

ВЛИЯНИЕ ВОДНЫХ ВЫТЯЖЕК ИЗ ЛИСТЬЕВ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО И ЛИСТЬЕВ МЕСТНЫХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ НА РАННЕЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

© 2022 г. Д. В. Веселкин^а, *, О. С. Рафикова^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: veselkin_dv@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.10.2021 г.

После доработки 01.11.2021 г.

Принята к публикации 03.11.2021 г.

Целью работы была проверка предположения об аллелопатической активности чужеродного (инвазивного) в Евразии вида дерева *Acer negundo*. В двух экспериментах, выполненных методом рулонной культуры, оценили влияние водных вытяжек из летних (зеленых) и осенних (расцвеченных) листьев разных древесных растений на раннее развитие *Festuca rubra*, *Sinapis alba* и *Trifolium repens*. Применяли четыре варианта водных вытяжек из листьев: инвазивного *Acer negundo* и местных видов древесных растений *Sorbus aucuparia*, *Prunus padus* и *Salix caprea*. Однозначно доказать, что водные вытяжки из листьев *A. negundo* влияют на раннее развитие тест-растений, не удалось. Эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* не отличались по силе от эффектов вытяжек из листьев местных растений *Prunus padus* и *Salix caprea*. Местный кустарник *Sorbus aucuparia* выраженно ингибировал раннее развитие тест-растений. В целом не получено свидетельств, что воздействия аллелопатического характера путем вымывания веществ из листьев могут быть реальным механизмом, обеспечивающим экологический успех *A. negundo* во вторичном ареале.

Ключевые слова: инвазивные растения, механизмы инвазивности, гипотеза нового оружия, Novel Weapons Hypothesis, аллелопатия, растительные тест-системы, рулонная культура

DOI: 10.31857/S0367059722020081

Один из вероятных механизмов экологического успеха чужеродных инвазивных растений во вторичных ареалах, посредством которого они влияют на местные растения и сообщества, — аллелопатия [1–5]. Гипотеза “нового оружия” — Novel Weapons Hypothesis, NWH [2], предполагает, что благодаря высвобождению уникальных химических соединений, к которым местные виды не приспособлены, некоторые инвазивные виды могут получать конкурентные преимущества или реализовывать средообразующие воздействия [2, 3]. Накоплено много подтверждений прямых аллелопатических эффектов со стороны инвазивных растений на местные растения [обзоры: 6, 7]. В мета-анализе на основе 378 публикаций [7] установлено, что аллелопатические эффекты в среднем снижали продуктивность растений на 25%. При этом влияние чужеродных видов на местные было более негативным по сравнению с влиянием местных видов на местные [7]. Однако ингибирующее аллелопатическое влияние чужеродных растений подтверждается не всегда. Например, аллелопатические эффекты не найдены в отношении следующих инвазивных видов: *Euphorbia esula* L. [8], *Centaurea stoebe* L. [8, 9], *Solida-*

go gigantea Ait. [10], *Impatiens glandulifera* Royle [10, 11], *Erigeron annuus* (L.) Pers. [10], *Thymus vulgaris* L. [12]. Таким образом, несмотря на преобладание результатов, подтверждающих предположение об аллелопатической активности инвазивных растений, это предположение не универсально для объяснения экологического успеха конкретных видов.

Противоречивы сведения об аллелопатии *Acer negundo* L., который относят к группе видов-трансформеров [13]. В отношении аллелопатической активности *A. negundo* опубликовано несколько подтверждений [14–17]. Однако есть также и случаи, когда наблюдаемые эффекты были неясными или отсутствовали [18–20].

Относительно мало известно о соотношении конспецифичных и гетероспецифичных (направленных соответственно на представителей своего или других видов) аллелопатических эффектов инвазивных растений [21]. Одна из гипотез, объясняющая способность чужеродных растений создавать сообщества с высоким уровнем доминирования, состоит в том, что инвайдеры могут трансформировать условия в неблагоприятную сторону для конкурирующих видов, но благопри-

ятную для собственного развития [22]. В частности, положительное аллелопатическое влияние на прорастание собственных семян установлено для *Lonicera maackii* [23]. Для *A. negundo* показано, что его сеянцы улучшают условия роста для взрослых деревьев [24]. Для надежного суждения об аллелопатии как о механизме инвазии *A. negundo* необходимо накопление методически строгих результатов по проверке кон- и гетероспецифичных эффектов в экспериментах разного дизайна.

Цель настоящей работы — в экспериментах, выполненных методом рулонных культур, оценить влияние водных вытяжек из летних (зеленых) и осенних (расцветенных) листьев *A. negundo* на его раннее развитие и развитие нескольких видов трав. Как наиболее вероятные на основании анализа опубликованных данных проверяли гипотезы: 1) водные вытяжки из листьев *A. negundo* отрицательно влияют на раннее развитие тест-растений; 2) гетероспецифичные эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* более негативны по сравнению с конспецифичными эффектами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При изучении аллелопатических эффектов в экспериментах с водными вытяжками рекомендуется [25–27] избегать: 1) применения в качестве единственного контроля дистиллированной воды; 2) отсутствия сравнения с воздействием местных видов; 3) измельчения растительного материала. При планировании работы мы учитывали эти требования.

