

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКАЯ НАПРЯЖЕННОСТЬ БИОТОПОВ  
В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ВЛАЖНЫХ СУБТРОПИКОВ

В.Г. Щербина

Филиал Института природно-технических систем,  
РФ, г. Сочи, Курортный проспект, 99/18  
E-mail: v.g.scherbina@bk.ru

В пригородных лесных массивах при условном отсутствии антропогенного воздействия оценивалась аллелопатическая напряженность биотопов в экосистемах основных лесных формаций Сочинского Причерноморья. Используя метод биотестирования водных вытяжек из лесной подстилки, определена связь величин аллелопатического ингибирования с функциональным положением древесных видов в лесном сообществе. Установлена зависимость аллелопатической напряженности биотопов от числа видов в древостое и насыщенности фитоценозов адвентивной растительной группой.

**Ключевые слова:** Сочинское Причерноморье, лесные экосистемы, биоразнообразие древостоя, лесная подстилка, аллелопатическая активность, адвентивизация фитоценозов

Поступила в редакцию: 31.12.2020.

**Введение.** При изучении окружающей среды российскими и зарубежными учеными все больше уделяется внимание проблеме аллелопатического взаимодействия растений как одной из форм экологических механизмов, сохраняющих и формирующих видовое разнообразие искусственных и естественных экосистем [1, 2] за счет изменения биохимических характеристик эдафотопов и накопления в среде органических выделений, создающих вокруг растений своеобразные «аллелопатические сферы» [3]. Формируемая каждым отдельным растительным организмом «аллелопатическая среда» [4] в пределах «фитогенного поля» [5], в зависимости от видовой специфичности величины «аллелопатической напряженности» и направления «аллелопатического эффекта» [6], значительно воздействует на морфологические и физиологические изменения у пространственно близких организмов и их растительных сообществ [7–9] в ходе накопления физиологически активных веществ в парцеллах [10] и индивидуальных консортах [11], приводят к горизонтальной дифференциации, изменяя направление почвообразовательного процесса [12–15], величину и направление консортивных связей [16], выполняя регуляторную функцию видового состава

лесных сообществ [17, 18]. Отмечается определенная зависимость напряженности аллелопатической сферы от величины и состава физических и химических факторов биотопа [19–21] и эдафотопов [22], усиливаясь при трансформации фонового состояния вплоть до снижения собственного возобновительного потенциала [3, 10, 23–25] и образования смешанных древостоев [4, 18, 26].

Изучение этих многоплановых аспектов проявления средомодифицирующих свойств аллелопатии, малоизученные в условиях влажных субтропиков России, в перспективе могут иметь определенную практическую значимость в рамках природоохранных мероприятий по предотвращению перестройки и смены редких растительных сообществ, насыщенных колхидскими и общекавказскими эндемиками [27], а также в направлении сохранения «экологической среды» [16, 28] и структуры лесных экосистем [29–31], выполняющих функции рекреационного и экологического каркаса урбанизированной зоны.

Цель исследования заключалась в оценке аллелопатической напряженности биотопов в лесных экосистемах основных формаций Сочинского Причерноморья и ее влияние на адвентивиза-

цию фитоценозов при отсутствии антропогенного воздействия.

**Материалы и методы.** Исследования проводились в 38 лесных экосистемах 7 формаций на 13 стационарных участках в предгорной зоне Сочинского Причерноморья [32], на пробных площадках с условным отсутствием антропогенной нагрузки, определяемых по средней объемной массе почвы ( $\leq 0,98 \text{ г/см}^3$ ) [33] и классу полеотолерантности ( $\leq 3$ ) [34].

Аллелопатическая напряженность оценивалась по аллелопатической активности лесной подстилки, собираемой при помощи рамки (20×20 см) в приствольной зоне отдельных видов деревьев, или в сообществах на трансектах вдоль склона между стволами деревьев. Средняя проба бралась методом «конверта» (из 5 проб с одной учетной площадки).

Аллелопатическая среда отдельных деревьев оценивалась по активности подстилки 21 древесного вида, регистрируемых в анализируемых лесных сообществах. Напряженность биотопов при совместном произрастании от 1 до 5 древесных видов в составе основного полога оценивалась в экосистемах:

– с 1 видом в составе древостоя (10Бк + Яс, ед. Чрш; 10Кш + Бк ед. Г; 10Дчш ед. Г; 10Дпуш + Кш, Г, Бк, Брк, Грш, Чрш; 10Смш ед. Лп, Г; 10Г + Бк; 10Тс ед. Бк);

– 2 видами (8Бк2Г + Яс, ед. Чрш; 8Кш2Г + Дск; 7Дчш 3Бк ед. Г, Ос; 9Дпуш 1Бк + Кш, Г, Брк, Грш, Чрш; 8Смш 2Г+Лп, Кл яв; 8Г2Бк + Дпуш, Кш; 7Тс 3Яс + Бк, Лп, Чрш);

– 3 видами (6Бк 2Г 2Дс + Яс, ед. Чрш; 5Кш 3Бк 2Г + Ол; 7Дчш 2Бк 1Лп ед. Г; 4Дпуш 4Г 2Кш ед. Бк; 6Смш 3Г 1Грбн + Кл кр, Лп, Грш; 7Г 2Дпуш 1Кл ос + Лп, Брк, Яс; 6Тс 2Яс 1Г + Бк, Лп, Чрш);

