

РОЛЬ АЛЛЕЛОПАТИИ В ИНВАЗИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ВИДОВ  
(обзор)

М.Н. КОНДРАТЬЕВ, Ю.С. ЛАРИКОВА

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

*Ни одна область науки о растениях не вызвала столько споров, как изучение аллелопатии, что связано, прежде всего, с трудностями отделения химических эффектов (аллелопатия) от других механизмов взаимодействия между растениями, растениями и микроорганизмами, растениями и животными. Знания о проблемах, связанных с проявлением аллелопатии как экологически важного механизма, имеют большое значение в оценке экологических последствий воздействия аллелопатических растений. Это может быть важным, например, если виды с аллелопатической активностью распространились на другие экосистемы или, если способность синтезировать аллелопатические соединения распространилась на другие виды растений, например, путем гибридизации. Выделяемые растениями химические вещества подавляют рост и появление других растений в непосредственной близости от них. Однако эти вещества (аллелохимикалии) обладают и другими экологическими функциями, такими как защита растений, хелатирование питательных элементов, регулирование количественного и качественного состава почвенной биоты, которая влияет на разложение органического вещества и формирование плодородия почв. Эта масштабная роль аллелопатических химических веществ в пределах экосистем может усиливать, ослаблять или изменять функции организмов в сообществах. Вымирание видов и сокращение биоразнообразия, прежде всего, связано с влиянием деятельности человека. Однако определённое количество растительных видов вымирает вследствие естественного отбора, включая механизмы взаимодействия растений, такие, как конкуренция и аллелопатия. В ходе эволюции как конкуренция, так и аллелопатия играют важную роль в регулировании видового разнообразия растительных сообществ. В данном обзоре будет рассмотрена аллелопатия в контексте формирования экосистемных свойств и, благодаря своей роли в инвазии экзотических видов, будет рассмотрен вопрос о том, как эволюция видов могла повлиять на интенсивность и важность аллелопатических взаимодействий.*

**Ключевые слова:** инвазия, инвайдеры, аллелопатия, экзотические виды, интродукция, эргазиофиты.

**Введение**

Аллелопатия интенсивно изучается в последние 50 лет, но только несколько исследователей пытались понять аллелохимические взаимодействия между растениями в контексте более широкой их физиологической роли [2, 29]. Понимание аллелопатии по отношению к растительным сообществам и экосистемам может быть расширено путем сравнения потенциальных аллелопатических эффектов инвазивных видов

в местах их естественного (родного) обитания и в экосистемах для них новых, куда они внедряются по той или иной причине [11]. Такие биогеографические сравнения предполагают, что эволюционные взаимоотношения между растениями и между растениями и почвенной биотой могут повлиять на роль аллелопатии в организации сообществ [21]. Просто образования и распределения химических (вторичных) соединений в пределах растения не достаточно, чтобы обеспечить их аллелопатический потенциал, так как аллелопатический потенциал этих соединений, например в почве, определяет комплекс абиотических и биотических факторов среды [2].

### *Терминология инвазии растительных видов*

В литературе на английском языке существует много путаницы в отношении понятия инвазия растений и связанных с ним терминов «натурализация», «интродукция», «колонизация» [22]. Некоторые авторы использовали эти термины при разработке схем концептуализации последовательности событий от внедрения вида до полного вторжения, но часто неточно, ошибочно или противоречиво. Это значительно усложняет формулировку здоровых обобщений в экологии и физиологии инвазий. На основании обширного и критического обзора литературы, был определён минимальный набор ключевых терминов, связанных с процессами натурализации / вторжения.

**Интродукция** означает, что растение (или его побег) было транспортировано людьми на значительное географическое расстояние. **Натурализация** начинается тогда, когда преодолеваются абиотические и биотические барьеры на пути выживания и когда преодолеваются различные барьеры для регулярного воспроизводства. **Инвазия** также требует, чтобы внедрившиеся растения давали репродуктивное потомство в районах, удаленных от мест внедрения (приблизительные масштабы: > 100 м в течение < 50 лет для видов, распространяющихся семенами и другими размножителями; > 6 м / 3 года для распространения видов корнями, корневищами, столонами или стелющимися стеблями). Виды, которые могут приспосабливаться к абиотическим факторам и биоте в среде обитания, могут вторгнуться в нарушенные, полустественные растительные сообщества. Инвазия в сложившиеся нетронутые растительные сообщества обычно требует, чтобы инвайдер преодолел другую категорию барьеров [22].

Отмеченная выше путаница в понятиях имеет явные практические последствия. Переход от «натурализованного, неинвазивного» к «инвазивному» представляет собой точку, в которой присутствие чужеродного вида может начать проявлять экологические или экономические последствия. Отсутствие четко определенной и общепринятой терминологии для описания статуса чуждых растений мешает объективной формулировке приоритетов контроля за инвазией растительных видов. Одна из основных задач экологической физиологии инвазий – объяснить, почему некоторые виды являются лучшими инвайдерами, чем другие. Это очень сложно, если критерии оценки успеха инвайдера плохо разграничены. Точно так же попытки определить критерии подверженности инвазии (вторжению) различных регионов вводят в заблуждение в отсутствие объективных критериев для включения видов в списки «инвазивных» организмов.