Район исследования — г. Екатеринбург (56°50' с. ш., 60°35' в. д.), большой город с населением 1.4 млн человек, административный центр Свердловской области, расположенный в южно-таежной подзоне бореально-лесной зоны. В растительных сообществах подзоны преобладают сосновые (*Pinus sylvestris* L.) леса на дерново-подзолистых почвах и буроземах. Климат умеренно континентальный, зима длительная и холодная с устойчивым снежным покровом, лето короткое. Среднегодовая температура +3.0°C, средняя температура января –12.6°C, июля +19.0°C, среднегодовая сумма осадков 550–650 мм. Максимум осадков приходится на теплый сезон (май–август), в течение которого выпадает около 60–70% годовой суммы. Листья донорных растений для приготовления экстрактов собирали на территории крупного внутригородского общественного парка — Центрального парка культуры и отдыха им. В. Маяковского. Растительность парка формируют сосновые леса с примесью *Betula* spp., *Populus tremula* L., *Tilia* sp. В парке много декоративных посадок, в том числе интродуцентов: *Ulmus laevis* Pall., *Malus baccata* (L.) Borkh., *A. negundo*, *Syringa vulgar-*

is L., *Cotoneaster lucidus* Schldtl., *Caragana arborescens* Lam.

Растения-доноры. Изучали аллелопатическую активность одного инвазивного древесного вида *Acer negundo* и трех местных — *Sorbus aucuparia* L., *Prunus padus* L. и *Salix caprea* L. Все четыре вида обычны в подлеске урбанизированных лесов в районе г. Екатеринбурга и могут иметь жизненную форму кустарников, особенно *S. aucuparia* и *P. padus*, или невысоких деревьев (далее для краткости они называются деревьями или древесными растениями). Они занимают сходные местообитания и потенциально могут конкурировать друг с другом. Этим обусловлен их выбор для сравнительного исследования: *A. negundo* — североамериканский вид, являющийся инвазивным на большей части своего интродуцированного ареала [13, 28, 29], под его влиянием снижается разнообразие аборигенных растений [30–32]; *S. aucuparia* — кустарник или дерево семейства Rosaceae высотой обычно не более 7–10 м; *P. padus* — кустарник, иногда дерево семейства Rosaceae высотой до 10–15 м; *S. caprea* — невысокое (до 10 м) дерево семейства Salicaceae.

Тест-растения: *Festuca rubra* L. (сем. Poaceae; рыхлодерновинный многолетник); *Sinapis alba* L. (сем. Brassicaceae; однолетник); *Trifolium repens* L. (сем. Fabaceae; многолетник). Выбор видов тест-растений обусловлен следующими критериями: *F. rubra* и *T. repens* — обычные виды умеренно нарушенных местообитаний, в которые может вторгаться *A. negundo*; *S. alba* — стандартный тест-объект в исследованиях аллелопатии. Виды тест-растений — представители однодольных и двудольных, т.е. различаются таксономически. Кроме того, они образуют разные типы корневых симбиозов: *S. alba* — безмикоризный вид; *F. rubra* и *T. repens* образуют арбускулярную микоризу, а *T. repens* дополнительно вступает в симбиоз с азотфиксирующими ризобиями. Эти виды включены в настоящее исследование потому, что их реакция на преобразование условий под влиянием *A. negundo* ранее нами уже изучалась в эксперименте иного дизайна [19]. Все виды выращивали из покупных семян.

Сбор листьев и приготовление водных вытяжек. Свежие листья с 5 особей каждого донорного вида собирали на высоте 1.5–3 м независимо от ориентации кроны по сторонам света или внутри сообщества. Листья не измельчали, максимально сохраняя их целостность. Вытяжки готовили, заливая листья дистиллированной водой в соотношении 1 : 10 по массе [27], настаивали 24 ч в темном месте при комнатной температуре, затем фильтровали через фильтровальную бумагу. Колбы с готовыми вытяжками хранили в холодильнике при +4°C. Каждые 7 сут готовили свежие вытяжки.

Эксперимент. Для проращивания семян использовали цилиндрические прозрачные сосуды объемом 150 мл. Сосуды, полосы фильтровальной бумаги и кальки шириной 4 см и длиной 50 см предварительно 2 ч стерилизовали при 110°C. 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 5–7 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. Семена проращивали 21 сутки, ежедневно переставляя сосуды в случайном порядке. Подобная рандомизация позволяет избежать влияния случайных факторов. На 21-е сутки экспозиции определяли: 1) выживаемость — долю живых проростков по отношению к числу посеянных семян; 2) длину надземной части (мм) — расстояние от корневой шейки (места перехода зародышевого корешка в гипокотиль) до верхушки побега (*S. alba*, *T. repens* и *A. negundo*) или до верхушки самого длинного листа (*F. rubra*); 3) длину главного корня (мм).

Каждое сочетание параметров “вытяжка (5 вариантов) × вид тест-растения (4 варианта)” воспроизвели в 3 повторностях (сосудах). Таким образом, всего в одном эксперименте было 60 сосудов, которые экспонировали одновременно при одинаковых температуре и освещении. По этой схеме провели два эксперимента: первый — 29.07.2020–19.08.2020 г. с летними (зелеными) листьями деревьев; второй — 08.09.2020–29.09.2020 г. с осенними (расцветенными) листьями деревьев.