– 4 видами (6Бк 2Г 1Дс 1Кпол + Яс, ед. Чрш; 5Кш 3Г 1Бк 1Ол ед. Яс; 5Дчш 2Ос 2Г 1Бк + Грш ед. Г; 3Дпуш 3Г 2Бк 2Брк + Ос; 5Смш 2Бк 2Г 1Дпш ед. Лп; 5Г 3Бк 1Ос 1Дпуш + Чрш, Кл пол; 6Тс 2Яс 1Бк 1Г ед. Лп);

– 5 видами (5Бк 2Г 1Дс 1Кпол 1Лп + Яс, ед. Чрш; 5Кш 2Г 1Бк 1Яс 1Ол ед. Лврш; 5Дчш 2Ос 1Г 1Бк 1Лп ед. Грш;

4Дпуш 2Г 2Кш 1Бк 1Ос ед. Чрш, Брк; 4Смш 2Бк 2Ккр 1Г 1Лп ед. Грбн; 5Г 2Дпуш 1Бк 1Кос 1Лп ед. Яс; 4Тс 2Яс 2Г 1Бк 1Лп ед. Чрш).

Из средних проб лесной подстилки по учетным площадкам готовились аналитические пробы для определения активности водорастворимых колинов методом «биопроб на прорастание семян» по А.М. Гродзинскому [3, с. 304], с использованием шкалы условных кумариновых единиц (УКЕ) [3, с. 355]. Биотестом служили семена редьки посевной сорта розово-красный с белым кончиком (*Raphanus sativus* var. *radicula* Pers.). Водная вытяжка на дождевой воде готовилась из аналитической пробы за 24 часа до начала прорастивания из расчета 1:100 (в соответствии с рекомендациями [10]). Объем исследуемого раствора составлял 5 мл на пробу. Количество высеваемых семян на вариант – 600 (3-кратная повторность по 200 семян). Учет всхожести проводился при прорастании в контроле 50% семян (через 12–18 часов). Активность растворов оценивалась по индексу аллелопатической активности (1), разработанный Н.О. Симагиной и Н.Ю. Лысяковой [35, с. 274]:

$$A = \frac{S_o - S_k}{S_o}, \quad (1)$$

где  $A$  – аллелопатическая активность,  $S_o$  – содержание УКЕ в опыте (всхожесть семян в опыте),  $S_k$  – содержание УКЕ в контроле (всхожесть семян в контроле).

Видовая полночленность оценивалась по отношению среднего числа адвентивных видов на  $1,0 \text{ м}^2$  ( $Na$ ) на численность аборигенных видов в видовом фонде фитоценоза ( $S$ ) [36, с. 192].

Адвентивизация флористического компонента ( $Sa$ ) оценивалась в процентном отношении среднего числа адвентивных видов на  $1,0 \text{ м}^2$  ( $Na$ ) на среднее число всех видов на  $1,0 \text{ м}^2$  ( $N$ ) [37, с. 5]. Отнесение видов к адвентивному флористическому элементу и видовые таксоны определялись по А. С. Зернову [38] и А. И. Галушко [39, 40].

Эмпирический материал обрабатывался стандартными статистическими методами, включая анализ вариационных рядов генеральных совокупностей в доверительном интервале значимой ве-

роятности ( $p = 0,95-0,99$ ) [41].

Объем выборок определялся по «необходимому объему выборочной совокупности» [41, с. 94], с учетом «правила трех сигм» при заданной значимости  $\leq 0,05$  ( $p \geq 0,95$ ); предварительное среднее квадратическое отклонение определялось по диапазону значений исследуемого признака после рекогносцировочного обследования участков.

Всего было проанализировано проб лесной подстилки: при оценке аллелопатической среды отдельных древесных видов – 1260 (от 36 до 144 проб на вид); оценке напряженности в биотопах 35 экосистем – 1644 (30-96 на сообщество).

**Полученные результаты.** Проведенная оценка суммарного эффекта действия водорастворимых колинов лесной подстилки отдельных видов деревьев выявила, в пределах допустимой вариации ( $Cv = 3,79-7,26$ ), значительное подавление всхожести семян тест-объекта (табл. 1). Полученный широкий диапазон ингибирования (от 48 до  $\geq 230$  УКЕ) косвенно подтверждает многообразие видоспецифичных физиологически активных соединений, выполняющих роль внутреннего и внешнего регулятора жизненных процессов и взаимосвязей [10, 18, 19, 28].