Таким образом, инвазивные виды: неместные виды, разрушающие и замещающие сообщества местных видов. Инвазивный вид – это чужеродный вид, который закрепляется в естественных или полустественных экосистемах или среде обитания, является причиной изменений и угрожает природному биологическому разнообразию. В настоящее время большая часть физиологов придерживается терминологии, применяемой экологами, изучающими инвазии растений (табл. 1). От 50 до 80% инвазивных видов растений могут классифицироваться как вредители или сорняки, в зависимости от фактического воздействия и восприятия человека. Остальные виды являются «до-

брокачественными инвайдерами», чье экологическое или экономическое воздействие выходит за пределы практического обнаружения в большинстве ситуаций.

Таблица 1

**Рекомендуемая терминология в экофизиологии инвазии растений [22]**

Терминология	Характеристика
Чужеродные растения	Виды растений в данном ареале, присутствие которых связано с преднамеренным или случайным введением в результате человеческой деятельности (синонимы: экзотические растения, неприродные растения, неиндивидуальные растения).
Случайные чужеродные растения	Чужеродные растения, которые могут процветать и даже иногда размножаться в определенном ареале, но которые не образуют самозаменяющихся популяций и которым необходимы повторные введения для их закрепления (включают таксоны, помеченные в литературе как «беспризорные», «переходные», «случайные» и соответствуют употреблению термина «adventive», введенному Де-Кандолем в 1855 году.
Натурализованные растения	Чужеродные растения, которые постоянно воспроизводят (см. с случайные чужеродные растения) и поддерживают популяции на протяжении многих жизненных циклов без прямого вмешательства человека (или, несмотря на вмешательство человека); они свободно образуют потомство, как правило, рядом со взрослыми растениями и не обязательно вторгаются в естественные, полукультурные или антропогенные экосистемы.
Инвазивные растения	Натурализованные растения, которые образуют репродуктивное потомство, часто в очень большом количестве, на значительных расстояниях от родительских растений (приблизительные масштабы: > 100 м; < 50 лет для распространения видов семенами и другими способами размножения > 6 м / 3 года для распространения видов корнями, корневищами, столонами или стелющимися стеблями) и, следовательно, имеют потенциал для распространения на значительной площади.
Сорняки	Растения (не обязательно чужеродные), произрастающие в местах, где они не нужны, и которые обычно обнаруживают экономические или экологические последствия (синонимы: вредители растений, вредные виды, проблемные растения). «Экологические сорняки» – чужеродные растительные виды, которые вторгаются в естественную растительность, как правило, неблагоприятно влияют на местное биоразнообразие и / или функционирование экосистем.
Трансформеры	Подмножество инвазивных растений, которые изменяют характер, состояние, форму или природу экосистем на значительной территории относительно масштабов этой экосистемы.

*Проявление инвазии в растительных сообществах*

Один из самых озадачивающих вопросов в экологической физиологии растений – это то, как некоторые виды, когда попадают в новые растительные сообщества, подавляют другие виды и становятся намного более многочисленными, чем в их родном ареале. Существует множество гипотез для объяснения такого инвазивного успеха [6, 8], например, гипотезы «естественных врагов» [17] или «эволюции повышенной конкурентоспособности» [5]. Однако все гипотезы сходятся в необходимости биогеографического объяснения: либо инвайдер должен столкнуться с гораздо более слабым

сопротивлением других видов в новом сообществе, чем в родном, или захватчик должен оказывать более сильное воздействие на виды в новом сообществе.

Идея о том, что некоторые инвайдеры могут получить преимущество во внедряемых сообществах потому, что они имеют в составе тканей новые биохимические вещества, которые обеспечивают им преимущество против местных видов, была названа гипотезой «нового оружия» (NWH) [7]. Доказательства наличия такого нового оружия были основаны на фитотоксических взаимодействиях между растениями [21, 26] и в новых биохимических эффектах инвайдера на мутуалистические грибы [18]. Предполагается, что некоторые инвайдеры трансформировались, в связи с чем стали обладать новым биохимическим «оружием», которое функционирует как необычайно мощное аллелопатическое средство или как медиатор (посредник) новых микробных взаимодействий между растениями и почвой. Таким образом, определение «нового оружия» ограничено биохимическими веществами, выделяемыми из инвазивных растений, и которые влияют на местные растения или природную биоту почвы таким образом, что это неблагоприятно сказывается на местных видах.

Одним из проявлений специфики региональных эволюционных траекторий служит огромное количество различных биохимических соединений, производимых растениями. К настоящему времени идентифицировано свыше 100000 вторичных соединений с низкой молекулярной массой, многие из которых, по-видимому, являются видоспецифическими. Это богатое разнообразие, вероятно, связано с давлением отбора во многих различных местах обитания растительных видов, включая питательный режим почв, защиту от травоядных насекомых, взаимодействие с соседними растениями с помощью корневых выделений, защиту от выделений почвенных микроорганизмов-фитопатогенов. Возможно, многие биохимические вещества могут быть побочными продуктами метаболизма без особых функций. Нет оснований считать, что выделение аллелохимикалий инвайдерами должно было развиваться у них с целью последующего отравления других видов. Однако может быть веская причина думать, что сформировавшаяся у инвайдеров способность синтезировать аллелопатические вещества будет оказывать влияние на другие виды, что другие растения или микроорганизмы могут в определённой степени приспосабливаться к этим веществам, но, тем не менее, обладание «новым оружием» может привести к распространению видов-доноров аллелохимикалий. Биогеографические исследования аллелопатических воздействий инвазивных растений в естественных и захваченных сообществах могут служить новой линией доказательств роли аллелопатии в теории растительных сообществ. Географические коэволюционные траектории [25], в основе которых лежит специфический состав вторичных соединений отдельных видов растений, разрушение захватчиками коэволюционных связей между ними могут влиять на сосуществование видов и развитие сообществ в целом.