Статистический анализ данных осуществляли с помощью двух- и трехфакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Единичей наблюдения в статистическом анализе было значение признака в одном сосуде ($n = 120$). Признаки, измеренные в долях, предварительно подвергали арксинус-трансформации для приближения к условиям допустимости проведения ANOVA, но в таблицах и на рисунках указаны не преобразованные значения признаков. Для нивелирования видовых особенностей тест-растений использовали относительные показатели — относительную выживаемость и относительную длину корня. Их рассчитывали как отношение значения признака в данном сосуде к среднему значению соответствующего признака 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 признаки раннего

развития тест-растений, использовали информационный критерий Акаике (AIC). Расчеты выполнены в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007). При усреднении значений через символ \pm приведена стандартная ошибка (SE).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Факторы изменчивости признаков раннего развития тест-растений. Судя по минимальным значениям AIC (табл. 1), для оптимального описания состояния тест-растений необходимо использовать все три основных предиктора: 1) вариант вытяжки — вытяжки из листьев разных растений-доноров; 2) качество листьев (летние или осенние); 3) принадлежность тест-растения к тому или иному виду. Выживаемость и морфологические характеристики различались у разных видов тест-растений и в зависимости от варианта вытяжки (табл. 2). Кроме того, выживаемость и развитие тест-растений зависели от сезона года. Статистически значимыми были также многие взаимодействия факторов. Таким образом, общая структура изменчивости признаков состояния тест-растений сложная.

Для проверки наших рабочих гипотез важнее всего сравнение абсолютных значений признаков в зависимости от фактора “вариант вытяжки”. Поэтому далее в первую очередь обсуждаются эффекты, связанные с вариантами вытяжки, а факторы “вид тест-растений” (“группа тест-растений”) и “сезон” рассматривали как модифицирующие. В ANOVA расчеты выполняли с учетом основных факторов и их взаимодействий.

Влияние вытяжек разных растений-доноров на ранние этапы онтогенеза тест-растений. Наименьшие выживаемость и длина главного корня обычно наблюдались в вариантах с вытяжкой из листьев *S. aucuparia* (табл. 3), наименьшая длина надземной части — в варианте с водой или при развитии на вытяжках из листьев местных видов *S. caprea* и *S. aucuparia*. Ни выживаемость, ни морфологические параметры развития тест-растений при развитии на вытяжках из листьев *Acer negundo* не были минимальными по сравнению с другими вытяжками. Напротив, развитие тест-растений на вытяжках из листьев *A. negundo* происходило хорошими темпами — все показатели состояния тест-растений были близки к верхним значениям.

Влияние вытяжек из зеленых и расцветенных листьев на ранние этапы онтогенеза тест-растений. Выживаемость растений, длина надземной части и главного корня летом и осенью различались в зависимости от сезона (см. табл. 1). Летом и осенью средняя относительная выживаемость при проращивании на воде, вытяжках из листьев *S. caprea* и *A. negundo* не различалась. При этом

Таблица 1. Качество объяснения (значения *AIC*) и лучшие сочетания предикторов для объяснения изменчивости признаков раннего развития тест-растений

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

Таблица 2. Полученные в 3-факторном ANOVA уровни значимости влияния (*P*) факторов “вид тест-растений”, “сезон” и “вариант вытяжки” на признаки раннего развития тест-растений

Признак	Факторы			Взаимодействия факторов			
	вид тест-растений (<i>dF</i> = 2)	сезон (<i>dF</i> = 1)	вариант вытяжки (<i>dF</i> = 4)	вид тест-растений × сезон (<i>dF</i> = 2)	вид тест-растений × вариант вытяжки (<i>dF</i> = 8)	сезон × вариант вытяжки (<i>dF</i> = 4)	вид тест-растений × 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 главного корня	<0.0001	0.0003	<0.0001	0.6163	0.0004	<0.0001	0.0102

летом вытяжки из листьев *S. aucuparia* заметно больше снижали относительную выживаемость тест-растений, чем вытяжки из *S. caprea* и *A. negundo* (по критерию Тьюки на уровне минимум $P < 0.008$; рис. 1а). Вместе с тем различия между ингибирующей способностью вытяжек из летних и осенних листьев *S. aucuparia* были незначимы.

Сезонные особенности длины главного корня тест-растений проявлялись фактически исключительно в отношении вытяжек из *S. aucuparia*. Вытяжки как из зеленых летних, так и осенних расцвеченных листьев *S. caprea*, *P. padus* и *A. negundo* статистически значимо не угнетали рост корней по сравнению с водой (рис. 1б), но при этом вытяжки из расцвеченных осенних листьев в среднем обуславливали большее снижение относительной длины корня тест-растений, 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 $P = 0.0003$).

Развитие тест-растений на вытяжках из листьев *A. negundo* ни летом, ни осенью не сопровождалось снижением роста корней в большей степени, чем на вытяжках из листьев местных деревьев.

Раннее развитие трав и *A. negundo*. Чтобы оценить конспецифичные и гетероспецифичные составляющие аллелопатической активности *A. negundo*, мы сравнили, как разные вытяжки влияли на раннее развитие травянистых тест-растений (*Festuca rubra*, *Sinapis alba*, *Trifolium repens*) и самого *A. negundo*. Для этого при проведении ANOVA фактор “вид тест-растений” заменили фактором “группа тест-растений” с двумя категориями: травы и *A. negundo* (рис. 2).