**Таблица 1.** Характеристика аллелопатической активности лесной подстилки древесных видов

Вид	n*	Всхожесть		Cv	A		
		штук	%		$\bar{x}$	$\mu_{min 0.01}$	$\mu_{max 0.01}$
<i>Fagus orientalis</i> L.	96	31,1	0,378	4,62	0,378	0,275	0,481
<i>Quercus petrea</i> Leibl.	96	18,2	0,636	6,14	0,636	0,553	0,719
<i>Quercus robur</i> L.	60	24,0	0,520	6,03	0,520	0,476	0,564
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	48	23,3	0,534	5,14	0,534	0,477	0,591
<i>Buxus colchica</i> Pojark	48	27,4	0,453	6,20	0,453	0,396	0,510
<i>Taxus baccata</i> L.	48	13,1	0,738	5,67	0,738	0,637	0,839
<i>Castanea sativa</i> Mill.	48	24,6	0,508	6,44	0,508	0,405	0,611
<i>Tilia caucasica</i> Rupr.	60	16,7	0,667	6,59	0,667	0,584	0,750
<i>Acer campestre</i> L.	84	15,5	0,690	5,38	0,690	0,646	0,734
<i>Acer laetum</i> C.A. Mey	36	15,2	0,696	7,15	0,696	0,586	0,806
<i>Acer platanoides</i> L.	36	19,1	0,618	5,88	0,618	0,530	0,706
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	36	7,7	0,846	6,34	0,846	0,799	0,893
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	96	15,2	0,697	4,26	0,697	0,594	0,800
<i>Carpinus caucasica</i> Grossh.	96	11,2	0,776	3,79	0,776	0,693	0,859
<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	36	28,3	0,434	7,26	0,434	0,374	0,495
<i>Prunus avium</i> L.	48	8,2	0,836	4,25	0,836	0,779	0,893
<i>Pyrus communis</i> L.	36	11,6	0,768	6,18	0,768	0,708	0,829
<i>Laurocerasus officinalis</i> M. Roem.	144	4,7	0,906	3,98	0,906	0,805	1,000
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	36	37,9	0,242	5,24	0,242	0,135	0,349
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	36	0,4	0,993	7,18	0,993	0,883	1,000
<i>Populus tremula</i> L.	36	0,6	0,989	5,86	0,989	0,901	1,000

\* n – число средних проб, Cv – коэффициент вариации (%), A – индекс аллелопатической активности,  $\mu_{min 0.01}$ ,  $\mu_{max 0.01}$  – доверительные границы генеральной совокупности при  $P = 0,01$

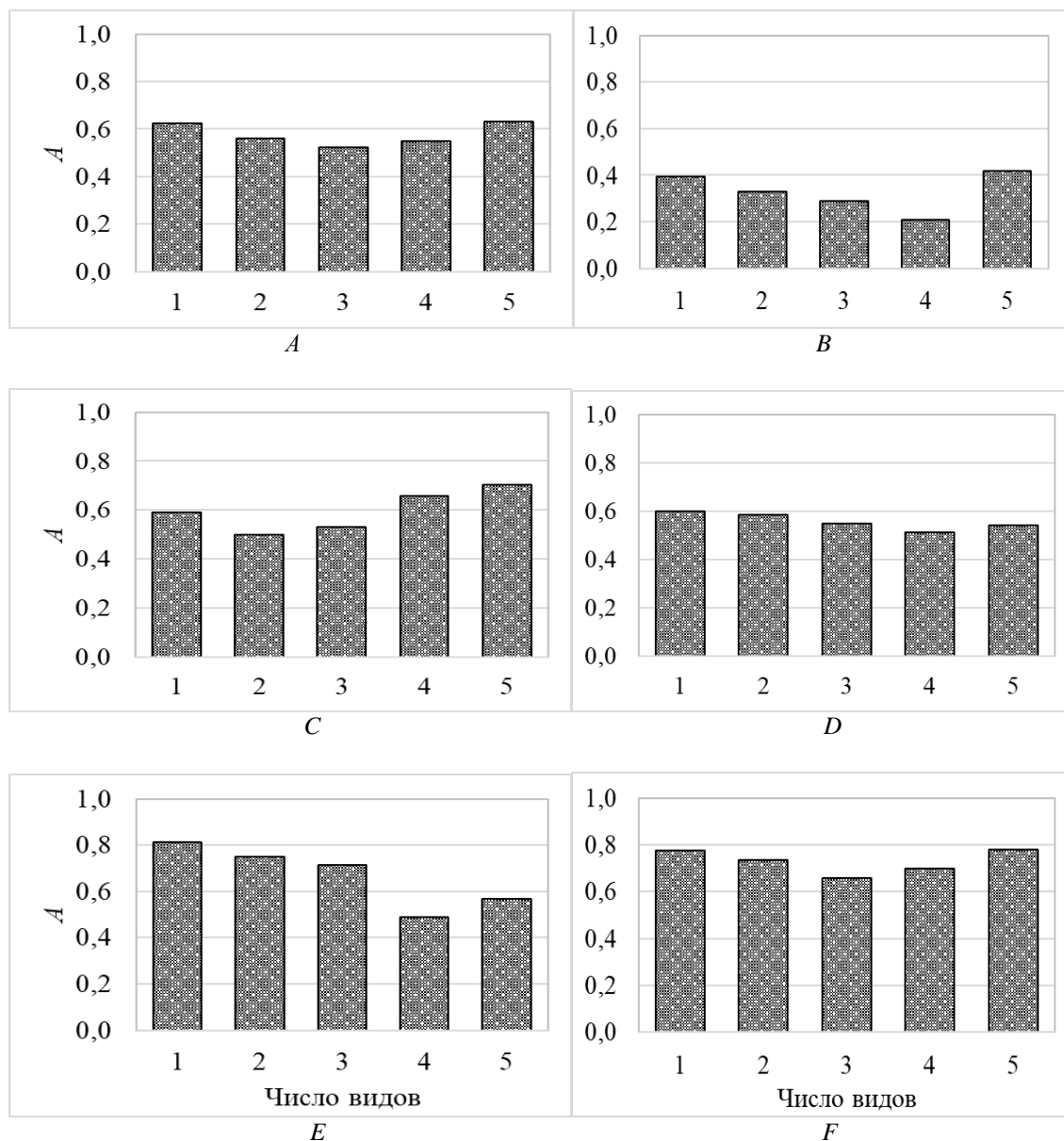
Значительные величины ингибирования, в сравнении с видами-эдификаторами, характерны для ассектаторов (*Sorbus torminalis*, *Tilia caucasica*), способных проявлять роль эзодоминантов только в производных сообществах, не образуя естественных монодоминантных насаждений [42]. Высокое ингибирование также характерно для сопутствующих видов, имеющих в среднем