Василёк раскидистый (*Centaurea diffusa*) встречается естественным образом в Европе и Азии, но является инвазивным видом в Северной Америке. Было отмечено, что многие из родов, вытесненных *C. diffusa* в Северной Америке, нормально сосуществуют с *C. diffusa* в своем родном месте обитания (предгорья Кавказских гор). В лабораторных экспериментах [22] *C. diffusa* подавлял рост североамериканских видов примерно на 70% больше, чем подавлял рост кавказских видов. Одной из причин такого эффекта являлось то, что *C. diffusa* сильно угнетал способность североамериканских видов поглощать  $^{32}\text{P}$ , но не влиял на его поглощение видами кавказского происхождения. В корнях *C. diffusa* были идентифицированы ( $\pm$ ) – катехин, обладающий чётко выраженным аллелопатическим эффектом на многие растительные виды, и 8 – гидроксихинолин, который обладал сильными хелатирующими свойствами по отношению к металлам [27]. Кроме того, 8-гидроксихинолин и рацемическая форма катехина [(+) – катехин] обладают противомикробным действием.

Другие инвазивные виды также могут иметь химические соединения, обладающие противомикробной активностью и нарушать, например, симбиотическую фиксацию азота [28]. Возможно, аллелохимикалии в органах видов-инвайдеров накапливаются под «давлением» естественного отбора с целью улучшения поглощения ими элементов минерального питания, которые в почвах естественных растительных сообществ не всегда присутствуют в достаточных количествах или для предотвращения микробных инфекций. Растения, длительно произрастающие совместно с потенциальными инвазивными видами, выработали механизмы устойчивости к их аллелохимическим соединениям. Токсичность таких соединений проявляется только тогда, когда инвазивные виды внедряются в новые сообщества.

*Устойчивость видов к воздействию аллелохимикалий инвайдеров  
как элемент естественного отбора*

Экологическая физиология растений придаёт особое значение исследованию эволюции биологических эффектов от нашествия инвазивных растений [2, 24] и почти все эволюционные исследования по этой теме были сосредоточены на самих инвайдерах [8]. Считается, что эволюция может происходить быстро в ответ на антропогенные эффекты [13], и одним из наиболее важных антропогенных экологических изменений, влияющих на природные экосистемы, является внедрение (интродукция) экзотических видов в новые регионы. Многие из этих неместных видов становятся захватчиками, образуя синузии, которые они часто не создают в их родных регионах и обуславливают значительное сокращение численности местных видов [19]. Максимальные, но не летальные последствия аллелопатического эффекта захватчика на местные популяции могут привести к генетическим изменениям и эволюции местных видов. Если действие химических соединений в захваченном инвазивным видом растительном сообществе опосредуется во времени, а местные виды проявят устойчивость к аллелопатическим соединениям инвайдера, то сформировавшееся новое биологическое сообщество может быть более совершенным по структуре и быть лучше функционально организовано, чем это было до внедрения инвайдера [25]. Это положение подтверждается исследованиями по диффузной коэволюции, предполагающей, что давление отбора вследствие внедрения в сообщество одного вида, может меняться в присутствии других видов. Если местные виды проявляют толерантность к химическим соединениям инвайдера, то они могут сохранить некоторые элементы своей естественной структуры и функций, а захватчики и местные виды могут в конечном итоге сосуществовать.

В исследовании, проведённом с *Centaurea maculosa* [8], было показано, что местные виды травянистых растений существенно различаются по своей восприимчивости к этому агрессивному инвайдеру, в связи с чем было высказано предположение, что селекция на устойчивость к его аллелохимическому действию может иметь место у нескольких представителей сообщества. Индивидуумы, клонированные и выращенные из семян местных видов трав, которые выжили во время инвазии *C. maculosa*, в меньшей степени страдали от выделяемого его корнями ( $\pm$ ) катехина по сравнению с конспецифическими видами, которые никогда не испытывали аллелопатического воздействия этого инвайдера. Кроме того, травянистые индивиды, чьи «родители» испытали эффект от вторжения *C. maculosa*, подавляли рост самого инвайдера в большей степени, чем индивиды, выращенные из семян материнских растений, не подвергавшихся воздействию инвайдера. По мнению авторов исследования [8], эти результаты свидетельствуют о том, что инвазия может изменить характерный состав местных популяций так, что значительная доля генотипов будет

обладать признаками, которые придают устойчивость к корневым выделениям захватчика.

Однако мы не обнаружили к настоящему времени убедительных данных, которые бы констатировали постепенное ослабление деятельности инвайдеров во внедрении ими в растительные сообщества. В модельных экспериментах виды, подвергшиеся воздействиям инвайдеров, и виды, обладающие определённой толерантностью к их корневым выделениям, с разной интенсивностью продолжали вытесняться из захваченных растительных сообществ. Таким образом, если эволюция толерантности и происходит, то может потребоваться значительное время, чтобы обнаружить это явление в естественных биогеоценозах. Помимо этого, размножающиеся, устойчивые к воздействию аллелопатических эффектов инвайдеров местные виды могут стать новым инструментом для борьбы с взрывом деятельности экзотических захватчиков на многих территориях.

