений листьев вредителями древесных растений в примагистральных лесополосах / Е. А. Пономарёва, В. П. Бессонова // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. — 2016. — № 1 (135). — С. 77.
50. Прохоров, В. Н. Изучение аллелопатической активности инвазивных видов в связи с ограничением их распространения и возможностью хозяйственного использования / В. Н. Прохоров // Ботаника (исследования) : Сборник научных трудов. — 2018. — №47. — С. 209.

51. Растительные ресурсы России : Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae — Malvaceae, Euphorbiaceae — Haloragaceae. / А. Л. Буданцев. — СПб; М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009. — 513 с.
52. Растительные ресурсы России : Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3. Семейства Fabaceae — Apiaceae / А. Л. Буданцев. — СПб; М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. — 601 с.
53. Растительные ресурсы России : Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 1. Семейства Mangoliaceae — Juglanaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae / А. Л. Буданцев. — СПб; М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. — 421 с.
54. Рафикова О. С. Влияние инвазивного *Acer negundo* L. на всхожесть травянистых растений в полевых экспериментах / О. С. Рафикова // Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт—Петербурге, 25—29 апреля 2022 г. — СПб. : БИН РАН, 2022. — С. 82.
55. Рафикова, О. С. Влияние почвы из зарослей инвазивных видов на рост и развитие *Festuca rubra* L. : магистерская диссертация : 05.04.06 / Рафикова Олеся Сергеевна. — Екатеринбург, 2018. — 49 с.
56. Рафикова, О. С. Водные вытяжки из листьев инвазивного *Acer negundo* не подавляют прорастание семян больше, чем вытяжки из листьев местных видов / О. С. Рафикова // Экология : факты, гипотезы, модели. Материалы конференции молодых ученых, 12—15 апреля 2021 г. — Екатеринбург : ООО Универсальная Типография «Альфа Принт», 2021. — С. 135.
57. Рафикова, О. С. Всхожесть местных растений не подавляется в почвах из зарослей инвазивного *Acer negundo* // Экология и эволюция : новые горизонты. Материалы Международного симпозиума, 1—5 апреля 2019 г. — Екатеринбург : Гуманитарный университет, 2019а. — С. 592.
58. Рафикова, О. С. Всхожесть семян местных растений в зарослях инвазивного *Acer negundo* не подавляется / О. С. Рафикова, Д. И. Дубровин // Проблемы антропогенной трансформации природной среды. Материалы международной конференции, 14—15 ноября 2019 г. — Пермь, 2019. — С. 21.
59. Рафикова, О. С. Выживаемость проростков местных растений под пологом инвазивного *Acer negundo* в полевом эксперименте / О. С. Рафикова // Экология : факты, гипотезы, модели. Материалы конференции молодых ученых, 18—22 апреля 2022 г. — Екатеринбург : Альфа Принт, 2022а. — 181 с.

60. Рафикова, О. С. Проверка гипотезы об аллелопатической активности *Acer negundo* в экспериментах разного дизайна / О. С. Рафикова, Д. В. Веселкин // Материалы XI Всероссийской научной конференции с международным участием «Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель», 12—16 сентября 2022 г. — Сатка : Изд—во «Принтотоника», 2022. — С. 181.
61. Рафикова, О. С. Развитие *Festuca rubra* L. при выращивании на почве из куртин инвазивного *Acer negundo* L. / О. С. Рафикова, Е. Д. Екшибаров // Экология : факты, гипотезы, модели. Материалы конференции молодых ученых, 27—31 марта 2017 г. — Екатеринбург : Гощицкий, 2017. — С. 102.
62. Рафикова, О. С., Екшибаров, Е. Д. Plant—soil feedback у инвазивного борщевика *Heracleum sosnowskyi* / О. С. Рафикова, Е. Д. Екшибаров // Экология : факты, гипотезы, модели. Материалы конференции молодых ученых, 10—13 апреля 2018 г. — Екатеринбург : «Реэкшен», 2018.— С. 124.
63. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И. А. Селиванов. — Москва : Наука, 1981. — 232 с.
64. Стурман, В. И. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов / В. И. Стурман // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. — 2008. — № 2. — С. 15.
65. Третьякова, А. С. «Черный список» флоры Свердловской области / Третьякова А. С., Куликов П. В. // Зырянские чтения. — 2014. — С. 222.
66. Третьякова, А. С. Особенности распределения чужеродных растений в естественных местообитаниях на урбанизированных территориях Свердловской области / А. С. Третьякова // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». — 2016. — № 1. — С. 85.
67. Цандекова, О. Л. Аллелопатическое влияние *Acer negundo* L. на ферментативную активность почвы в естественных растительных сообществах / О. Л. Цандекова, В. И. Уфимцев // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. — 2018. — № 3. — С. 56.
68. Цандекова, О. Л. Роль аллелопатического влияния *Acer negundo* L. на рост травянистых растений / О. Л. Цандекова // Вестник Нижневартского государственного университета. — 2020. — № 1. — С. 15.
69. Abhilasha, D. Do allelopathic compounds in invasive *Solidago canadensis* sl restrain the native European flora? / D. Abhilasha, N. Quintana, J. Vivanco, J. Joshi // Journal of Ecology. — 2008. — V. 96. — № 5. — P. 993.

70. Ágoston–Szabó, E. The effects of tree species richness and composition on leaf litter decomposition in a Danube oxbow lake (Gemenc, Hungary) / E. Ágoston–Szabó, K. Schöll, A. Kiss, M. Dinka // *Fundamental and Applied Limnology // Archiv für Hydrobiologie*. — 2017. — V. 189. — № 4. — P. 301.
71. Akhmetzhanova, A. A. A rediscovered treasure : mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union / A. A. Akhmetzhanova, N. A. Soudzilovskaia, V. G. Onipchenko, W. K. Cornwell, V. A. Agafonov, I. A. Selivanov, J. H. Cornelissen // *Ecology*. — 2012. — V. 93. — № 3. — P. 689.
72. Altyar, A. E. *Premna odorata* : Seasonal metabolic variation in the essential oil composition of its leaf and verification of its anti—ageing potential via in vitro assays and molecular modelling / A. E. Altyar, M. L. Ashour, F. S. Youssef // *Biomolecules*. — 2020. — V. 10. — № 6. — P. 879.
73. Anacker, B. L. Ecological similarity is related to phylogenetic distance between species in a cross-niche field transplant experiment / B. L. Anacker, S. Y. Strauss // *Ecology*. — 2016. — V. 97. — №7. — P. 1807.
74. Anacker, B. L. Phylogenetic conservatism in plant soil feedback and its implications for plant abundance / B. L. Anacker, J. N. Klironomos, H. Maherali, K. O. Reinhart // *Ecology Letters*. — 2014. — V. 17. — № 12. — P. 1613.
75. AOSA I. Seed vigor testing handbook // Lincoln, NE : Association of Official Seed Analysts, 1983. — № 32. — P. 88.
76. Arroyo, A. I. Evidence for chemical interference effect of an allelopathic plant on neighboring plant species : A field study / A. I. Arroyo, Y. Pueyo, M. L. Giner, A. Foronda, P. Sanchez—Navarrete, H. Saiz, C. L. Alados // *PloS one*. — 2018. — V. 13. — №2. — P. e0193421.
77. Bais, H. P. Allelopathy and exotic plant invasion : from molecules and genes to species interactions / H. P. Bais, R. Vepachedu, S. Gilroy, R. M. Callaway, J. M. Vivanco // *Science*. — 2003. — V. 301. — № 5638. — P. 1377.
78. Baležentienė, L. Inhibitory effects of invasive *Heracleum sosnowskyi* on rapeseed and ryegrass germination / L. Baležentienė // *Allelopathy Journal*. — 2012. — V. 30. — № 2. — P. 197.
79. Barney, J. N. Isolation and characterization of allelopathic volatiles from mugwort (*Artemisia vulgaris*) / J. N. Barney, A. G. Hay, L. A. Weston // *Journal of chemical ecology*. — 2005. — V. 31. — № 2. — P. 247.
80. Barrales—Cureño, H. J. Metabolomic data of phenolic compounds from *Acer negundo* extracts / H. J. Barrales—Cureño, R. Salgado—Garciglia, L. G. López—Valdez, J. L.