Средняя абсолютная (т.е. не относительная) в двух экспериментах выживаемость травянистых растений была в 3 раза выше ($73 \pm 2\%$), чем выживаемость *A. negundo* ($24 \pm 3\%$) (различия по парному критерию Тьюки $P = 0.0001$). Относительная выживаемость трав была самой низкой на вытяжках из листьев *S. aucuparia*, а *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

Таблица 3. Значения признаков раннего развития (\pm SE) тест-растений при проращивании на разных вытяжках, усредненные для экспериментов с летними и осенними листьями

Признак, вид тест-растения	Вариант вытяжки				
	вода	местные деревья			<i>Acer negundo</i>
		<i>Salix caprea</i>	<i>Prunus padus</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>	
Выживаемость, %					
<i>Acer negundo</i>	35 \pm 2 ^a	30 \pm 9 ^{ab}	10 \pm 6 ^a	17 \pm 6 ^{ab}	30 \pm 4 ^{ab}
<i>Festuca rubra</i>	86 \pm 2 ^a	83 \pm 2 ^a	86 \pm 2 ^a	76 \pm 7 ^a	87 \pm 3 ^a
<i>Sinapis alba</i>	72 \pm 6 ^a	81 \pm 5 ^a	85 \pm 3 ^a	71 \pm 4 ^a	79 \pm 5 ^a
<i>Trifolium repens</i>	77 \pm 1 ^c	55 \pm 5 ^b	63 \pm 3 ^{bc}	27 \pm 6 ^a	64 \pm 4 ^{bc}
Длина надземной части, мм					
<i>Acer negundo</i>	41 \pm 5 ^a	33 \pm 4 ^a	41 \pm 6 ^a	46 \pm 8 ^a	52 \pm 8 ^a
<i>Festuca rubra</i>	58 \pm 1 ^a	63 \pm 2 ^{ab}	63 \pm 2 ^{ab}	56 \pm 3 ^a	65 \pm 2 ^b
<i>Sinapis alba</i>	32 \pm 1 ^a	56 \pm 3 ^c	59 \pm 3 ^c	47 \pm 5 ^b	56 \pm 2 ^c
<i>Trifolium repens</i>	13 \pm 1 ^a	20 \pm 1 ^{bc}	21 \pm 1 ^c	17 \pm 2 ^b	21 \pm 1 ^c
Длина главного корня, мм					
<i>Acer negundo</i>	38 \pm 13 ^a	18 \pm 6 ^a	28 \pm 15 ^a	13 \pm 8 ^a	40 \pm 12 ^a
<i>Festuca rubra</i>	78 \pm 1 ^d	46 \pm 4 ^b	56 \pm 4 ^c	21 \pm 6 ^a	42 \pm 7 ^b
<i>Sinapis alba</i>	49 \pm 6 ^b	55 \pm 3 ^b	52 \pm 6 ^b	25 \pm 8 ^a	51 \pm 2 ^b
<i>Trifolium repens</i>	70 \pm 4 ^c	49 \pm 6 ^c	67 \pm 6 ^b	21 \pm 6 ^a	51 \pm 6 ^b

Примечание. В каждой строке одинаковыми буквенными индексами обозначены значения, гомогенные по критериям Тьюки ($P < 0.05$), рассчитанным в двухфакторном ANOVA с факторами “сезон” и “вариант вытяжки”.

мость травянистых тест-растений, ни на относительную выживаемость *A. negundo*.

Средняя в двух экспериментах абсолютная (т.е. не относительная) длина главного корня у трав также была выше, чем у *A. negundo*, — 49 \pm 2 и 29 \pm 5 мм соответственно. Минимальная относительная длина корня зарегистрирована на вытяжках из листьев *S. aucuparia* и у трав (40 \pm 9%), и у *A. negundo* (28 \pm 15%). По парному критерию Тьюки различия относительной длины корня на воде и 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 корня проростков этого вида была больше, чем на воде, хотя и незначимо (относительная длина 138 \pm 52%). При этом длина корней трав на вытяжках из *A. negundo* была меньше, чем на воде, хотя также незначимо (относительная длина 78 \pm 7%). Однако в результате различия относительной длины корня 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 тест-растений и преимущественно положительно — на рост корней самого *A. negundo*. На примере реакций на вытяжки *A. negundo* можно продемонстри-

ровать видовые особенности травянистых растений: относительная длина корня меньше всего была у *F. rubra* (54 \pm 9%) и больше всего — у *S. alba* (109 \pm 9%); промежуточное положение, ближе к *F. rubra*, занимал *T. repens* (71 \pm 6%).

ОБСУЖДЕНИЕ

От многих экспериментов по оценке аллелопатической активности листовых вытяжек, в том числе проведенных на *Acer negundo* [14–18], наша работа отличается тем, что, наряду с дистиллированной водой, в качестве контролей мы использовали вытяжки из листьев местных растений. Этот подход дал неожиданные результаты. Использование местных видов деревьев для приготовления листовых вытяжек показало, что наша методика достаточно чувствительна и позволяет регистрировать отклики тест-растений, которые можно интерпретировать как указание на аллелопатическую активность. Мы наблюдали статистически надежные снижения выживаемости и изменение морфологических особенностей проростков при развитии тест-растений на одних вытяжках по сравнению с другими.

Результаты экспериментов с летними (зелеными) и осенними (расцветченными) листьями в общем были близкими: и летом, и осенью на листо-