*Многомасштабные модели для описания вторжения инвазивных видов  
через действие аллелопатии*

Сложность и разнообразие явлений, лежащих в основе инвазий растений, диапазон пространственных и временных масштабов, по которым они действуют, простирающихся от молекулярного до экологического уровня, и сложный способ их переплетения делают почти невозможным понимание биологических инвазий, основанного только на интуиции. С математической точки зрения, явления инвазивного вторжения растительных видов в другие биогеоценозы являются классическими примерами спонтанного нарушения симметрии в сложных биологических системах. Распространение чужеродного вида из места его обитания может развиваться по-разному. В однородной среде инвазия часто генерирует гладкие стационарные бегущие популяционные волны. Более сложные режимы, в которых движущиеся фронты инвазий становятся временными или колебательными, до образования пространственных закономерностей, могут наблюдаться в гетерогенной среде или под влиянием других видов [23]. Аллелопатические эффекты при инвазии видов можно представить на трёх структурных уровнях организации живых организмов, которые описываются с помощью математических моделей: микроскопическом, мезоскопическом и макроскопическом.

- Микроскопический масштаб включает в себя физиологические процессы, происходящие на молекулярном и субклеточном уровнях. Примерами являются транскрипционные события, связанные с фитотоксическим ответом, динамикой сигнальных каскадов и/или метаболическими путями, вызванными окислительным стрессом или защитными реакциями, потоками ионов, секрецией белка и экссудацией микро- и макромолекулярных метаболитов через эпидермальные клетки корней в ризосферу и т.д.

- Мезоскопический масштаб охватывает физиологические процессы, происходящие на уровне растений или в ризосфере. Они включают в себя процессы прорастания семян, рост корней и формирование связей между корнями растений и микроорганизмами, процессы отмирания клеток вдоль оси корней, гибель проростков, угнетение дифференциации образующихся побегов, ингибирование роста растений фитотоксинами и т.д.

- Макроскопический масштаб включает процессы, происходящие на уровне экосистем, такие как образование фронты вторжения инвайдеров, круговорот и распределение в почве элементов минерального питания и аллелопатических химических соединений, дисперсию семян, интеграцию видов в сообществах и коэ-

волюцию. Анализ и обсуждение результатов основываются на предположении, что имеется достаточно большое количество растений или молекул, чтобы определить средние непрерывные значения интересующих макроскопических переменных во всей окружающей среде [10].

Считается крайне важным разрабатывать модели, способные включать мелко-масштабные эффекты на больших масштабах и обеспечивать макроскопические реакции систем точно и эффективно, не обсуждая мелко-масштабные детали. В многомасштабном подходе каждая интересующая шкала описывается в терминах отдельных физических моделей, и все они объединены в одну модель [14]. Разработка количественных теоретических моделей для инвазий растений может быть очень полезным подходом, чтобы определить, как различные механизмы взаимодействуют в процессах вторжения захватчиков. Это также позволяет интегрировать быстро растущее количество информации, полученной в различных шкалах, в точных моделях и предсказывать макроскопический отклик системы на контроль вмешательств (инвайдеров). Такие механистические модели могут дать представление о критических чертах, которые контролируют успех вторжения, а также направлять проектирование новых анализов путем указания соответствующих процессов для дальнейшего изучения. Кроме того, математическое моделирование может предотвратить лишние эксперименты, необходимые для разработки эффективных стратегий контроля за вторжениями инвазивных видов.

Так, в одной из таких математических моделей [10] чётко показано, что вероятность успеха и скорость вторжения инвайдера зависит от количества образуемых им семян и площади рассеивания, а также от вида захватчика и естественной восприимчивости местных видов растений к чужеродному фитотоксину. Дополнительным фактором успеха инвайдера является снижение вероятности прорастания семян местных видов и гибель проростков в связи с воздействием аллелохимикалий, выделяемых растениями захватчика. Однако дальний разброс семян захватчика может иметь противоположный эффект, поскольку объём семян вблизи инвайдера (на захваченной территории) уменьшается. Исходя из гетерогенности популяций, включение в модель более устойчивых к фитотоксинам захватчика индивидов местных растений не приводило к прекращению процесса инвазии, но уменьшало скорость внедрения инвайдера и вероятность изменения видового состава захватываемого сообщества. Даже, если фронт вторжения инвайдера в растительное сообщество может быть локально ограничен устойчивыми местными растениями, то он в конечном итоге продвигается между заблокированными областями и образует синузии из собственных индивидов, а фронт вторжения представлен извилистой линией [11]. В конечном итоге индивиды захватчика и местных видов могут успешно существовать в той или иной форме проективного покрытия на одной территории.

### *Эргазофиты – потенциальные инвайдеры*

Гипотеза ЕІСА (повышенная конкурентоспособность между растительными видами) [5] утверждает, что инвайдеры в завоёванных растительных сообществах, освобождаясь от своих собственных специфических врагов, способны перераспределять ресурсы от защитных механизмов для интенсификации процессов роста и развития. Существуют определённые доказательства в поддержку данной гипотезы, но есть и доводы, которые говорят, что названного фактора недостаточно для инвазивного успеха захватчика [16]. Рассматриваемая идея вызывает беспокойство в связи с тем, что она добавляет новую переменную к инвазивному потенциалу вида, а это затрудняет прогнозирование того, станет ли вид инвазивным (после определён-

ного лаг-периода), если произойдёт внедрение в новое растительное сообщество. В качестве модельных высокорослых видов растений, на которых гипотеза EICA была не так давно проверена, были использованы *Solidago gigantea* (Asteraceae), *Sapium sebiferum* (Euphorbiaceae) и *Lepidium draba* (Brassicaceae). Согласно проведённым исследованиям, только древесный вид (сальное дерево) *Sapium sebiferum* соответствовал постулатам EICA [30], тогда как золотарник гигантский (*Solidago gigantea*) лишь частично удовлетворял требованиям этой гипотезы. Сердечница крупковидная (*Lepidium draba*), по мнению исследователей, не соответствовала ни одному положению гипотезы EICA.