Monribot—Villanueva, J. A. Guerrero—Analco, G. G. Lucho—Constantino, F. Zaragoza—Martínez, B. E. Herrera—Cabrera, C. Reyes // *Data in Brief*. — 2020. — V. 30. — P. 105569.

81. Barto, E. K. Differences in arbuscular mycorrhizal fungal communities associated with sugar maple seedlings in and outside of invaded garlic mustard forest patches / E. K. Barto, P. M. Antunes, K. Stinson, A. M. Koch, J. N. Klironomos, D. Cipollini // *Biological Invasions*. — 2011. — V. 13. — № 12. — P. 2755.

82. Barto, E. K. How novel are the chemical weapons of garlic mustard in North American forest understories? / E. K. Barto, J. R. Powell, D. Cipollini // *Biological Invasions*. — 2010. — V. 12. — № 10. — P. 3465.

83. Barto, E. K. The fungal fast lane : common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils / E. K. Barto, M. Hilker, F. Müller, B. K. Mohney, J. D. Weidenhamer, M. C. Rillig // *PLoS One*. — 2011. — V. 6. — № 11. — P. e27195.

84. Bever, J. D. Feedback between plants and their soil communities in an old field community / J. D. Bever // *Ecology*. — 1994. — V. 75. — № 7. — P. 1965.

85. Bever, J. D. Incorporating the soil community into plant population dynamics : the utility of the feedback approach / J. D. Bever, K. M. Westover, J. Antonovics // *Journal of Ecology*. — 1997. — V. 85. — № 5. — P. 561.

86. Bi, W. Traditional uses, phytochemistry, and pharmacology of the genus *Acer* (maple) : A review / W. Bi, Y. Gao, J. Shen, C. He, H. Liu, Y. Peng, C. Zhang, P. Xiao // *Journal of ethnopharmacology*. — 2016. — V. 189. — P. 31.

87. Blair, A. C. A lack of evidence for an ecological role of the putative allelochemical (\pm)—catechin in spotted knapweed invasion success / A. C. Blair, S. J. Nissen, G. R. Brunk, R. A. Huffbauer // *Journal of chemical ecology*. — 2006. — V. 32. — № 10. — P. 2327.

88. Brouwer, N. L. Mutualism—disrupting allelopathic invader drives carbon stress and vital rate decline in a forest perennial herb / N. L. Brouwer, A. N. Hale, S. Kalisz // *AoB Plants*. — 2015. — V. 7. — P. plv014.

89. Bulut, Y. The allelopathic effects of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) leaf extracts on turf grass seed germination and seedling growth / Y. Bulut, M. Demir // *Asian Journal of Chemistry*. — 2007. — V. 19. — № 4. — P. 3169.

90. Bunn, R. A. Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta—analysis / R. A. Bunn, P. W. Ramsey, Y. Lekberg // *Journal of Ecology*. — 2015. — V. 103. — № 6. — P. 1547.

91. Call L. J. Analysis of interactions between the invasive tree—of—heaven (*Ailanthus altissima*) and the native black locust (*Robinia pseudoacacia*) / L. J. Call, E. T. Nilsen // *Plant Ecology*. — 2005. — V. 176. — № 2. — P. 275—285.
92. Callaway, R. M. Novel weapons : invasive success and the evolution of increased competitive ability / R. M. Callaway, W. M. Ridenour // *Frontiers in Ecology and the Environment*. — 2004. — V. 2. — № 8. — P. 436.
93. Callaway, R. M. Soil biota and exotic plant invasion / R. M. Callaway, G. C. Thelen, A. Rodriguez, W. E. Holben // *Nature*. — 2004. — V. 427. — № 6976. — P. 731.
94. Cantor, A. Low allelochemical concentrations detected in garlic mustard—invaded forest soils inhibit fungal growth and AMF spore germination / A. Cantor, A. Hale, J. Aaron, M. B. Traw, S. Kalisz // *Biological invasions*. — 2011. — V. 13. — № 12. — P. 3015.
95. Carpenter, D. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants / D. Carpenter, N. Cappuccino // *Journal of Ecology*. — 2005. — V. 93. — № 2. — P. 315.
96. Cavaleri, M. A. Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales : a global meta—analysis / M. A. Cavaleri, L. Sack // *Ecology*. — 2010. — V. 91. — № 9. — P. 2705.
97. Cesarano, G. Soil sickness and negative plant—soil feedback : a reappraisal of hypotheses / G. Cesarano, M. Zotti, V. Antignani, R. Marra, F. Scala, G. Bonanomi // *Journal of Plant Pathology*. — 2017. — V. 99. — № 3 — P. 95.
98. Chen, F. Allelopathic potential and volatile compounds of *Rosmarinus officinalis* L. against weeds / F. Chen, S. Peng, B. Chen, G. Ni, H. Liao // *Allelopathy Journal*. — 2013. — V. 32. — № 1. — P. 57.
99. Cheng, J. Polyploidization contributes to evolution of competitive ability : a long term common garden study on the invasive *Solidago canadensis* in China / J. Cheng, X. Yang, L. Xue, B. Yao, H. Lu, Z. Tian, J. Li, X. Zhou, Y. Zhang, M. Zia Ul Haq, S. Wu, X. Song, S. Hu, S. Qiang // *Oikos*. — 2020. — V. 129. — № 5. — P. 700.
100. Chobot, V. (±)—Catechin : chemical weapon, antioxidant, or stress regulator? / V. Chobot, C. Huber, G. Trettenhahn, F. Hadacek // *Journal of chemical ecology*. — 2009. — V. 35. — № 8. — P. 980.
101. Cipollini, D. Cyanide in the chemical arsenal of garlic mustard, *Alliaria petiolata* / D. Cipollini, B. Gruner // *Journal of chemical ecology*. — 2007. — V. 33. — № 1. — P. 85.
102. Cipollini, D. Microbes as targets and mediators of allelopathy in plants / D. Cipollini, C. M. Rigsby, E. K. Barto // *Journal of chemical ecology*. — 2012. — V. 38. — № 6. — P. 714.