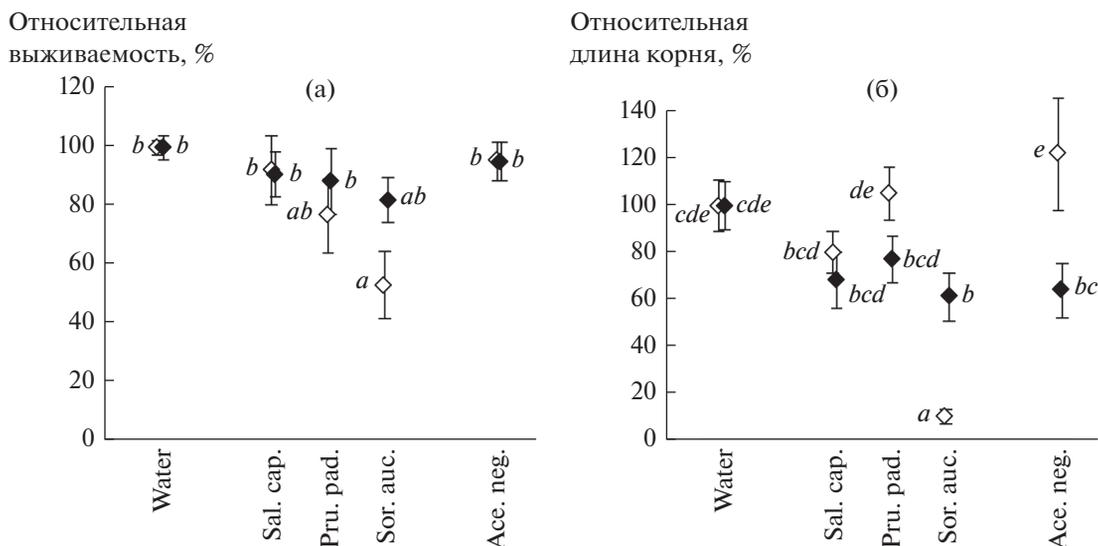


Рис. 1. Средние для всех видов тест-растений относительная выживаемость (а) и относительная длина главного корня (б) при проращивании на вытяжках из зеленых летних (◇) и расцветенных осенних (◆) листьев. Здесь и на рис. 2: water – вода; вытяжки: Sal. cap. – *Salix caprea*; Pru. pad. – *Prunus padus*; Sor. auc. – *Sorbus aucuparia*; Ace. neg. – *Acer negundo*; вертикальные линии – SE. Одинаковыми буквенными индексами показаны гомогенные по критерию Тьюки (при $P < 0.05$) значения.

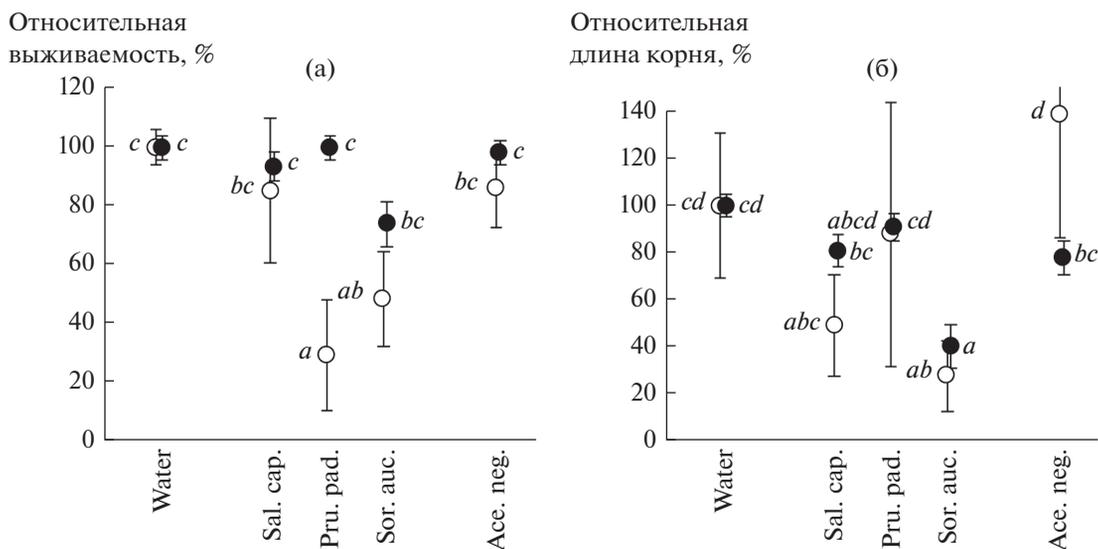


Рис. 2. Средние для всех видов травянистых тест-растений (●) и для *Acer negundo* (○) относительная выживаемость (а) и относительная длина главного корня (б) при проращивании на разных вытяжках.

вых вытяжках по сравнению с водой в среднем, хотя и не сильно, снижались выживаемость и длина корней тест-растений. 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 невозможно строго разделить эффекты, связанные, во-первых, с качеством листьев и, во-вторых, с усло-

виями роста тест-растений. Два эксперимента – с летними и осенними листьями – провели последовательно. Хотя условия были стандартизированы, нельзя полностью исключить вероятность эффектов, связанных, например, с длиной светового дня или изменением качества семян. Однако можно отметить, что в контрольном варианте – на воде – средние значения всех признаков тест-растений летом и осенью статистически не различались. Это позволяет интерпретировать наблюдавшиеся сезонные особенности реакций тест-

растений как преимущественно связанные с качеством листьев растений-доноров.