Тем не менее нет оснований полагать, что только конкурентоспособность может обеспечить успех высокорослым инвайдерам при их внедрении в новые растительные сообщества. В этой связи весьма актуальным является выявление наличия или отсутствия аллелопатического эффекта у высокорослых травянистых видов, которые определённый период времени находились в культуре, а затем подверглись одичанию (эргазиофиты). Например, такими видами являются борщевик Сосновского – *Heracleum sosnowskyi* Manden (Apiaceae) и козлятник восточный – *Galega orientalis* (Fabaceae). Лабораторные исследования с водными вытяжками из семян, корней, листьев, соцветий обоих видов растений обладали ингибирующим действием на энергию прорастания и всхожесть семян, рост и развитие проростков многих видов культурных и лекарственных растений [1, 3, 4]. Если захватчики являются донорами аллелопатически активных химических соединений, что обеспечивают им более высокие конкурентные преимущества в новых средах обитания, чем в их первоначальных регионах, тогда давление отбора на признаки, придающие конкурентные преимущества, может быть намного больше у генотипов в оккупированных регионах, чем у конспецифических генотипов произрастающих в родных местообитаниях [6]. Необходимость изучения этого альтернативного механизма эволюции повышенной конкурентной способности (EICA), которое называют «аллелопатическим преимуществом против резидентных видов», основано на растущих доказательствах важности биохимии ризосферы при инвазиях. Мы склонны рассматривать гипотезу «нового оружия» (аллелопатические свойства инвазивных видов) как часть гипотезы EICA, основываясь на принципе соответствия, сформулированном Н. Бором в 1923 году: любая новая теория (T2), являющаяся развитием классической (T1), не отвергает её полностью, а включает в себя классическую теорию, указывая границы её применения, причём в определённых предельных случаях новая теория (T2) переходит в старую (T1).

По морфофизиологическим характеристикам *Heracleum sosnowski* полностью соответствует инвазивным видам согласно гипотезе EICA: высокорослое (до 3,5 м) травянистое растение, мощная листовая поверхность (в синузиях борщевика, при плотном стеблестое, освещённость на уровне почвы составляет 7–10% ОСД), высокая интенсивность плодообразования. Плоды созревают в разное время и распространяются с участием синзоохории и анемохории. Вегетирующие растения обладают устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам среды и обработке гербицидами [1]. С другой стороны, вторичные соединения водных вытяжек из органов *Heracleum sosnowski* обладают ясно выраженным аллелопатическим действием на другие виды растений [3]. Таким образом, инвазивные виды растений могут использовать по крайней мере три механизма внедрения в новые растительные сообщества: 1) повышенную конкурентоспособность по отношению к местным видам (EICA), 2) аллелопатическое преимущество по отношению к резидентным видам (NWH), 3) использовать в том или ином соотношении оба названных выше механизма.

В почве влияние экосистемных процессов включает в себя: биоту почвы, взаимодействия корневых систем различных видов растений, сложные взаимодействия между различными корневыми выделениями. Всё это отражается на аллелопатических взаимодействиях: растение – растение, растение – микроорганизм, микроорганизм – микроорганизм. Общее значение почвенных сообществ в оказании влияния на качественное и количественное наличие аллелохимикалий хорошо изучено. Трансформация бактериями биологически активных химических соединений, выделяемых растениями в почву или образующимися при распаде органических остатков, обычно сопровождается их деградацией, и, следовательно, оценка реальной эффективности аллелохимикалий при воздействии микробных ассоциаций не может быть достоверно оценена в экологическом аспекте. Например, было показано [12], что аллелопатический эффект *m*-тирозина проявлялся только в стерилизованной почве и резко уменьшался в нестерильной почве в присутствии интактного микробного сообщества. То есть действие аллелохимикалий, выделяемых инвайдером, на местные растения может быть опосредовано за счёт микробной активности. Так, инвазивный травянистый вид *Alliaria petiolata* оказывал сильное негативное воздействие на эндомикоризные грибы (AM), рост и развитие проростков местных североамериканских растений [9], однако воздействие на грибы (AM) в почвах из Европы, которые для инвайдера являются родными, было значительно слабее. Даже очень низкие концентрации в полевых условиях аллилизотиоцината (около 0.001 мм), выделяемого корнями *A. petiolata*, сильно тормозили прорастание спор гриба *Glomus clarum*, образующего с растениями арбускулярную микоризу. Сезонные изменения в накоплении аллелохимикалий в растениях [5] и формировании микробных сообществ в почве также отражаются на специфичности проявления аллелопатических эффектов инвайдерами. Так, *Alliaria petiolata* накапливает глюкотропаеолин осенью в три раза быстрее, чем весной, в то время как максимальное накопление аллиаринозида происходит весной. Повышенная концентрация аллиаринозида в почве приводила к уменьшению колонизации корней дуба красного (*Quercus rubra*) грибами, образующими арбускулярную микоризу [15].