103. Cipollini, K. A. Guilty in the court of public opinion : testing presumptive impacts and allelopathic potential of *Ranunculus ficaria* / K. A. Cipollini, K. D. Schradin // *The American Midland Naturalist*. — 2011. — V. 166. — №1. — P. 63.
104. Cipollini, K. A. Separating above—and belowground effects of *Alliaria petiolata* and *Lonicera maackii* on the performance of *Impatiens capensis* / K. A. Cipollini, G. Y. McClain, D. Cipollini // *The American Midland Naturalist*. — 2008. — V. 160. — №1. — P. 117.
105. Cole, P. G. Light limitation creates patchy distribution of an invasive grass in eastern deciduous forests / P. G. Cole, J. F. Weltzin // *Biological Invasions*. 2005. — V. 7. — №3. — P. 477.
106. Connell, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees / J. H. Connell // *Dynamics of populations*. — 1971. — V. 298. — №. 312. — P. 298.
107. Csiszár, Á. Allelopathic effects of invasive woody plant species in Hungary / Á. Csiszár // *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. — 2009. — V. 5. — P. 9.
108. Csiszár, Á. Allelopathic potential of some invasive plant species occurring in Hungary / Á. Csiszár, M. Korda, D. Schmidt, D. Šporcic, P. Süle, B. Teleki, V. Tiborcz, G. Zagyvai, D. Bartha // *Allelopathy Journal*. — 2013. — V. 31. — № 2. — P. 309.
109. Davidson, M. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta—analysis / M. Davidson, M. Jennions, A. Nicotra // *Ecology Letters*. — 2011. — V. 14. — № 4. — P. 419.
110. Davis, M. Don't judge species on their origins / M. Davis, M. K. Chew, R. J. Hobbs, A. E. Lugo, J. J. Ewel, G. J. Vermeij, J. H. Brown, M. L. Rosenzweig, M. R. Gardener, S. P. Carroll, K. Thompson, S. T. A. Pickett, J. C. Stromberg, P. Del Tredici, K. N. Suding, J. G. Ehrenfeld, J. P. Grime, J. Mascaro, J. C. Briggs // *Nature*. — 2011. — V. 474. — P. 153.
111. DeBellis, T. Shared mycorrhizae but distinct communities of other root—associated microbes on co—occurring native and invasive maples / T. DeBellis, S. W. Kembel, J. P. Lessard // *PeerJ*. — 2019. — V. 7. — P. e7295.
112. Del Fabbro, C. Allelopathic effects of three plant invaders on germination of native species : a field study / C. Del Fabbro, S. Güsewell, D. Prati // *Biological invasions*. — 2014. — V. 16. — № 5. — P. 1035.
113. Delavaux, C. S. Beyond nutrients : a meta—analysis of the diverse effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants and soils / C. S. Delavaux, L. M. Smith—Ramesh, S. E. Kuebbing // *Ecology*. — 2017. — V. 98. — №. 8. — P. 2111.

114. Djurdjević, L. An allelopathic investigation of the domination of the introduced invasive *Conyza canadensis* L. / L. Djurdjević, M. Mitrović, G. Gajić, S. Jarić, O. Kostić, L. Oberan, P. Pavlović // *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. — 2011. — V. 206. — №. 11. — P. 921. ь перевод Peng, Y. Research on allelopathic effects of *Oxalis corymbosa*-an invasive species / Y. Peng, J. Hu, Z. Su // *Acta Prataculturae Sinica*. — 2007. — V. 16. — №. 5. — P. 90.
115. Dorning, M. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects / M. Dorning, D. Cipollini // *Plant Ecology*. — 2006. — V. 184. — № 2. — P. 287.
116. El—Keblawy, A. Impacts of the invasive exotic *Prosopis juliflora* (Sw.) DC on the native flora and soils of the UAE / A. El—Keblawy, A. Al—Rawai // *Plant Ecology*. — 2007. — V. 190. — № 1. — P. 23.
117. Fang, K. Tissue—specific and geographical variation in endophytic fungi of *Ageratina adenophora* and fungal associations with the environment / K. Fang, Y. F. Miao, L. Chen, J. Zhou, Z. P. Yang, X. F. Dong, H. B. Zhang // *Frontiers in microbiology*. — 2019. — V. 10. — P. 2919.
118. Fisher, R. A. *The Design of Experiments* / R. A. Fisher. — 9th edition. — Edinburgh : Oliver and Boyd, 1971. — 248 p.
119. Gaivelyte, K. Variation of quantitative composition of phenolic compounds in rowan (*Sorbus aucuparia* L.) leaves during the growth season / K. Gaivelyte, V. Jakstas, A. Razukas, V. Janulis // *Natural Product Research*. — 2014. — V. 28. — № 13. — P. 1018.
120. Gioria, M. Resource competition in plant invasions : emerging patterns and research needs / M. Gioria, B. A. Osborne // *Frontiers in plant science*. — 2014. — V. 5. — P. 501.
121. Gioria, M., Hulme, P. E., Richardson, D. M., Pyšek, P. Why Are Invasive Plants Successful? / M. Gioria, P. E. Hulme, D. M. Richardson, P. Pyšek // *Annual Review of Plant Biology*. — 2023. — V. 74. — P. 9.1.
122. Glushakova, A. M. Soil yeast communities under the aggressive invasion of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) / A. M. Glushakova, A. V. Kachalkin, I. Y. Chernov // *Eurasian soil science*. — 2015. — V. 48. — №. 2. — P. 201.
123. Glushakova, A. M. The influence of *Aster x salignus* Willd. invasion on the diversity of soil yeast communities / A. M. Glushakova, A. V. Kachalkin, I. Y. Chernov // *Eurasian soil science*. — 2016. — V. 49. — №. 7. — P. 792.

124. Gómez-Aparicio, L. Neighbourhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests / L. Gómez-Aparicio, C. D. Canham // *Journal of Ecology*. — 2008. — V. 96. — № 3. — P. 447.
125. Grove, S. Mycorrhizae, invasions, and the temporal dynamics of mutualism disruption / S. Grove, K. A. Haubensak, C. Gehring, I. M. Parker // *Journal of Ecology*. — 2017. — V. 105. — № 6. — P. 1496.
126. Gruntman, M. Evolution of plant defences along an invasion chronosequence : defence is lost due to enemy release—but not forever / M. Gruntman, U. Segev, G. Glauser, K. Tielbörger // *Journal of Ecology*. — 2017. — V. 105. — № 1. — P. 255.
127. Inderjit, D. K. M. M. On laboratory bioassays in allelopathy / D. K. M. M. Inderjit, K. M. M. Dakshini // *The botanical Review*. — 1995. — V. 61. — №1. — P. 28.
128. Inderjit. Are laboratory bioassays for allelopathy suitable for prediction of field responses? / Inderjit, L. A. Weston // *Journal of Chemical Ecology*. — 2000. — V. 26. — №9. — P. 2111.
129. Inderjit. Experimental designs for the study of allelopathy / Inderjit, R. M. Callaway // *Plant and Soil*. — 2003. — V. 256. — P. 1.
130. Inderjit. Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? / Inderjit, J. Weiner // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. — 2001. — V. 4. — № 1. — P. 3.
131. Inderjit. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy / Inderjit, D. A. Wardle, R. Karban, R. M. Callaway // *Trends in ecology & evolution*. — 2011. — V. 26. — № 12. — P. 655.
132. Invasive Species Compendium. Detailed coverage of invasive species threatening livelihoods and the environment worldwide : [Электронный ресурс]. Режим доступа : <https://www.cabi.org/>.
133. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. — Vienna : International Union of Soil Sciences (IUSS), 2022. — 234 p.
134. Jankowska, J. The allelopathic influence of *Taraxacum officinale* on the initial growth and development of *Festuca rubra* (L.) / J. Jankowska, G. A. Ciepiela, K. Jankowski, R. Kolczarek, J. Sosnowski, B. Wiśniewska-Kadżajan // *Journal of Ecological Engineering*. — 2014. — V. 15. — № 1. — P. 38.
135. Janusauskaite, D. Leaf litter decomposition differences between alien and native maple species / D. Janusauskaite, L. Straigyte // *Baltic Forestry*. — 2011. — V. 17. — P. 189.