Заметный ингибирующий эффект на раннее развитие тест-растений оказал не инвазивный *A. negundo*, чего мы ожидали, а местный фоновый вид *Sorbus aucuparia*. При проращивании на вытяжках из ее листьев минимальными или близкими к минимальным были выживаемость и развитие корней. Ингибирующее воздействие *S. aucuparia* качественно не менялось в зависимости от того, проводился эксперимент летом или осенью, хотя ингибирующий эффект летних листьев был сильнее. Также ингибирующее воздействие *S. aucuparia* однозначно видно по реакции тест-растений, относящихся к жизненной форме и трав, и деревьев. Вытяжки из *S. aucuparia*, вероятно, действительно обладают аллелопатической активностью, конкретные механизмы которой было бы целесообразно исследовать. Согласно литературным данным [33–35], в листьях *S. aucuparia* подтвержден большой спектр вторичных метаболитов с потенциальной аллелопатической активностью: разнообразные органические кислоты, проантоцианиды, фенолы, флаваноиды, кверцетин. Интересны данные о высокой внутрисезонной изменчивости содержания фенольных соединений в листьях *S. aucuparia* с максимумом летом и снижением осенью [36]. Этим можно объяснить, почему вытяжки из летних листьев *S. aucuparia* имели более высокую ингибирующую активность по сравнению с вытяжками из осенних листьев. Заметим, что для двух растений-доноров из сем. Rosaceae, использованных в настоящей работе, по сравнению с другими местными видами древесных растений показано [37] наименьшее видовое богатство трав под их кронами (число видов трав/1 м²): *P. padus* – 5.9 ± 0.2; *S. aucuparia* – 6.2 ± 0.2; *Pinus sylvestris* – 7.0 ± 0.2; *Salix* spp. – 7.1 ± 0.4; *Betula* spp. – 7.1 ± 0.8; *Populus tremula* – 9.4 ± 0.5.

В среднем для всех тест-растений 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 тест-растения было примерно таким же, как влияние *S. caprea* и *P. padus*, и слабее, чем ингибирующее влияние *S. aucuparia*. Таким образом, наша первая гипотеза не подтвердилась, и предположение об аллелопатическом воздействии *A. negundo* не является убедительным объяснением его способности влиять на местные сообщества.

Однако такая интерпретация справедлива, только если не учитывать особенности конспецифичных и гетероспецифичных эффектов. Такую специфику предполагала наша вторая рабочая гипотеза. Согласно нашим данным, есть вероятность, что гетероспецифичные эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* могут быть более отрица-

тельными, чем конспецифичные. Хотя это положение и не получило абсолютной поддержки, но и не отвергнуто. Установленные различия в реакции семян *A. negundo* и семян трав на вытяжки *A. negundo* небольшие, проявились они только в отношении длины корней и только с определенной долей условности их можно расценить как свидетельство того, что гетероспецифичные эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* более негативны по сравнению с конспецифичными. Тем не менее стимулирование роста корней собственных семян и угнетение роста корней трав вытяжками *A. negundo* свидетельствуют о том, что для понимания значения аллелопатических взаимодействий учет специфики тест-растений не менее важен, чем учет специфики растений-доноров. Предположение о разных направленности и силе гетероспецифичных и конспецифичных эффектов *A. negundo* нуждается в дальнейшей более строгой проверке в экспериментах, которые позволили бы одновременно оценить вероятность кон- и гетероспецифичных эффектов у нескольких видов растений.

Поскольку мы не можем полностью отвергнуть вторую рабочую гипотезу, неправильно утверждать, что несправедлива первая гипотеза. По-видимому, при исследовании аллелопатии *A. negundo* необходимо ставить вопросы с обязательным разграничением гетеро- и конспецифичных эффектов и в целом с учетом видовой специфики растений-реципиентов. Другими словами, вместо вопроса “Проявляет ли *A. negundo* аллелопатические способности?” правильнее ставить вопрос “В отношении каких видов-реципиентов *A. negundo* проявляет аллелопатические способности?”.

Вывод о слабой или неоднозначной способности к аллелопатическим воздействиям расходится с более ранними заключениями о том, что *A. negundo* обладает аллелопатической активностью [14–18]. Эти работы основаны на сравнениях эффектов от вытяжек из листьев *A. negundo* с водой, а не с другими растениями. Мы наблюдали отсутствие выраженных аллелопатических эффектов вытяжек из *A. negundo* как по сравнению с водой, так и по сравнению с вытяжками из листьев аборигенных деревьев.

Возможно, что механизмы успеха инвазивных растений, рассматриваемые в рамках гипотез нового оружия (NWH) и отсутствия естественных врагов (ERN), могут проявляться согласованно, поскольку обе гипотезы основаны на предположении синтеза специфически действующих метаболитов [38]. Если рассматривать эффекты, связанные с химическим составом листьев, такая согласованность не исключена. Возможно, что вещества, участвующие в защите от фитофагов, находясь в листьях, могут проявлять аллелопати-

ческую активность после высвобождения из них. Ранее в отношении *A. negundo* были получены подтверждения как гипотезы ERH [39, 40], так и гипотезы NWH. Подтверждения гипотезы NWH распадаются на две группы: это или свидетельства возможности прямых аллелопатических эффектов [14–18], или свидетельства изменения под влиянием *A. negundo* почвенной биоты [19, 24, 41]. В пользу обоснованности гипотез, базирующихся на учете специфики химических веществ, свидетельствует широкий спектр у *A. negundo* вторичных метаболитов [42–45], включая алкалоиды, альдегиды, ароматические и гетероциклические соединения, карбоновые и жирные кислоты, кетоны, сложные эфиры, спирты, танины, терпеноиды, фитостероиды, флаваноиды и др. Для более надежного суждения о степени приложимости гипотезы NWH для объяснения инвазивного статуса *A. negundo* необходимо проведение не только лабораторных, но и вегетационных и полевых экспериментов разного дизайна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эксперимент по оценке влияния водных вытяжек из листьев *Acer negundo* на раннее развитие нескольких видов травянистых растений и самого *A. negundo* дал неоднозначные результаты. В нашем эксперименте не удалось уверенно доказать, что водные вытяжки из листьев *A. negundo* влияют на раннее развитие тест-растений. Вместе с тем наши данные не позволяют исключить вероятность, что *A. negundo* может демонстрировать отрицательные эффекты при анализе гетероспецифичных взаимодействий, т.е. при влиянии на другие виды растений. В любом случае эффекты вытяжек из листьев *A. negundo* не отличались по силе от эффектов вытяжек из листьев местных растений *Prunus padus* и *Salix caprea*. Местный кустарник *Sorbus aucuparia* выраженно ингибировал раннее развитие тест-растений.