Существующие виды растений могут значительно отличаться в их ответных реакциях на действие аллелохимикалий конкретного инвазивного вида, поэтому аллелопатические эффекты инвайдеров могут быть весьма видоспецифичны. Такие видовые изменения в ответных реакциях целевых растений (растений – мишеней) могут играть решающую роль в организации и формировании видового состава растительных сообществ таким же образом, как это происходит в сообществах микроорганизмов, а также предоставляет возможность для участия аллелопатии в естественном отборе [29]. Изменения экологических функций вторичных соединений лучше изучены для целей защиты от воздействия биотических факторов, нежели аллелопатия, но для обоих типов взаимодействий важным аспектом является воздействие химических веществ на растительные сообщества и отдельные виды. Пространственная разобщённость растительных сообществ и пятнистость (почвенного покрытия) усложняют выяснение роли аллелопатии в инвазии растительных видов. Если фитотоксины, содержащиеся в корневых экссудатах инвайдера быстро приходят в соприкосновение с корнями целевых видов, так как корни растения-донора и растения-реципиента находятся в непосредственной близости, то биота почвы не оказывает влияния на действие аллелохимикалий, выделяемых инвайдером. Напротив, если аллелохимикалии должны проходить через слои почвы или длительное

время пребывают в ней, прежде чем достигнут корней растения-реципиента, то почвенная биота может оказать существенное влияние на аллелопатические взаимодействия, разлагая фитотоксины. Таким образом, в естественных условиях аллелопатические соединения могут быть деградированы почвенной биотой, и микробные сообщества почв могут усилить или устранить фитотоксические эффекты аллелохимических веществ, выделяемых захватчиками.

### Заключение

Понимание эколого-физиологических последствий вторжения чужеродных видов является важным первым шагом в определении стратегии восстановления захваченной среды обитания. Если внедрение инвайдера вызвано прямым конкурированием с местными растениями за ресурсы или физическое пространство, то удаление захватчика может быть достаточным для того, чтобы инициировать успешное восстановление местных видов в растительном сообществе. Однако если экологические последствия обусловлены косвенными видовыми взаимодействиями, то простое удаление инвазивных видов может оказаться недостаточным для успешного восстановления. Например, саженцы *Pseudotsuga menziesii*, высаженные на участке сплошных рубок, который длительное время был захвачен инвайдером *Cytisus*, массово погибали, несмотря на его отсутствие [20]. Поэтому необходимо диагностировать косвенные взаимодействия, которые способствуют процессу инвазии, и определять, привели ли эти взаимодействия к остаточным эффектам, которые будут воздействовать на подвергшуюся вторжению экосистему после того, как инвайдер будет удален. Остаточные эффекты могут быть результатом физической модификации среды захватчиком (изменение pH, содержания элементов минерального питания, видового состава биоты почвы, накопление трудно разлагаемых фитотоксинов и другое), которые могут сохраняться в течение некоторого периода времени после его удаления. После того как остаточные эффекты инвайдера в сообществе местных растений будут выявлены, должны быть разработаны рекомендации к их ликвидации, и направленные на восстановление видового состава нативного растительного сообщества.

### Библиографический список

1. Бударин С.Н., Ларикова Ю.С., Зверева В.А., Пауштанова Е.С., Кондратьев М.Н. Распространение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) в Московской области и эколого-физиологические аспекты его инвазии в агроэкосистемы // Биологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы: сб. статей. Самара, 2013. С. 51–58.
2. Кондратьев М.Н., Карпова Г.А., Ларикова Ю.С. Взаимосвязи и взаимоотношения в растительных сообществах. М.: Изд-во РГАУ-МСХА. 2014. 300 с.
3. Кондратьев М.Н., Бударин С.Н., Ларикова Ю.С. Физиолого-морфологические механизмы инвазивного проникновения борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) в неиспользуемые агроэкосистемы // Известия ТСХА, 2015. № 2. С. 36–49.
4. Ларикова Ю.С., Подосинникова А.В., Бахитова А.Р., Кондратьев М.Н. Козлятник восточный (*Galega orientalis*) как потенциальный эргазиофитофит // Современные аспекты структурно-функциональной биологии растений и грибов: сб. статей. Орел, 2010. С. 236–240.
5. Blossey B., Notzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis // J. Ecology. 1995. Vol. 83. Pp. 887–889.