136. Janzen, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests / D. H. Janzen // *The American Naturalist*. — 1970. — V. 104. — № 940. — P. 501.
137. Jarchow, M. E. Allelopathy as a mechanism for the invasion of *Typha angustifolia* / M. E. Jarchow, B. J. Cook // *Plant Ecology*. — 2009. — V. 204. — № 1. — P. 113.
138. Jian—Guang, L. I. Leaf Volatiles from Host Tree *Acer negundo* : Diurnal Rhythm and Behavior Responses of *Anoplophora glabripennis* to Volatiles in Field / L. I. Jian—Guang, J. I. N. You—Ju, L. U. O. You—Qing, L. I. Jian—Guang // *Journal of Integrative Plant Biology*. — 2003. — V. 45. — № 2. — P. 177.
139. John, J. Methodology of allelopathy research : 1. Agroforestry systems / J. John, R. H. Patil, M. Joy, A. M. Nair // *Allelopathy Journal*. — 2006. — V. 18. — № 2. — P. 173.
140. Kleunen van, M. A metaanalysis of trait differences between invasive and noninvasive plant species / M. Kleunen van, E. Weber, M. Fischer // *Ecology Letters*. — 2010 — V. 13. — № 2. — P. 235.
141. Kleunen van, M. Global exchange and accumulation of non—native plants / M. Kleunen van, W. Dawson, F. Essl, J. Pergl, M. Winter, E. Weber, H. Kreft, P. Weigelt, J. Kartesz, J. Nishino, L. A. Antonova, J. F. Barcelona, F. J. Cabezas, D. Cárdenas, J. Cárdenas—Toro, N. Castaño, E. Chacón, C. Chatelain, A. L. Ebel, E. Figueiredo, N. Fuentes, Q. J. Groom, L. Henderson, Inderjit, A. Kupriyanov, S. Masciadri, J. Meerman, O. Morozova, D. Mose, D. Nickrent, A. Patzelt, P. B. Pelsler, M. P. Baptiste, M. Poopath, M. Schulze, H. Seebens, W. Shu, J. Thomas, M. Velayos, J. J. Wieringa, P. Pyšek // *Nature*. — 2015. — V. 525. — № 7567. — P. 100.
142. Klironomos, J. N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities / J. N. Klironomos // *Nature*. — 2002. — V. 417. — № 6884. — P. 67.
143. Königer, M. Seasonal changes in the physiology of shade leaves of *Acer saccharum* / M. Königer, G. C. Harris, E. Kibler // *Journal of plant physiology*. — 2000. — V. 157. — № 6. — P. 627.
144. Kovacs, G. M. Mycorrhizae and other root—associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain / G. M. Kovacs, C. Szigetvari // *Phyton*. — 2002. — V. 42. — № 2. — P. 211.
145. Kowarik, I. Einführung und Ausbreitung nichteinheimischer Gehölzarten in Berlin und Brandenburg und ihre Folgen für Flora und Vegetation. Ein Modell für die Freisetzung gentechnisch veränderter Organismen / I. Kowarik // *Verhandlung des Botanischen Vereins von Berlin und Brandenburg*. — 1992. — V 3. — P. 1.

146. Kulmatiski, A. Changing soils to manage plant communities : activated carbon as a restoration tool in exarable fields / A. Kulmatiski // *Restoration Ecology*. — 2011. — V. 19. — №. 101. — P. 102.
147. Kulmatiski, A. Plant—soil feedbacks : a meta—analytical review / A. Kulmatiski, K. H. Beard, J. R. Stevens, S. M. Cobbold // *Ecology Letters*. — 2008. — V. 11. — № 9. — P. 980.
148. Kumar, A. S. Allelopathy and exotic plant invasion // *Plant communication from an ecological perspective. Signaling and communication in plants.* / A.S. Kumar, H. P. Bais, eds. F. Baluška, V. Ninkovic. — Berlin, Heidelberg : Springer, 2010. — 251 p.
149. Kumschick, S. Ecological impacts of alien species : quantification, scope, caveats and recommendations / S. Kumschick, M. Gaertner, M. Vilà, F. Essl, J. M. Jeschke, P. Pyšek, A. Ricciardi, S. Bacher, T. M. Blackburn, J. T. A. Dick, T. Evans, P. E. Hulme, I. Kühn, A. Mrugała, J. Pergl, W. Rabitsch, D. M. Richardson, A. Sendek, M. Winter // *BioScience*. — 2015. — V. 65. — № 1. — P. 55.
150. Lau, J. A. When two invasion hypotheses are better than one / J. A. Lau, E. H. Schultheis // *New Phytologist*. — 2015. — V. 205. — P. 958.
151. Levine, J. M. A meta—analysis of biotic resistance to exotic plant invasions / J. M. Levine, P. B. Adler, S. G. Yelenik // *Ecology letters*. — 2004. — V. 7. — №. 10. — P. 975.
152. Li, J. G. Leaf Volatiles from Host Tree *Acer negundo* : Diurnal Rhythm and Behavior Responses of *Anoplophora glabripennis* to Volatiles in Field / J. G. Li, Y. J. Jin, Y. Q. Luo, Z. C. Xu, H. J. Chen // *Journal of Integrative Plant Biology*. — 2003. — V. 45. — №. 2. — P. 177.
153. Li, S. Competition between cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) and companion species : Evidence for allelopathy / S. Li, Z. Nie, D. Zhang // *Field Crops Research*. — 2016. — V. 196. — P. 452.
154. Mahmoudi, N. Arbuscular mycorrhizal fungi in soil, roots and rhizosphere of *Medicago truncatula* : diversity and heterogeneity under semi—arid conditions / N. Mahmoudi, C. Cruz, M. Mahdhi, M. Mars, M. F. Caeiro // *PeerJ*. — 2019. — V. 7. — P. e6401.
155. Mangla, S. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants / S. Mangla, R. M. Callaway // *Journal of Ecology*. — 2008. — V. 96. — № 1. — P. 58.
156. Marler, M. J. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass / M. J. Marler, C. A. Zabinski, R. M. Callaway // *Ecology*. — 1999. — V. 80. — №. 4. — P. 1180.

157. Menzel, A. Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species / A. Menzel, S. Hempel, S. Klotz, M. Moora, P. Pyšek, M. C. Rillig, M. Zobel, I. Kühn // *Ecology*. — 2017. — V. 98. — №. 1. — P. 92.
158. Merceron, N. R. Killing it softly : girdling as an efficient eco—friendly method to locally remove invasive *Acer negundo* / N. R. Merceron, L. J. Lamarque, S. Delzon, A. J. Porté // *Ecological Restoration*. — 2016. — V. 34. — №. 4. — C. 297.
159. Mishyna, M. Evaluation of allelopathic activity of *Heracleum sosnowskyi* Manden fruits / M. Mishyna, V. T. Pham, Y. Fujii // *Allelopathy Journal*. — 2017. — V. 42. — №. 2. — P. 169.
160. Mishyna, M. Identification of octanal as plant growth inhibitory volatile compound released from *Heracleum sosnowskyi* fruit / M. Mishyna, N. Laman, V. Prokhorov, J. S. Maninang, Y. Fujii // *Natural product communications*. — 2015. — V. 10. — №. 5. — P. 771.
161. Morais, M. C. Seasonal variation in the leaf physiology of co—occurring invasive (*Hakea sericea*) and native (*Pinus pinaster*) woody species in a Mediterranean—type ecosystem / M. C. Morais, J. A. Cabral, B. Gonçalves // *Forest Ecology and Management*. — 2021. — V. 480. — P. 118662.
162. Morris, W. F. Direct and interactive effects of enemies and mutualists on plant performance : a meta—analysis / W. F. Morris, R. A. Hufbauer, A. A. Agrawal, J. D. Bever, V. A. Borowicz, G. S. Gilbert, J. L. Maron, C. E. Mitchell, I. M. Parker, A. G. Power, M. E. Torchin, D. P. Vázquez // *Ecology*. — 2007. — V. 88. — №. 4. — P. 1021.
163. Moyano, J. Invasive trees rely more on mycorrhizas, countering the ideal—weed hypothesis / J. Moyano, M. A. Rodríguez—Cabal, M. A. Nuñez // *Ecology*. — 2021. — V. 102. — №5. — P.e03330.
164. Nasir, H. Allelopathic potential of *Robinia pseudo—acacia* L / H. Nasir, Z. Iqbal, S. Hiradate, Y. Fujii // *Journal of chemical ecology*. — 2005. — V. 31. — № 9. — P. 2179.
165. Nielsen, J. A. Germination and growth responses of co—occurring grass species to soil from under invasive *Thymus vulgaris* / J. A. Nielsen, R. D. Frew, P. A. Whigam, R. M. Callaway, K. J. M. Dickinson // *Allelopathy Journal*. — 2015. — V. 35. — № 1— P. 139.
166. Nikolaeva, A. A. Allelopathic activity of *Acer negundo* L. leaf litter as a vector of invasion species into plant communities / A. A. Nikolaeva, E. V. Golosova, O. V. Shelepova // *BIO Web of Conferences*. — 2021. — V. 38. — P. 00088.
167. Nuismer, S. L. Moving beyond common—garden and transplant designs : insight into the causes of local adaptation in species interactions / S. L. Nuismer, S. Gandon // *The American Naturalist*. — 2008. — V. 171. — №5. — P. 658.