Таким образом, не получено свидетельств, что воздействия аллелопатического характера путем вымывания веществ из листьев могут быть реальным механизмом, обеспечивающим экологический успех *A. negundo* во вторичном ареале. Это заключение относится только к вытяжкам из листьев, хотя другие органы растений, например семена или корни, также могут обладать аллелопатической активностью. Нельзя также исключить, что аллелопатическая активность связана с климатическими условиями и может различаться в разных частях ареала. Поэтому для более определенных заключений об аллелопатии как механизме экологического успеха *A. negundo* необходимы дальнейшие исследования в широком географическом охвате и с использованием разных схем экспериментов.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20–34–90084; О.С. Рафикова), а также в рамках темы государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № АААА–А19–119031890084–6 (Д.В. Веселкин).

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Klironomos J.N.* Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities // *Nature*. 2002. V. 417. № 6884. P. 67–70.
2. *Callaway R.M., Ridenour W.M.* Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Front. Ecol. Environ.* 2004. V. 2. № 8. P. 436–443.
3. *Weidenhamer J.D., Callaway R.M.* Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function // *J. Chem. Ecol.* 2010. V. 36. № 1. P. 59–69.
4. *Anacker B.L., Klironomos J.N., Maherali H.* et al. Phylogenetic conservatism in plant-soil feedback and its implications for plant abundance // *Ecol. Lett.* 2014. V. 17. № 12. P. 1613–1621.
5. *Brouwer N.L., Hale A.N., Kalisz S.* Mutualism-disrupting allelopathic invader drives carbon stress and vital rate decline in a forest perennial herb // *AoB Plants*. 2015. V. 7. plv014.
6. *Kumar A.S., Bais H.P.* Allelopathy and exotic plant invasion // *Plant Communication from an Ecological Perspective*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2010. P. 61–74.
7. *Zhang Z., Liu Y., Yuan L.* et al. Effect of allelopathy on plant performance: a meta-analysis // *Ecol. Lett.* 2021. V. 24. № 2. P. 348–362. <https://doi.org/10.1111/ele.13627>
8. *Olson B.E., Wallander R.T.* Effects of invasive forb litter on seed germination, seedling growth and survival // *Basic Appl. Ecol.* 2002. V. 3. № 4. P. 309–317.
9. *Blair A.C., Nissen S.J., Brunk G.R., Huffbauer R.A.* A lack of evidence for an ecological role of the putative allelochemical (\pm)-catechin in spotted knapweed invasion success // *J. Chem. Ecol.* 2006. V. 32. № 10. P. 2327–2331.
10. *Del Fabbro C., Güsewell S., Prati D.* Allelopathic effects of three plant invaders on germination of native species: a field study // *Biol. Invasions*. 2014. V. 16. № 5. P. 1035–1042.
11. *Gruntman M., Segev U., Glauser G., Tielbörger K.* Evolution of plant defences along an invasion chronosequence: defence is lost due to enemy release—but not forever // *J. Ecol.* 2017. V. 105. № 1. P. 255–264.
12. *Nielsen J.A., Frew R.D., Whigham P.A.* et al. Germination and growth responses of co-occurring grass species to soil from under invasive *Thymus vulgaris* // *Allelopathy J.* 2015. V. 35. № 1. P. 139–152.
13. *Виноградова Ю.К., Майоров С.П., Хорун Л.В.* Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. Т. 2. 512 с.
14. *Csiszár Á.* Allelopathic effects of invasive woody plant species in Hungary // *Acta Silv. et Lignaria Hungarica*. 2009. V. 5. P. 9–17.