менее 15% участия в насаждениях (*Fraxinus excelsior*, *Laurocerasus officinalis*, *Populus tremula*) и единичных видов-адвентикаторов, ценотически чужеродных для сообществ (*Acer laetum*, *Prunus avium*, *Pyrus communis*), ингибирующих прорастание тест-объекта относительно контроля, соответственно на 66,7-98,9 и 69,6-83,6%. Величина ингибирования *Carpinus caucasica* (в среднем на 78%),

как субдоминанта второго яруса, косвенно объясняет слабо развивающийся живой напочвенный покров уже при сомкнутости 0,6 и богатство эфемероидов в период низкой аллелопатической активности лесной подстилки [33].

Представленные на рис. 1 результаты оценки аллелопатической активности подстилки в сообществах на градиенте от 1 до 5 древесных видов в составе основного полога, характеризуются поли-

номиальными зависимостями с достаточно высокой детерминацией ( $R^2 = 90,2-99,6\%$ ) и допустимым диапазоном вариации ( $Cv = 3,89-14,09$ ), подтверждают полученные ранее в работах аналогичные динамические реакции стимуляции либо угнетения, носящие «неспецифический характер» [3, с. 76], усиливающиеся между образуемыми в природе древесными парами в ходе микроэволюции [3, с. 46].



**Рис. 1.** Активность водорастворимых колинов подстилки в экосистемах с древесными эдификаторами (*A* – *Castanea sativa*, *B* – *Fagus orientalis*, *C* – *Quercus*, *D* – *Buxus colchica*, *E* – *Carpinus caucasica*, *F* – *Taxus baccata*) и различным числом видов в составе насаждения

**Fig. 1.** Activity of water-soluble litter colins in ecosystems with tree edifiers (*A* – *Castanea sativa*, *B* – *Fagus orientalis*, *C* – *Quercus*, *D* – *Buxus colchica*, *E* – *Carpinus caucasica*, *F* – *Taxus baccata*) and various numbers of species in the composition of trees

Также полученные результаты подтверждают исследования В.К. Мякушко о более высокой активности колинов в чистых насаждениях, чем в смешанных (цит. по [3, с. 123]), трактуемые автором как приспособительные реакции. Так, наличие в буковых сообществах незначительного участия (менее 5%) *Fraxinus excelsior* и *Prunus avium* (см. рис. 1B), обладающих по отдельности значительным индексом активности (соответственно 0,697 и 0,836), при составе 10Бк + Яс, ед. Чрш увеличивают активность колинов только на 3,6%, повышая всхожесть семян *Raphanus sativus* на 2,2%, т. е. кумулятивная реакция колинов в сообществах не обладает аддитивностью, что согласуется с результатами многих авторов [16, 18, 29, 30].

Увеличение градиента разнообразия в составе древостоя до 2-4 видов сопровождается усилением синергизма, т. е.

проявление ингибирующих свойств лесной подстилки с обратной зависимостью ( $r = -0,925 - -0,998$ ), оставаясь значительно меньше, по сравнению с монодоминантными насаждениями. Последующее увеличение участия активных компонентов фитоценоза до 5 древесных видов в основном составе сопровождается увеличением активности смеси физиологически активных соединений на 49,6%, что характеризуется по А.М. Гродзинскому, как снижение синергизма и переход в антагонизм [3, с. 14], с близкой прямой зависимостью ( $r = 0,957-0,997$ ). Проверка достоверности статистических отличий между выборками диапазонов численности видов с помощью средней ошибки подтвердила достоверные отличия (при  $P = 0,01-0,001$ ) между сообществами в диапазонах синергизма и антагонизма (табл. 2).

**Таблица 2.** Достоверность статистических отличий между выборками диапазонов по численности видов в лесных сообществах

Эдификатор лесного сообщества	Диапазон, виды	$d$	$S_{\bar{x}}$	$t$	$p$
<i>Fagus orientalis</i>	1-4, 4-5	0,207	0,035	5,87	99,9
<i>Castanea sativa</i>	1-3, 3-5	0,109	0,022	4,89	99,9
<i>Quercus robur</i>	1-3, 3-5	0,277	0,045	6,16	99,9
<i>Quercus pubescens</i>	1-2, 2-5	0,173	0,022	7,76	99,9
<i>Buxus colchica</i>	1-4, 4-5	0,118	0,029	4,06	99,0
<i>Carpinus caucasica</i>	1-4, 4-5	0,327	0,051	4,79	99,9
<i>Taxus baccata</i>	1-3, 3-5	0,188	0,022	5,29	99,9

$d$  – разница между средними,  $S_{\bar{x}}$  – средняя ошибка средней арифметической,  $t$  – нормированное отклонение,  $p$  – вероятность события

Исходя из полученной динамики ингибирования можно предположить, что аллелопатической активностью лесной подстилки не только можно объяснить существующий состав насаждений в фоновых лесных экосистемах и формациях, но и возможно величину насыщенности их фитоценозов адвентивными видами, т.е. величину уязвимости лесных экосистем к проникновению и распространению этих видов.