168. O'Hanlon—Manners, D. L. Losses of seeds of temperate trees to soil fungi : effects of habitat and host ecology / D. L. O'Hanlon—Manners, P. M. Kotanen // *Plant Ecology*. — 2006. — V. 187. — № 1. — P. 49.
169. Olson, B. E. Effects of invasive forb litter on seed germination, seedling growth and survival / B. E. Olson, R. T. Wallander // *Basic and Applied Ecology*. — 2002. — V. 3. — № 4. — P. 309.
170. Olszewska, M. A. Antioxidant activity of inflorescences, leaves and fruits of three *Sorbus* species in relation to their polyphenolic composition / M. A. Olszewska, P. Michel // *Natural Product Research*. — 2009. — V. 23. — № 16. — P. 1507.
171. Olszewska, M. A. Variation in the phenolic content and in vitro antioxidant activity of *Sorbus aucuparia* leaf extracts during vegetation / M. A. Olszewska // *Acta Poloniae Pharmaceutica*. — 2011. — V. 68. — № 6. — P. 937.
172. Online atlas of the British and Irish flora : [Электронный ресурс]. Режим доступа : <https://www.brc.ac.uk/plantatlas/>.
173. Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species — NOBANIS : [Электронный ресурс]. Режим доступа : www.nobanis.org.
174. Orr, S. P. Invasive plants can inhibit native tree seedlings : testing potential allelopathic mechanisms / S. P. Orr, J. A. Rudgers, K. Clay // *Plant Ecology*. — 2005. — V. 181. — № 2. — P. 153.
175. Pakpour, S. The invasive plant, *Brassica nigra*, degrades local mycorrhizas across a wide geographical landscape / S. Pakpour, J. Klironomos // *Royal Society Open Science*. — 2015. — V. 2. — № 9. — P. 150300.
176. Passarinho, J. A. Annual changes in the concentration of minerals and organic compounds of *Quercus suber* leaves / J. A. Passarinho, P. Lamosa, J. P. Baeta, H. Santos, C. P. Ricardo // *Physiologia Plantarum*. — 2006. — V. 127. — № 1. — P. 100.
177. Pavićević, M. Alelopatsko djelovanje ekstrakta listova običnog oraha i nekih invazivnih biljnih vrsta na klijanje pšenice (*Triticum aestivum* L.) i gorušice (*Sinapis alba* L.) : дисс. магистр биол. наук / Maša Pavićević. — Zagreb, 2013. — 42 p.
178. Ping, L. Volatiles released in succession from artificially damaged ashleaf maple leaves / L. Ping, Y. Shen, Y. Jin // *Functional plant biology*. — 2001. — V. 28. — № 6. — P. 513.
179. Powell, K. I. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales / K. I. Powell, J. M. Chase, T. M. Knight // *American journal of botany*. — 2011. — V. 98. — № 3. — P. 539—548.

180. Putten, W. H. Plant—soil feedbacks : the past, the present and future challenges / W. H. Putten, R. D. Bardgett, J. D. Bever, T. M. Bezemer, B. B. Casper, T. Fukami, P. Kardol, J. N. Klironomos, A. Kulmatiski, J. A. Schweitzer, K. N. Suding, J. Van de Voorde, D. A. Wardle // *Journal of Ecology*. — 2013. — V. 101. — № 2. — P. 265.
181. Rafikova, O. S. Leaf water extracts from invasive *Acer negundo* do not inhibit seed germination more than leaf extracts from native species / O. S. Rafikova, D. V. Veselkin // *Management of Biological Invasions*. — 2022. — V. 13. — № 4. — P. 705.
182. Rafikova, O. Seed germination of native plants in soil transformed by invasive plants *Acer negundo* and *Heracleum sosnowskyi* / O. Rafikova, O. Kiseleva, D. Veselkin // *E3S Web of Conferences*. EDP Sciences. — 2020. — V. 176. — P. 03002.
183. Ranal, M. A. How and why to measure the germination process? / M.A. Ranal, D.G. Santana // *Brazilian Journal of Botany*. — 2006. — V. 29. — № 1. — P. 1.
184. Reinhart, K. O. Soil biota and invasive plants / K. O. Reinhart, R. M. Callaway // *New Phytologist*. — 2006. — V. 170. — P. 445.
185. Reinhart, K. O. Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America / K. O. Reinhart, R. M. Callaway // *Ecological Applications*. — 2004. — V. 14. — № 6. — P. 1737.
186. Richardson, D. M. Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions / D. M. Richardson, P. Pyšek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, C. J. West // *Diversity and distributions*. — 2000. — V. 6. — № 2. — P. 93.
187. Roberts, K. J. Effect of garlic mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara & Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi / K. J. Roberts, R. C. Anderson // *The American Midland Naturalist*. — 2001. — V. 146. — № 1. — P. 146.
188. Rudgers, J. A. Non-native grass alters growth of native tree species via leaf and soil microbes / J. A. Rudgers, S. Orr // *Journal of Ecology*. — 2009. — V. 97. — № 2. — P. 247.
189. Rudrappa, T. Root—secreted allelochemical in the noxious weed *Phragmites australis* deploys a reactive oxygen species response and microtubule assembly disruption to execute rhizotoxicity / T. Rudrappa, J. Bonsall, J. L. Gallagher, D. M. Seliskar, H. P. Bais // *Journal of chemical ecology*. — 2007. — V. 7. — № 1. — P. 1898.
190. Saccone, P. *Acer negundo* invasion along a successional gradient : early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics / P. Saccone, J.—P. Pagès, J. Girel, J.—J. Brun, R. Michalet // *New Phytologist*. — 2010. — V. 187. — P. 831.
191. Sachse, D. Significant seasonal variation in the hydrogen isotopic composition of leaf—wax lipids for two deciduous tree ecosystems (*Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus*) /

D. Sachse, A. Kahmen, G. Gleixner // *Organic Geochemistry*. — 2009. — V. 40. — №. 6. — P. 732.

192. Safari, H. Allelopathic effects of *Thymus kotschyanus* on seed germination and initial growth of *Bromus tomentellus* and *Trifolium repens* / H. Safari, A. Tavili, M. Saberi // *Frontiers of Agriculture in China*. — 2010. — V. 4. — №. 4. — P. 475.

193. Sauter, J. J. Seasonal changes in content of starch, protein and sugars in the twig wood of *Salix caprea* L. / J. J. Sauter, S. Wellenkamp // *Holzforschung*. 1998. — № 52. — P. 255.

194. Shah, M. A. Arbuscular mycorrhizal status of some Kashmir Himalayan alien invasive plants / M. A. Shah, Z. A. Reshi, D. Khasa // *Mycorrhiza*. — 2009. — V. 20. — №. 1. — P. 67.