6. Callaway R., Ridenour W. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Ecol. Environ.* 2004. Vol. 2(8). P. 436–443.
7. Callaway R., Ridenour W. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2004. Vol. 2. Pp. 436–433.
8. Callaway R., Ridenour W., Laboski T., Weir T., Vivanco J. Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants // 2005. *J. Ecology*. Vol. 93, Pp. 576–583.
9. Callaway R., Cipollini D., Barto K., Thelen G., Hallett S., Prati D., Stinson K., Klironomos J. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe // *Ecology*. 2008. Vol. 89. Pp. 1043–1055.
10. De Souza D., Martins M., Carmo F. A multiscale model for plant invasion through allelopathic suppression // *Biol. Invasions*. 2010. V. 12. Pp. 1543–1555.
11. Gilbert B., Levine J. Plant invasions and extinction debts // *Proc.Nat.Acad.Sci. USA*. 2013. Vol. 110 (5). Pp. 1744–1749.
12. Kaur H. Taking ecological function seriously: soil microbial communities can obviate allelopathic effects of released metabolites / H. Kaur, R. Kaur, S. Kaur, I. Baldwin, Inderjit // *PLoS ONE*. 2009. Vol. 4, e4700.
13. Kinnison M., Hendry A. The pace of modern life. II. From rates of contemporary microevolution to pattern and process // *Genetica*. 2001. Vol. 112. Pp. 145–164.
14. Krumhansl J. Multiscale science: materials in the 21st century // *Mater. Sci. Forum*. 2009. Vol. 327(8). Pp. 1–8.
15. Lankau R. Resistance and recovery of soil microbial communities in the face of *Alliaria petiolata* invasions // *New Phytol.* 2011. Vol. 189. Pp. 536–548.
16. Lesica P., Hanna D. Indirect effects of biological control on plant diversity vary across sites in Montana grasslands // *Conserv Biol*. 2004. Vol. 18. Pp. 444–454.
17. Levine J., Vila M., D'Antonio C., Dukes J., Grigulis K., Lavorel S. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // *Roy Soc Lond B Bio*. 2003. Vol. 270. Pp. 775–781.
18. Li Y.-P., Feng Y.-L., Chen Y.-J., Tian Y.-H. Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants // *Sci. Bull.* 2015. Vol. 60. Pp. 1083–1091.
19. Memmott J., Paynter Q., Sheppard A., Syrett P. The invertebrate fauna on broom, *Cystus scoparius*, in two native and two exotic habitats // *Acta Oecologia*. 2000. Vol. 21. Pp. 213–222.
20. Parker I., Haubensak K. Forest regeneration under Scotch broom control: Phase I final report // *Plant Ecol*. 2004. Vol. 175/ Pp. 71–79.
21. Rabotnov T.A. Importance of the evolutionary approach to the study of allelopathy // *Ekologia*. 1982. Vol. 3. Pp. 5–8.
22. Richardson D., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M., Panetta D., West C. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and Distributions*. 2000. Vol. 6. Pp. 93–107.
23. Sherratt J., Lewis M., Fowler A. Ecological chaos in the wake of invasion // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1995. Vol. 92. Pp. 2524–2528.
24. Tan J., Pu Z., Ryberg W., Jang L. Resident-Invader Phylogenetic Relatedness, Not Resident Phylogenetic Diversity, Controls Community Invasibility // *Amer.Naturalist*. 2015. Vol. 186 (1). Pp. 59–71.
25. Thompson J. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution // *Amer.naturalist*. 1999. Vol. 153. Pp. 1–14.
26. Thorpe A. Biochemical effects of *Centaurea maculosa* on soil nutrient cycles and plant communities // 2006. Dissertation. University of Montana, Missoula, Montana, USA.

27. Vivanco J., Bais H., Stermitz F., Thelen G., Callaway R. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion // *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7. Pp. 285–292.
28. Wardle D., Nilsson M-C., Gallet C., Zackrisson O. An ecosystem-level perspective of allelopathy // *Biol Rev.* 1998. Vol. 73. Pp. 301–319.
29. Wardle D., Karban R., Callaway R. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy // *Ecology & Evolution.* 2011. Vol. 26. № 12. Pp. 655–662.
30. Zou J., Rogers W., Siemann E. Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum* // *Biol. Invasions.* 2008. Vol. 10 (3). Pp. 291–302.

## ROLE OF ALLELOPATHY IN THE INVASION OF PLANT SPECIES (Survey)

M.N. KONDRATIEV, Yu.S. LARIKOVA

(Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy)

*The authors claim that no field of plant science has caused so much controversy as the study of allelopathy, which is associated, first of all, with the difficulties of separating chemical effects (allelopathy) from other mechanisms of interaction between plants, plants and microorganisms, plants and animals. Understanding the problems associated with the manifestation of allelopathy as an environmentally important mechanism is of great importance in assessing the environmental consequences of allelopathic plants. This can be important, for example, if species with allelopathic activity have spread to other ecosystems or if the ability to synthesize allelopathic compounds has spread to other plant species, for example, by hybridization. The chemicals released by plants suppress the growth and emergence of other plants in their close proximity. However, these substances (alleo-chemicals) also have other ecological functions, such as plant protection, chelation of nutrients, regulation of the quantitative and qualitative composition of soil biota, which affect the decomposition of organic matter and determine soil fertility. This large-scale role of allelopathic chemicals within ecosystems can enhance, weaken or alter the functions of organisms in communities. The extinction of species and the reduction of biodiversity are primarily due to the impact of human activities. However, a certain number of plant species are dying out because of natural selection, including mechanisms of plant interaction, such as competition and allelopathy. In the course of evolution, both competition and allelopathy play an important role in regulating the diversity of species in plant communities. In this review, allelopathy will be considered in the context of the formation of ecosystem properties and, owing to its role in the invasion of exotic species, consideration will be given to some ways, in which the evolution of species could affect the intensity and importance of allelopathic interactions.*

**Key words:** invasion, invaders, allelopathy, exotic species, introduction, ergaziophytes.

### References

1. Budarin S.N., Larikova Yu.S., Zvereva V.A., Pashtanova Ye.S., Kondrat'yev M.N. Rasprostraneniye borshchevika Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden) v Moskovskoy oblasti i ekologo-fiziologicheskiye aspekty yego invazii v agroekosistemy [Distribution of the cowworm Sosnovsky (*Heracleum sosnowskyi* Manden) in the Moscow Region and ecological and physiological aspects of its invasion into agroecosystems] //

Biologicheskoye krayevedeniye: mirovyye, rossiyskiye i regional'nyye problemy: sb. statey. Samara, 2013. Pp. 51–58.

2. Kondrat'yev M.N., Karpova G.A., Larikova Yu.S. Vzaimosvyazi i vzaimootnosheniya v rastitel'nykh soobshchestvakh [Interrelations and relationships in plant communities]. M.: Izd-vo RGAU-MSKhA. 2014. 300 p.

3. Kondrat'yev M.N., Budarin S.N., Larikova Yu.S. Fiziologo-morfologicheskiye mekhanizmy invazivnogo proniknoveniya borshchevika Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden) v neispol'zuyemye agroekosistemy [Physiological and morphological mechanisms of the invasive penetration of Sausnovsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden) into unused agroecosystems] // Izvestiya TSKhA, 2015. No. 2. Pp. 36–49.