15. Csiszár Á., Korda M., Schmidt D. et al. Allelopathic potential of some invasive plant species occurring in Hungary // *Allelopathy J.* 2013. V. 31. № 2. P. 309–318.
16. Еременко Ю.А. Аллелопатическая активность инвазионных древесных видов // *Российский журн. биол. инвазий.* 2014. Т. 7. № 2. С. 33–39.
17. Александров Д.С., Калашиников Д.В. Влияние экстрактов листового опада клена остролистного и клена ясенелистного на прорастание семян и начальные этапы роста газонных трав и декоративных однолетников // *Вестник ландшафтной архитектуры.* 2019. № 19. С. 3–6.
18. Панасенко Н.Н., Володин В.В., Володченко Ю.С., Холленко М.С. Аллелопатические свойства *Acer negundo* // *Ежегодник НИИ фундаментальных и прикладных исследований.* 2018. № 1 (10). С. 34–36.
19. Веселкин Д.В., Рафикова О.С., Екшибаров Е.Д. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав // *Журн. общ. биол.* 2019. Т. 80. № 3. С. 214–225. <https://doi.org/10.1134/S0044459619030084>
20. Цандекова О.Л., Уфимцев В.И. Формирование подстилки пойменных лесных биогеоценозов с участием *Acer negundo* L. // *Изв. высших учебн. завед. Лесной журнал.* 2019. № 3 (369). С. 73–81.
21. Putten W.H., Bardgett R.D., Bever J.D. et al. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges // *J. Ecol.* 2013. V. 101. № 2. P. 265–276.
22. Reinhart K.O., Callaway R.M. Soil biota and invasive plants // *New Phytol.* 2006. V. 170. P. 445–457. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01715.x>
23. Dorning M., Cipollini D. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects // *Plant Ecol.* 2006. V. 184. № 2. P. 287–296.
24. Saccone P., Pagès J.-P., Girel J. et al. *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics // *New Phytol.* 2010. V. 187. P. 831–842. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03289.x>
25. Inderjit, Dakshini K.M.M. On laboratory bioassays in allelopathy // *Bot. Rev.* 1995. V. 61. № 1. P. 28–44.
26. Inderjit, Weston L.A. Are laboratory bioassays for allelopathy suitable for prediction of field responses? // *J. Chem. Ecol.* 2000. V. 26. № 9. P. 2111–2118.
27. John J., Patil R.H., Joy M., Nair A.M. Methodology of allelopathy research: I. Agroforestry systems // *Allelopathy J.* 2006. V. 18. № 2. P. 173–214.
28. Adamowski W., Dvorak L., Ramanjuk I. Atlas of alien woody species of the Bialowieza Primaeval Forest // *Phytocoenosis.* 2002. V. 14. Suppl. Cartogr. Geobot. P. 1–303.
29. Drescher A., Magnes M. Anthropochoren im Nationalpark Donau-Auen-Ziel von Bekämpfungsmaßnahmen oder Bereicherung der Biodiversität? // *10 Österreichisches Botanikertreffen 30 Mai–1 Juni 2002. Bundesanstalt für alpenländliche Landwirtschaft Gumpenstein,* 2002. S. 141–144.
30. Emelyanov A.V., Frolova S.V. Ash-leaf maple (*Acer negundo* L.) in coastal phytocenoses of the Vorona River // *Rus. J. Biol. Invasions.* 2011. V. 2. № 2–3. P. 161–163.
31. Kostina M.V., Yasinskaya O.I., Barabanshchikova N.S., Orlyuk F.A. Toward a issue of box elder invasion into the forests around Moscow // *Russ. J. Biol. Invasions.* 2016. V. 7. № 1. P. 47–51.
32. Veselkin D.V., Dubrovin D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // *Rus. J. Ecol.* 2019. V. 50. № 5. P. 413–421. <https://doi.org/10.1134/S1067413619050114>
33. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. 513 с.
34. Olszewska M.A., Michel P. Antioxidant activity of inflorescences, leaves and fruits of three *Sorbus* species in relation to their polyphenolic composition // *Nat. Prod. Res.* 2009. V. 23. № 16. P. 1507–1521.
35. Gaivelyte K., Jakstas V., Razukas A., Janulis V. Variation of quantitative composition of phenolic compounds in rowan (*Sorbus aucuparia* L.) leaves during the growth season // *Nat. Prod. Res.* 2014. V. 28. № 13. P. 1018–1020. <https://doi.org/10.1080/14786419.2014.902819>
36. Olszewska M.A. Variation in the phenolic content and in vitro antioxidant activity of *Sorbus aucuparia* leaf extracts during vegetation // *Acta Pol. Pharm.* 2011. V. 68. № 6. P. 937–944.
37. Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Пустовалова Л.А., Коржиневская А.А. Влияют ли чужеродные деревья и кустарники на богатство напочвенного покрова: анализ в масштабе внутриценотической мозаики // *Информационные технологии в исследовании биоразнообразия: Мат-лы III национ. науч. конф. с междунар. участием, посвященной 100-летию со дня рожд. акад. РАН П.Л. Горчаковского.* Екатеринбург, 2020. С. 123–126.
38. Lau J.A., Schultheis E.H. When two invasion hypotheses are better than one // *New Phytol.* 2015. V. 205. P. 958–960. <https://doi.org/10.1111/nph.13260>
39. Пономарёва Е.А., Бессонова В.П. Структура повреждений листьев вредителями древесных растений в примагистральных лесополосах // *Вестник Алтайского гос. аграрн. ун-та.* 2016. № 1 (135). С. 77–82.
40. Veselkin D.V., Kuyantseva N.B., Chashchina O.E. et al. Levels of leaf damage by phyllophages in invasive *Acer negundo* and native *Betula pendula* and *Salix caprea* // *Russ. J. Ecol.* 2019. V. 50. № 6. P. 511–516. <https://doi.org/10.1134/S1067413619060134>
41. Reinhart K.O., Callaway R.M. Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America // *Ecol. Appl.* 2004. V. 14. № 6. P. 1737–1745.
42. Ping L., Shen Y., Jin Y. Volatiles released in succession from artificially damaged ash leaf maple leaves // *Funct. Plant Biol.* 2001. V. 28. № 6. P. 513–517.
43. Li J.G., Jin Y.J., Luo Y.Q. et al. Leaf volatiles from host tree *Acer negundo*: diurnal rhythm and behavior responses of *Anoplophora glabripennis* to volatiles in field // *J. Integr. Plant Biol.* 2003. V. 45. № 2. P. 177–182.
44. Bi W., Gao Y., Shen J. et al. Traditional uses, phytochemistry and pharmacology of the genus *Acer* (maple): a review // *J. Ethnopharmacol.* 2016. V. 189. P. 31–60.
45. Barrales-Cureño H.J., Salgado-Garciglia R., López-Valdez L.G. et al. Metabolomic data of phenolic compounds from *Acer negundo* extracts // *Data in brief.* 2020. V. 30. 105569. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2020.105569>