195. Sharma, N. K. Effect of aqueous extracts of *Populus deltoids* M. on germination and seedling growth. 1. Wheat / N. K. Sharma, J. S. Samra, H. P. Sing // *Allelopathy Journal*. — 2000. — V. 7. — №1. — P. 56.

196. Smith, M. S. Links between belowground and aboveground resource—related traits reveal species growth strategies that promote invasive advantages / M. S. Smith, J. D. Fridley, M. Goebel, T. Bauerle // *PLoS One*. — 2014. — V. 9. — № 8. — P. 1.

197. Stinson, K. A. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms / K. A. Stinson, S. A. Campbell, J. R. Powell, B. E. Wolfe, R. M. Callaway, G. C. Thelen, S. G. Hallett, D. Prati, J. N. Klironomos // *PLoS Biology*. — 2006. — V. 4. — № 5. — P. e140.

198. Strugstad, M. A summary of extraction, synthesis, properties, and potential uses of juglone : A literature review / M. Strugstad, S. Despotovski // *Journal of Ecosystems and Management*. — 2012. — V. 13. — №. 3. — P. 1.

199. Suding, K. N. Species effects on resource supply rates : do they influence competitive interactions? / K. N. Suding, J. R. Larson, E. Thorsos, H. Steltzer, W. D. Bowman // *Plant Ecology*. — 2004. — V. 175. — №. 1. — P. 47.

200. Szabó, L. G. Juglone index : A possibility for expressing allelopathic potential of plant taxa with various life strategies / L. G. Szabó // *Acta Botanica Hungarica*. — 2000. — V. 42. — №. 1—4. — P. 295.

201. Thorpe, A. S. Root exudate is allelopathic in invaded community but not in native community : field evidence for the novel weapons hypothesis / A. S. Thorpe, G. C. Thelen, A. Diaconu, R. M. Callaway // *Journal of Ecology*. — 2009. — V. 97. — № 4. — P. 641.

202. Tian, Y. H. Addition of activated charcoal to soil after clearing *Ageratina adenophora* stimulates growth of forbs and grasses in China / Y. H. Tian, Y. L. Feng, C. Liu // *Tropical Grasslands*. — 2007. — V. 41. — P. 285.
203. Timbal, J. Preliminary study on the effect of *Molinia caerulea* on growth and mycorrhizal status of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings / J. Timbal, J. Gelpe, J. Garbaye // *Annales des Sciences Forestières*. — 1990. — V. 47. — №. 6. — P. 643.
204. Tseng, M. H. Allelopathic Potential of *Macaranga tanarius* (L.) Muell.—Arg / M. H. Tseng, Y. H. Kuo, Y. M. Chen, C. H. Chou // *Journal of chemical ecology*. — 2003. — V. 29. — № 5. — P. 1269.
205. Veselkin D. V. Mycorrhiza formation in ash—leaved maple (*Acer negundo* L.) within the urbanization gradient / D. V. Veselkin, N. E. Prokina // *Russian Journal of Biological Invasions*. — 2016. — V. 7. — №. 2. — P. 123.
206. Veselkin, D. V. Levels of leaf damage by phyllophages in invasive *Acer negundo* and native *Betula pendula* and *Salix caprea* / D. V. Veselkin, N. B. Kuyantseva, O. E. Chashchina, A. G. Mumber, G. A. Zamshina, D. A. Molchanova // *Russian Journal of Ecology*. — 2019. — V. 50. — № 6. — P. 511.
207. Veselkin, D. V. The structure of absorbing roots in invasive and native maple species / D. V. Veselkin, S. V. P'yankov, M. A. Safonov, A. A. Betekhtina // *Russian Journal of Ecology*. — 2017. — V. 48. — №. 4. — P. 303.
208. Vila, M. Ecological impacts of invasive alien plants : a meta—analysis of their effects on species, communities and ecosystems / M. Vila, J. L. Espinar, M. Hejda, P. E. Hulme, V. Jarosik, J. L. Maron, J. Pergl, U. Schaffner, Y. Sun, P. Pysek // *Ecology Letters*. — 2011. — V. 14. — № 7. — P. 702.
209. Vivanco, J. M. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry : novel weapons and exotic invasion / J. M. Vivanco, H. P. Bais, F. R. Stermitz, G. C. Thelen, R. M. Callaway // *Ecology Letters*. — 2004. — V. 7. — № 4. — P. 285.
210. Weidenhamer, J. D. Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function / J. D. Weidenhamer, R. M. Callaway // *Journal of chemical ecology*. — 2010. — V. 36. — № 1. — P. 59.
211. Zhang C. Effects of Eucalyptus litter and roots on the establishment of native tree species in Eucalyptus plantations in South China / C. Zhang, X. Li, Y. Chen, J. Zhao, S. Wan, Y. Lin, S. Fu // *Forest Ecology and Management*. — 2016. — V. 375. — P. 76.
212. Zhang, C. Allelopathic effects of leaf litter and live roots exudates of *Eucalyptus* species on crops / C. Zhang, S. Fu // *Allelopathy Journal*. — 2010. — V. 26. — № 1. — P. 91.

213. Zhang, Y. Arbuscular mycorrhizal structure and fungi associated with mosses / Y. Zhang, L. D. Guo // *Mycorrhiza*. — 2007. — V. 17. — №. 4. — P. 319.

214. Zhang, Z. Effect of allelopathy on plant performance : a meta—analysis / Z. Zhang, Y. Liu, L. Yuan, E. Weber, M. Kleunen // *Ecology Letters*. — 2021. — V. 24. — № 2. — P. 348.

ПРИЛОЖЕНИЯ



**Уральский
федеральный
университет**

имени первого Президента
России Б.Н. Ельцина

Институт естественных наук и
математики

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования «Уральский федеральный университет
имени первого Президента России Б.Н. Ельцина» (УрФУ)

Институт естественных наук и математики

ул. Куйбышева, 48а, г. Екатеринбург, 620026

тел.: +7 (343) 389-97-03

ул. Тургенева, 4, г. Екатеринбург, 620075

тел.: + 7 (343) 389-94-67

e-mail: insma@urfu.ru, <http://insma.urfu.ru>

и 33.15-05/2-123 от 18.05.2023г.

Первый проректор

Уральского федерального университета

имени первого Президента России Б.Н. Ельцина

к. ф. н., доцент Д. В. Бугров



Справка

о внедрении в учебный процесс департамента биологии и фундаментальной медицины Института естественных наук и математики УрФУ результатов кандидатской диссертационной работы Рафиковой Олеси Сергеевны «Аллелопатическая активность листьев *Acer negundo* L. и почв из сообществ с его доминированием»

Результаты диссертационной работы Рафиковой Олеси Сергеевны «Аллелопатическая активность листьев *Acer negundo* L. и почв из сообществ с его доминированием»: особенности использования и осуществления экспериментов разного дизайна, лабораторных, вегетационных и полевых, в том числе, с разными способами задания контрольных вариантов опыта, а также результаты оценки аллелопатической активности листьев клена ясенелистного и почв из сообществ с его доминированием – внедрены в учебный процесс Института естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина при изучении дисциплины методика экологического эксперимента.