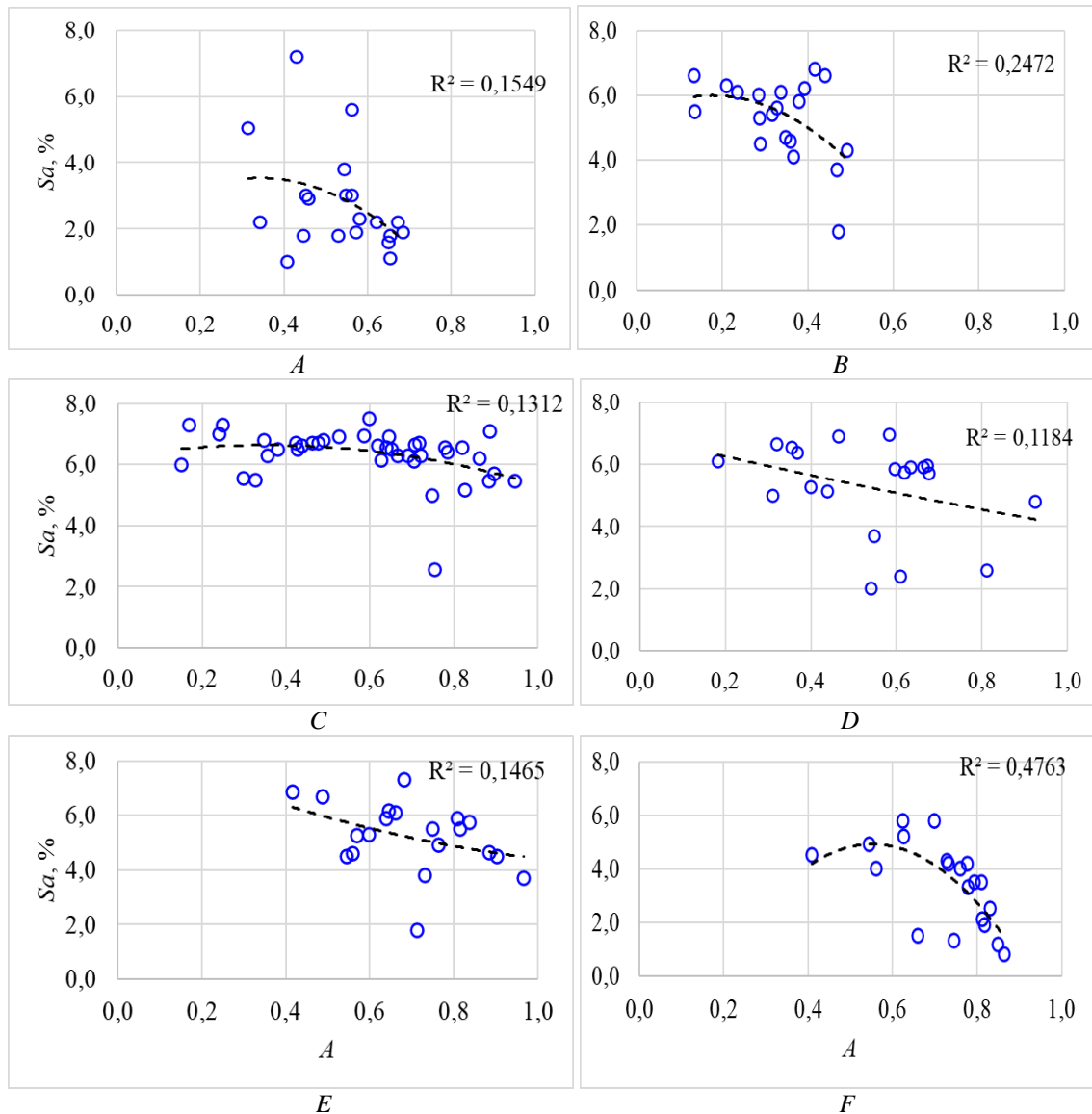
В целом, фитоценозы анализируемых сообществ характеризуются значительной вариацией структуры и видовой насыщенности: при размере видовых фондов от 29 до 44, насыщенность видами варьирует по числу аборигенных –

16-34, адвентивных – 4-13. Полученные соотношения, учитывая близкое пространственное расположение, а часто и контактирование экосистем, объясняется с различных позиций: интенсивностью межвидовой конкуренции во временных изменениях условий среды и «эффектом компенсации плотности» [43], темпами микроэволюции, временным возрастом ценопопуляций, условиями экзогенной трансформации [5, 7, 25, 44], структурным соотношением в популяциях [8, 21, 29], функциональной стабилизацией экосистем [16, 45], ростом инвазibilityности [30, 36], изменением конкурентных отношений при сокращении ресурсной базы [1, 37].