4. Larikova Yu.S., Podosinnikova A.V., Bakhitova A.R., Kondrat'yev M.N. Kozlyatnik vostochnyy (*Galega orientalis*) kak potentsial'nyy ergaziofifogit [*Goat's-rue* oriental (*Galega orientalis*) as a potential ergaziophytophite] // Sovremennyye aspekty strukturno-funktional'noy biologii rasteniy i gribov: Collection of papers. Orel, 2010. Pp. 236–240.

5. Blossey B., Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis // *J. Ecology*. 1995. Vol. 83. Pp. 887–889.

6. Callaway R., Ridenour W. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Ecol. Environ.* 2004. Vol. 2(8). P. 436–443.

7. Callaway R., Ridenour W. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2004. Vol. 2. Pp. 436–433.

8. Callaway R., Ridenour W., Laboski T., Weir T., Vivanco J. Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants // 2005. *J. Ecology*. Vol. 93, Pp. 576–583.

9. Callaway R., Cipollini D., Barto K., Thelen G., Hallett S., Prati D., Stinson K., Klironomos J. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe // *Ecology*. 2008. Vol. 89. Pp. 1043–1055.

10. De Souza D., Martins M., Carmo F. A multiscale model for plant invasion through allelopathic suppression // *Biol. Invasions*. 2010. V. 12. Pp. 1543–1555.

11. Gilbert B., Levine J. Plant invasions and extinction debts // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2013. Vol. 110 (5). Pp. 1744–1749.

12. Kaur H. Taking ecological function seriously: soil microbial communities can obviate allelopathic effects of released metabolites / H. Kaur, R. Kaur, S. Kaur, I. Baldwin, Inderjit // *PLoS ONE*. 2009. Vol. 4, e4700.

13. Kinnison M., Hendry A. The pace of modern life. II. From rates of contemporary microevolution to pattern and process // *Genetica*. 2001. Vol. 112. Pp. 145–164.

14. Krumhansl J. Multiscale science: materials in the 21st century // *Mater. Sci. Forum*. 2009. Vol. 327(8). Pp. 1–8.

15. Lankau R. Resistance and recovery of soil microbial communities in the face of *Alliaria petiolata* invasions // *New Phytol.* 2011. Vol. 189. Pp. 536–548.

16. Lesica P., Hanna D. Indirect effects of biological control on plant diversity vary across sites in Montana grasslands // *Conserv Biol*. 2004. Vol. 18. Pp. 444–454.

17. Levine J., Vila M., D'Antonio C., Dukes J., Grigulis K., Lavorel S. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // *Roy Soc Lond B Bio*. 2003. Vol. 270. Pp. 775–781.

18. Li Y.-P., Feng Y.-L., Chen Y.-J., Tian Y.-H. Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants // *Sci. Bull.* 2015. Vol. 60. Pp. 1083–1091.

19. Memmott J., Paynter Q., Sheppard A., Syrett P. The invertebrate fauna on broom, *Cystus scoparius*, in two native and two exotic habitats // *Acta Oecologia*. 2000. Vol. 21. Pp. 213–222.

20. *Parker I., Haubensak K.* Forest regeneration under Scotch broom control: Phase I final report // *Plant Ecol.* 2004. Vol. 175/ Pp. 71–79.
21. *Rabotnov T.A.* Importance of the evolutionary approach to the study of allelopathy // *Ekologia.* 1982. Vol. 3. Pp. 5–8.
22. *Richardson D., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M., Panetta D., West C.* Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and Distributions.* 2000. Vol. 6. Pp. 93–107.
23. *Sherratt J., Lewis M., Fowler A.* Ecological chaos in the wake of invasion // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1995. Vol. 92. Pp. 2524–2528.
24. *Tan J., Pu Z., Ryberg W., Jang L.* Resident-Invader Phylogenetic Relatedness, Not Resident Phylogenetic Diversity, Controls Community Invasibility // *Amer. Naturalist.* 2015. Vol. 186 (1). Pp. 59–71.
25. *Thompson J.* Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution // *Amer. naturalist.* 1999. Vol. 153. Pp. 1–14.
26. *Thorpe A.* Biochemical effects of *Centaurea maculosa* on soil nutrient cycles and plant communities // 2006. Dissertation. University of Montana, Missoula, Montana, USA.
27. *Vivanco J., Bais H., Stermitz F., Thelen G., Callaway R.* Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion // *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7. Pp. 285–292.
28. *Wardle D., Nilsson M-C., Gallet C., Zackrisson O.* An ecosystem-level perspective of allelopathy // *Biol Rev.* 1998. Vol. 73. Pp. 301–319.
29. *Wardle D., Karban R., Callaway R.* The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy // *Ecology & Evolution.* 2011. Vol. 26. № 12. Pp. 655–662.
30. *Zou J., Rogers W., Siemann E.* Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum* // *Biol. Invasions.* 2008. Vol. 10 (3). Pp. 291–302.

**Кондратьев Михаил Николаевич** – д. б. н., проф. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: tel06ck@rambler.ru).

**Ларикова Юлия Сергеевна** – доц. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-20-54; e-mail: yulialarikova@rambler.ru).

**Mikhail N. Kondratiev** – PhD (Bio), Doctor of Biological Sciences, Professor, the Department of Plant Physiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 49; phone: +7 (499) 976-20-54; e-mail: tel06ck@rambler.ru).

**Yuliya S. Larikova** – PhD (Bio), Associate Professor, the Department of Plant Physiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 49; phone: +7(499)976-20-54; e-mail: yulialarikova@rambler.ru).