Директор

Института естественных наук и математики

Уральского федерального университета

имени первого Президента России Б.Н. Ельцина

к. ф.-м. н. доцент



С.А. Рогожин

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Характеристика растительности участков и их местоположение

Таблица Б.1 – Характеристика участков

Участок	Доминанты древесно- кустарникового яруса	Травяно- кустарничковый ярус	Проективное покрытие травяно- кустарникового яруса, %	Сомкнутость крон
Участки вегетационных экспериментов (2016-2018 г.) [Екшибаров, 2017]				
Контроль для участка I (Шарташ)	-	<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb., <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub, <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Geranium</i> sp., <i>Plantago major</i> L., <i>Poa</i> sp., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Tussilago farfara</i> L., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski, <i>Impatiens glandulifera</i> Royle, <i>Urtica dioica</i> L.	100	-
Участок I (Проезжая)	<i>Acer negundo</i> L.	<i>Urtica dioica</i> L.	20	0.90
Контроль для участка II (дорога у Селькоровск ой)	<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Populus</i> sp.	<i>Achillea millefolium</i> L., <i>Trifolium medium</i> L., <i>Agrostis</i> sp., <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Argentina anserina</i> (L.) Rydb., <i>Artemisia</i> sp., <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub, <i>Pimpinella saxifraga</i> L., <i>Plantago major</i> L., <i>Plantago media</i> L., <i>Poa</i> sp., <i>Sonchus arvensis</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg.	80-90	0.30
Участок II (Селькоровс кая)	<i>Acer negundo</i> L.	<i>Chenopodium album</i> L., <i>Rumex acetosa</i> L., <i>Urtica dioica</i> L.	2-5	0.90
Контроль для участка III (ЦПКиО)	<i>Populus</i> sp., <i>Prunus padus</i> L., <i>Malus</i> sp., <i>Sorbus</i> sp.	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski., <i>Geum urbanum</i> L., <i>Impatiens glandulifera</i> Royle, <i>Plantago major</i> L., <i>Ribes rubrum</i> L., <i>Tussilago farfara</i> L., <i>Urtica dioica</i> L.,	фрагмен тарно, от 0 до 70–100	0.70

Участок	Доминанты древесно- кустарникового яруса	Травяно- кустарничковый ярус	Проектное покрытие травяно- кустарникового яруса, %	Сомкнутость крон
Участок III (Базовый)	<i>Acer negundo</i> L.	<i>Urtica dioica</i> L.	5-7	0.95
Участок IV (отрицатель- ный контроль, Широкая речка, загородный луг)	-	<i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub, <i>Calamagrostis</i> sp., <i>Carum carvi</i> L., <i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Besser, <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski, <i>Lathyrus pratensis</i> L., <i>Medicago</i> sp., <i>Melilotus albus</i> Medikus, <i>Phleum pratense</i> L., <i>Pimpinella saxifraga</i> L., <i>Poa</i> sp., <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch., <i>Rumex acetosa</i> L., <i>Tanacetum vulgare</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., <i>Trifolium arvense</i> L., <i>Trifolium medium</i> L., <i>Tussilago farfara</i> L., <i>Vicia cracca</i> L.	100	-
Кольцово	<i>Acer negundo</i> L., <i>Prunus padus</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth	<i>Arabis pendula</i> L., <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Carduus crispus</i> Guirão ex Nyman, <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv., <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs, <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier, <i>Geranium sibiricum</i> L., <i>Geum aleppicum</i> Jacq., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Ranunculus auricomus</i> L., <i>Tanacetum vulgare</i> L., <i>Tussilago farfara</i> L.	3	0.95

Участок	Доминанты древесно-кустарникового яруса	Травяно-кустарничковый ярус	Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	Сомкнутость крон
Кольцово (контроль)	-	<i>Achillea millefolium</i> L., <i>Alchemilla</i> sp., <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Artemisia vulgaris</i> L., <i>Bromopsis inermis</i> Leyss., <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik., <i>Carum carvi</i> L., <i>Chenopodium album</i> L., <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop., <i>Crepis tectorum</i> L., <i>Dianthus barbatus</i> L., <i>Elymus caninus</i> (L.) L., <i>Elymus repens</i> (L.) Gould, <i>Epilobium angustifolium</i> L., <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Erysimum cheiranthoides</i> L., <i>Galeopsis bifida</i> Boenn., <i>Galium album</i> Mill., <i>Geranium sibiricum</i> L., <i>Geum aleppicum</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Lapsana communis</i> L., <i>Lathyrus pratensis</i> L., <i>Lepidotheca suaveolens</i> (Pursh.) Nutt., <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke, <i>Pastinaca sativa</i> L., <i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Delarbre, <i>Poa nemoralis</i> L., <i>Poa palustris</i> L., <i>Poa pratensis</i> L., <i>Potentilla anserina</i> L., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Sisymbrium officinale</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., <i>Thlaspi arvense</i> L., <i>Trifolium repens</i> L., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Valeriana wolgensis</i> Kazak., <i>Vicia cracca</i> L.	74	-

Участок	Доминанты древесно- кустарникового яруса	Травяно- кустарничковый ярус	Проективное покрытие травяно- кустарникового яруса, %	Сомкнутость крон
Лес	<i>Betula pendula</i> Roth, <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Populus tremula</i> L.	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Alchemilla</i> sp., <i>Betonica officinalis</i> L., <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Carex montana</i> L., <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Galium boreale</i> L., <i>Geranium pseudosibiricum</i> J.Mayer, <i>Geranium sylvaticum</i> L., <i>Geum aleppicum</i> Jacq., <i>Hieracium subpellucidum</i> (Norrl.) Norrl., <i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh., <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd., <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt, <i>Milium effusum</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Prunella vulgaris</i> L., <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn, <i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem., <i>Pyrola media</i> Sw., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus auricomus</i> L., <i>Rubus saxatilis</i> L., <i>Trientalis europaea</i> L., <i>Vaccinium vitis-ideae</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Veronica officinalis</i> L., <i>Viola nemoralis</i> Kütz	89	0.45
Участки лабораторных и полевых экспериментов (2019 г.)				
Юго-Западный лесопарк				
ЮЗ_1_An+	<i>Acer negundo</i> L., <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Crataegus sanguinea</i> Pall., <i>Prunus virginiana</i> L.	<i>Arabis pendula</i> L., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Geum aleppicum</i> Jacq., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce,	65	0.93

Участок	Доминанты древесно-кустарникового яруса	Травяно-кустарничковый ярус	Проективное покрытие травяно-кустарникового яруса, %	Сомкнутость крон
Ю3_1_An+		<i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Stellaria media</i> (L.) Vill., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Viola nemoralis</i> Kütz.,		
Ю3_1_An- (контроль)	<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Malus baccata</i> (L.) Borkh., <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Prunus padus</i> L.	<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb., <i>Alchemilla</i> sp., <i>Arabis pendula</i> L., <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Carex montana</i> L., <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv., <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs, <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Galium boreale</i> L., <i>Geranium sylvaticum</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Lilium pilosiusculum</i> (Freyn) Miscz., <i>Linnaea borealis</i> L., <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt, <i>Melica nutans</i> L., <i>Milium effusum</i> L., <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Poa nemoralis</i> L., <i>Pyrola media</i> Sw., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Rubus saxatilis</i> L., <i>Solidago virgaurea</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L.	40	0.93
Ю3_2_An+	<i>Acer negundo</i> L., <i>Larix sibirica</i> Ledeb.	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb., <i>Agrostis capillaris</i> L., <i>Arabis pendula</i> L.,	80	0.90

Участок	Доминанты древесно-кустарникового яруса	Травяно-кустарничковый ярус	Проектное покрытие травяно-кустарникового яруса, %	Сомкнутость крон
Ю3_2_An+		<i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Cuscuta europaea</i> L., <i>Geum aleppicum</i> Jacq. <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib., <i>Milium effusum</i> L., <i>Myosotis palustris</i> (L.) Nathh., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Poa remota</i> Forselles, <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Stellaria media</i> (L.) Vill., <i>Thalictrum aquilegifolium</i> L., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L.		
Ю3_2_An- (контроль)	<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Prunus padus</i> L., <i>Betula pubescens</i> Ehrh., <i>Acer negundo</i> L., <i>Prunus maackii</i> Rupr., <i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>Betula pendula</i> Roth	<i>Actaea erythrocarpa</i> (Fisch.) Kom., <i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb., <i>Agrostis capillaris</i> L., <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Carex montana</i> L., <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv., <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs, <i>Fragaria × ananassa</i> (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier, <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Geranium sylvaticum</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd., <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt, <i>Milium effusum</i> L., <i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv., <i>Orthilia secunda</i> (L.) House, <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Poa remota</i> Forselles, <i>Pyrola media</i> Sw., <i>Ranunculus auricomus</i> L., <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Rubus saxatilis</i> L.,	70	0.92