Полученные расчеты фактического материала, на предмет адвентивизации фитоценозов в 35 анализируемых экосистемах, характеризуют наибольшее среднее число адвентивных видов ( $Na$ ) в сообществах с эдификаторной ролью *Quercus pubescens* и *Carpinus caucasica* ( $\bar{x} = 0,26$  и  $0,20$  видов/ $m^2$  соответственно), несколько меньше – *Taxus baccata*, *Quercus robur* ( $\bar{x} = 0,18$  видов/ $m^2$ ), *Fagus orientalis* ( $\bar{x} = 0,16$  видов/ $m^2$ ), *Buxus colchica* ( $\bar{x} = 0,15$  видов/ $m^2$ ), минималь-

ное – *Castanea sativa* ( $\bar{x} = 0,08$  видов/ $m^2$ ). Наименьшая доля адвентивной группы от общего числа видов ( $Sa$ ) регистрируется на крайних диапазонах градиента числа древесных видов, т.е. при 1 и 5 видах в насаждении.

Варьирование аллелопатической напряженности сопровождается изменением насыщенности сообществ адвентивными видами (рис 2), при диапазоне  $Cv = 11,88-21,49\%$  с детерминацией 12–48%.



**Рис. 2.** Соотношение адвентивизации ( $Sa$ ) и аллелопатической активности ( $A$ ) в фитоценозах различных лесных экосистем ( $A$  – *Castanea sativa*,  $B$  – *Fagus orientalis*,  $C$  – *Quercus*,  $D$  – *Buxus colchica*,  $E$  – *Carpinus caucasica*,  $F$  – *Taxus baccata*)

**Fig. 2.** Ratio of adventive ( $Sa$ ) and allelopathic activity ( $A$ ) in phytocenoses of various forest ecosystems ( $A$  – *Castanea sativa*,  $B$  – *Fagus orientalis*,  $C$  – *Quercus*,  $D$  – *Buxus colchica*,  $E$  – *Carpinus caucasica*,  $F$  – *Taxus baccata*)

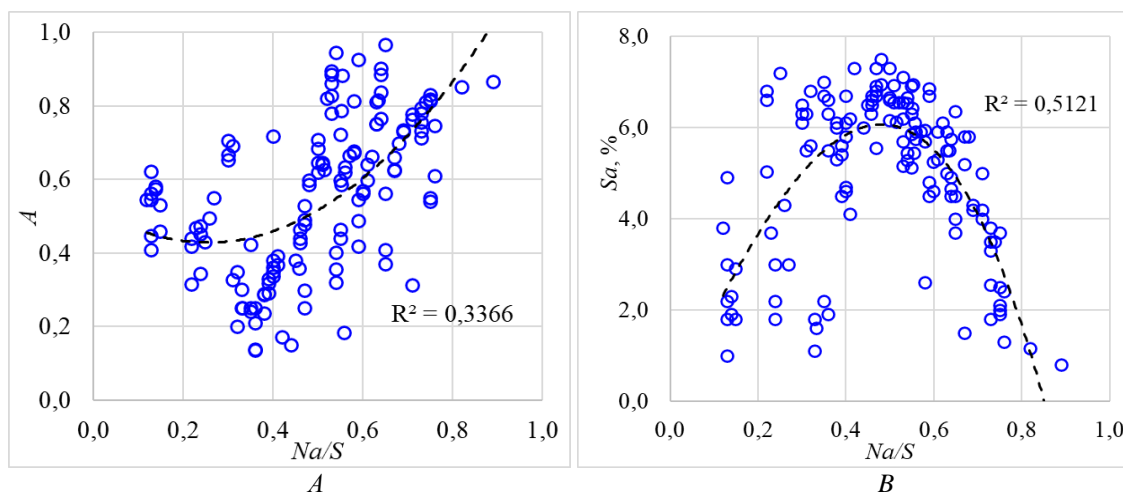


Значительное варьирование переменных позволяет отметить только общую тенденцию, которая сводится к наличию обратной зависимости ( $r = -0,472 - -0,860$ ) между аллелопатической активностью и величиной адвентивизации фитоценозов.

Максимальные величины адвентивизации отмечаются в насаждениях с эдификатором *Quercus robur*, *Castanea sativa* и *Taxus baccata* при 3 содоминирующих видах в древостое (*Sa*, соответственно 8,9, 8,0 и 8,7); *Fagus orientalis* и *Carpinus caucasicus* – при 4 видах (*Sa*, соответственно 7,4 и 7,9); *Quercus pubescens* и *Vixus colchica* проявляют высокую адвентивизацию на всем диапазоне биоразнообразия (*Sa*, соответственно 8,3 и 8,5).

Из рис. 3 следует, что с величинами аллелопатической напряженности биотопов в экосистемах и адвентивизацией фитоценозов также связаны величины видовой полнотности, имея тенденцию к увеличению по мере возрастания аллелопатического фактора ( $r = 0,806 - 0,999$ ).

Динамика связи с адвентивизацией ( $r = 0,634$ ,  $R^2 = 0,51$ ) в комплексе свидетельствует о том, что при равном числе адвентивных видов в видовых фондах сообществ, т.е. при равной интенсивности воздействия данного фактора, число таких видов в более полнотных сообществах под воздействием аллелопатического фактора оказывается ниже, чем в менее полнотных.



**Рис. 3.** Соотношение видовой полнотности сообществ ( $Na/S$ ) с величиной аллелопатической активности лесной подстилки ( $A$ ) и адвентивизацией фитоценозов ( $Sa$ )

**Fig. 3.** The ratio of the number of specific completeness communities ( $Na/S$ ) to the value of allelopathic activity of forest litter ( $A$ ) and adventitiousness of phytocenoses ( $Sa$ )

Проведенный дисперсионный анализ по иерархической схеме, на предмет определения меры влияния факторов, ответственных за варьирование ингибирующего эффекта аллелопатии в биотопе, выявил в общей вариации влияние 36–51% древостоя (численности древесных видов в насаждении) и 2–38% влияния видовой полнотности фитоценозов. Во всех сообществах воздействие градиента древесных видов подтверждается с высоким уровнем значимости ( $P = 0,01$ ); величина влияния полнотности фитоценоза зависит от видовой принадлежности эдификатора древостоя. В со-

обществах с доминирующими *Fagus orientalis* и *Castanea sativa* влияние фитоценоза (соответственно 12 и 2%) на величину аллелопатической напряженности биотопа не подтверждается, так как фактическое значение критерия Фишера ( $F$  факт, соответственно 1,80 и 0,17) не достигает минимального табличного (при  $P_{0,05} = 1,84$ ), т. е. фитоценозы в данных экосистемах достоверно не влияют на аллелопатический фон. Минимальное статистически достоверное влияние (18%) отмечено в сообществах с *Quercus robur*; значительно большее (27–38%) – с эдификаторами *Vixus colchica*,

*Quercus pubescens*, *Carpinus caucasica*, *Taxus baccata*.

Значительная доля остаточной вариации (19-61%), указывающая на влияние массы неучтенных факторов на общую изменчивость аллелопатической напряженности биотопа, предполагает воздействие абиотических факторов [1, 3, 10, 15, 16, 18, 22, 24], факторов возрастных и структурных особенностей ценопопуляций [30, 36, 42], экзогенного воздействия [4, 17, 37] и др.

**Заключение.** В зоне влажных субтропиков Сочинского Причерноморья, в местообитаниях с условным отсутствием антропогенного воздействия (фон), величины аллелопатической напряженности биотопов зависят от ценотипа и величины разнообразия в рассмотренных доминирующих фоновых экосистемах 7 основных лесных формаций на градиенте от 1 до 5 древесных видов, отражаясь на насыщенности фитоценозов адвентивной растительной группой. Величина вклада влияния фитоценоза в аллелопатический фон биотопа зависит от видоспецифичных особенностей древостоя и проявления синергического или антагонистического эффекта аллелопатии, связанного с уровнем видовой полнотности ценопопуляций.

Рост полнотности до 0,4-0,6 сопровождается усилением синергического эффекта, снижением напряженности аллелопатического фона и насыщением адвентивными видами, с возрастанием их доли на 11,9–21,5%. Увеличение полнотности более 0,6 сопровождается снижением синергического эффекта и переходу в антагонизм (при  $P = 0,01-0,001$ ), с возрастанием аллелопатической напряженности в сообществе, повышающим долю аборигенных видов, снижая число свободных ниш для адвентивных видов и уровня уязвимости сообществ к их внедрению и распространению.

Полученные результаты дополняют характеристику аллелопатических видоспецифичных особенностей древесных эдификаторов в фоновых экосистемах лесных формаций влажных субтропиков, пополняя научный базис для возможности дальнейших сравнительных объективных оценок меры трансформации

экосистем в пригородных лесах Сочинского Причерноморья и совершенствования природоохранных решений в сохранении экологического каркаса урбанизированной зоны.

*Работа выполнена в рамках госзадания ИПТС (№ госрегистрации АААА-А16-116012510144-6).*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Довганюк А.И., Довганюк Е.С. Формирование устойчивых напочвенных покровов в условиях мегаполиса // Лесной вестник. 2019. Т. 23. № 3. С. 13–20.
2. Koosheki A., Lalegani B., Hosseini S.A. Ecological consequences of allelopathy // Allelopathy. 2013. P. 23–38.
3. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление. Изб. тр. К.: Наукова думка, 1991. 532 с.
4. Гродзинский А.М. Некоторые проблемы изучения аллелопатического взаимодействия растений // Взаимодействие растений и микроорганизмов в фитоценозах. Киев, 1977. С. 3–12.
5. Лаврова О.П., Матвеев Н.М. Об особенностях аллелопатического режима в фитогенном поле дуба // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах: Междунар. межвед. сб. науч. тр. / под ред. Н.М. Матвеева. Самара: Изд-во СГУ, 1996. С. 115–124.
6. Callaway R.M. Species-specific positive interactions // Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. 2007. P. 255–293.
7. Купреев В.Э. Влияние экстрактов из *Eriogon canadensis* L. на параметры роста сосны обыкновенной // Разнообразие растительного мира. 2019. № 1(1). С. 62–66.
8. Чегодаева Н.Д., Маскаева Т.А., Лабутина М.В. Аллелопатическое влияние василька синего (*Centaurea cyanus* L.) на кормовые злаки // Успехи современного естествознания. 2018. № 7. С. 71–76.
9. Марченко И.С. Биологическое поле леса – теоретическая основа лесохозяйственного производства // Известия вузов. Лесной журн. 1997. № 1–2. С. 57–64.