Участок	Доминанты древесно-кустарничкового яруса	Травяно-кустарничковый ярус	Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	Сомкнутость крон
ЮЗ_2_Ап- (контроль)		<i>Solidago virgaurea</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i> L., <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Viola nemoralis</i> Kütz.		
Ботанический сад УрО РАН				
Ботсад_1_ Ап+	<i>Acer negundo</i> L., <i>Prunus padus</i> L., <i>Prunus maackii</i> Rupr.	<i>Aegopodium podagraria</i> L. <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Campanula rapunculoides</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Geum aleppicum</i> Jacq., <i>Impatiens glandulifera</i> Royle, <i>Lamium album</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Poa nemoralis</i> L., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., <i>Urtica dioica</i> L.	5	0.93
Ботсад_1_ Ап- (контроль)	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>Prunus padus</i> L., <i>Acer negundo</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Lamium album</i> L., <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib., <i>Urtica dioica</i> L.	1	0.94
Ботсад_2_ Ап+	<i>Acer negundo</i> L., <i>Populus alba</i> L., <i>Populus balsamifera</i> L.	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., <i>Carex montana</i> L., <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Convallaria majalis</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Geranium sibiricum</i> L., <i>Geum aleppicum</i> Jacq., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Lamium album</i> L., <i>Luzula pallescens</i> Sw., <i>Myosotis sparsiflora</i> J.C.Mikan ex Pohl, <i>Poa remota</i> Forselles,	80	0.93

Участок	Доминанты древесно-кустарникового яруса	Травяно-кустарничковый ярус	Проективное покрытие травяно-кустарникового яруса, %	Сомкнутость крон
Ботсад_2_ An+		<i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Symphytum officinale</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Valeriana wolgensis</i> Kazak., <i>Vicia sepium</i> L.		
Ботсад_2_ An- (контроль)	<i>Prunus padus</i> L., <i>Tilia cordata</i> Mill., <i>Quercus robur</i> L., <i>Acer negundo</i> L.	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm., <i>Asarum europaeum</i> L., <i>Geum aleppicum</i> Jacq., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Urtica dioica</i> L.	3	0.94
ЦПКиО им. Маяковского				
ЦПКиО_ An+	<i>Acer negundo</i> L., <i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marshall	<i>Actaea erythrocarpa</i> (Fisch.) Kom., <i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Arabis pendula</i> L., <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Cuscuta europaea</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib., <i>Plantago major</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus auricomus</i> L., <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Urtica dioica</i> L.	60	0.93
ЦПКиО_ An- (контроль)	<i>Betula pendula</i> Roth, <i>Prunus padus</i> L., <i>Crataegus sanguinea</i> Pall., <i>Acer negundo</i> L., <i>Populus balsamifera</i> L.	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Alchemilla</i> sp., <i>Arctium tomentosum</i> Mill., <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Galium album</i> Mill., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib., <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt, <i>Orthilia secunda</i> (L.) House, <i>Poa palustris</i> L.,	35	0.94

Участок	Доминанты древесно-кустарникового яруса	Травяно-кустарничковый ярус	Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	Сомкнутость крон
ЦПКиО_Ап- (контроль)		<i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz., <i>Rubus saxatilis</i> L., <i>Stellaria media</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Vicia sepium</i> L.		

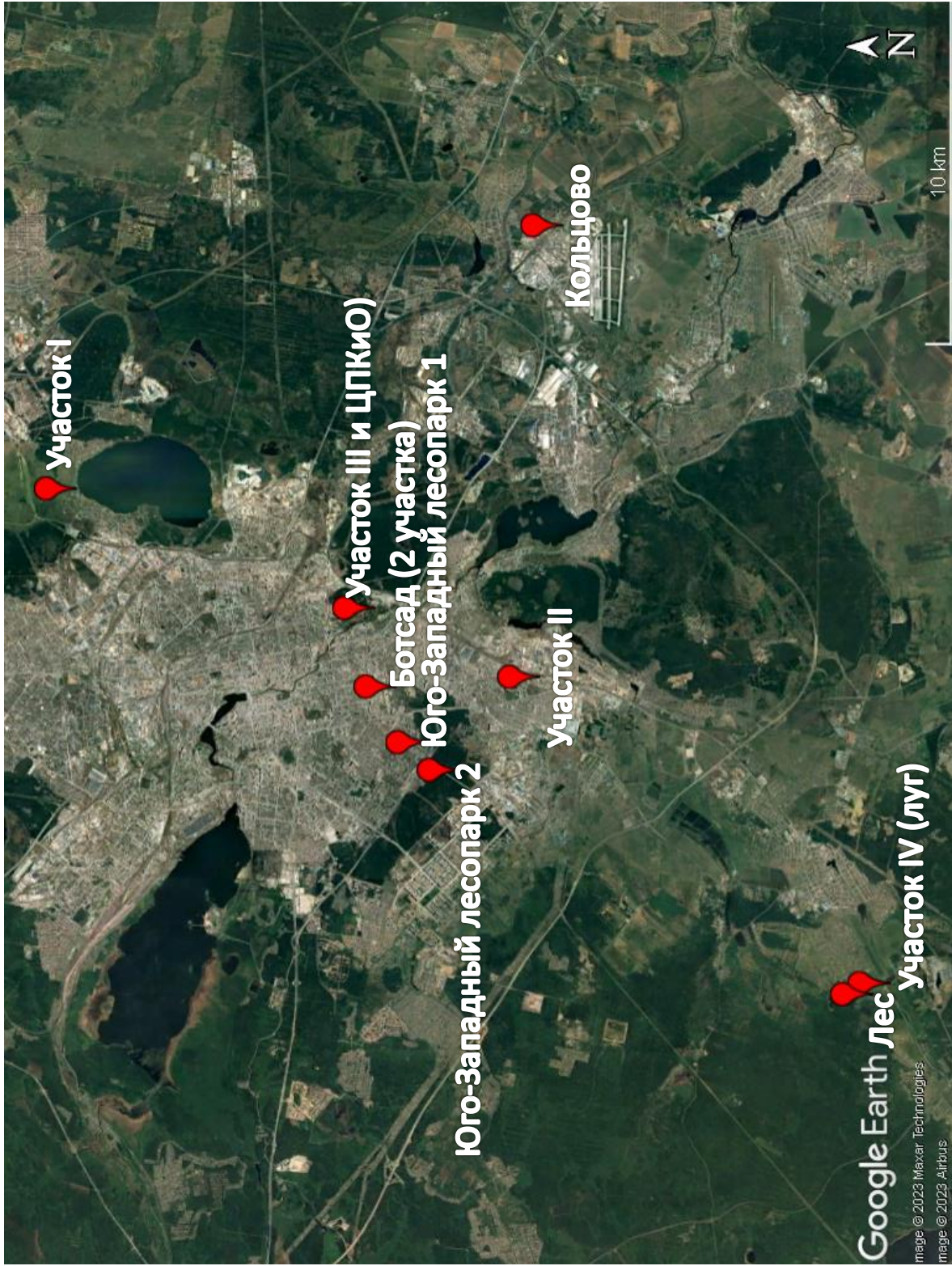


Рисунок Б.1 – Карта размещения участков на территории г. Екатеринбург и его окрестностей