10. Гродзинский А.М., Богдан Г.П., Головки Э.Я. Аллелопатическое почвоутомление. Киев: Наукова думка, 1979. 248 с.
11. Колмогорова Е.Ю., Уфимцев В.И. Некоторые особенности химического состава опада сосны обыкновенной, произрастающей в условиях породного отвала // Успехи современного естествознания. 2018. № 11–2. С. 267–272.
12. Цандекова О.Л., Уфимцев В.И. Аллелопатическое влияние *Asperugo L.* на ферментативную активность почвы в естественных растительных сообществах // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. 2018. № 3(161). С. 56–61.
13. Федотов Г.Н. Токсикоз почв и выбор семян зерновых культур для посева на конкретных полях / Г.Н. Федотов, М.Ф. Федотова, В.С. Шалаев [и др.] // Агропромышленные технологии Центральной России. 2018. № 4(10). С. 42–53.
14. Коношина С.Н., Хилкова Н.Л., Прудникова Е.Г. Аллелопатическая активность листового опада древесных растений Орловской области // Ученые записки Орловского государственного университета. Сер.: Естественные, технические и медицинские науки. 2014. № 3. С. 152–155.
15. Миркин Б.М., Усманов И.Ю. Аллелопатия. Состояние теории методы изучения // Журнал общей биологии. – 1991. Т. 52. № 5. С. 646–655.
16. Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. Самара: Кн. изд-во, 1994. 206 с.
17. Панасенко Н.Н., Анищенко Л.Н. Влияние инвазионных растений *Parthenocissus vitacea* и *Vinca minor* на показатели биоразнообразия лесных сообществ // Сибирский экологический журнал. 2016. Т. 25. № 6. С. 724–735.
18. Гродзинский А.М., Головки Е.А., Горобец С.А. Экспериментальная аллелопатия. К.: Наукова думка, 1975. 230 с.
19. Воронцова Е.С. Оценка экологических механизмов, вызываемых аллелопатией, на микроорганизмы и экологическую среду // Научный электронный журнал Меридиан. 2020. № 6(40). С. 3–5.
20. Прокушкин С.Г., Каверзина Л.Н. Корневые экзометаболиты и их роль в минеральном питании сосны // Лесоведение. 1993. № 6. С. 81–85.
21. Юрчак Л.Д. Аллелопатия в агробиоценозах ароматичних рослин. К.: Фітосоціоцентр, 2005. 411с.
22. Левченко П.В., Гетманец И.А., Викторов В.П. Результаты биотестирования эдафотопов некоторых видов широколиственных пород в Ашинском государственном природном биологическом заказнике (Челябинская обл.) // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер.: Биол. и экология. 2020. № 2(58). С. 84–93.
23. Черняк Д.М. Аллелопатические свойства почв многолетних интродукционных насаждений *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum moellendorffii* // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 5. С. 349–356.
24. Федотов Г.Н., Шалаев В.С., Батырев Ю.П. Аллелотоксины в почвах и стимуляция развития семян // Лесной вестник. 2019. Т. 23. № 5. С. 62–70.
25. Федотов Г.Н., Шалаев В.С., Батырев Ю.П. Аллелотоксичность почв, механизмы ее возникновения и возможные пути снижения // Лесной вестник. 2020. Т. 24. № 2. С. 37–42.
26. Ситников М.А., Онистратенко Н.В. Основные экологически значимые метаболиты клена сенилистного *Asperugo* и его аллелопатическая роль в пойменной экосистеме // Антропогенная трансформация геопространства: природа, хозяйство, общество: V Междунар. науч.-практ. конф. (Волгоград, 01-04 окт. 2019 г.). Волгоград: Изд-во ВГУ, 2019. С. 121–126.
27. Литвинская С.А. Историческая экология (региональный очерк). Краснодар: Изд-во КГУ. 1997. 214 с.
28. Гнатюк Н.А. Сущность, механизмы и закономерности проявления аллелопатического взаимодействия растений // Актуальные научные исследования в современном мире. 2018. № 3–7(35). С. 11–16.
29. Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. Аллелопатические взаимоотношения растений и микроорганизмов в почвенных

экосистемах // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139. № 2. С. 147–160.

30. Прохоров В.Н. Аллелопатический потенциал адвентивных видов с высокой инвазионной активностью во флоре Беларуси // Известия Нац. АНБ. Сер.: Биол. наук. 2018. Т. 63. № 2. С. 163–170.

31. Золотухин А.И., Овчаренко А.А. Пойменные леса Прихоперья: состояние, эколого-ценотическая структура, биоразнообразие. Балашов: Изд-во СГУ, 2007. 149 с.

32. Щербина В.Г. Анализ параметров сообществ коллембол в предгорных лесных экосистемах Сочинского Причерноморья // Системы контроля окружающей среды. 2020. № 4 (42). С. 65–74.

33. Щербина В.Г. Рекреационная индикация субтропических буковых биогеоценозов. 2 изд., доп. и перераб. Кривой Рог: Минерал, 2005. 352 с.

34. Щербина В.Г. Динамика доли ослабленных деревьев в грабовых экосистемах при комплексном воздействии антропогенных факторов // Системы контроля окружающей среды. 2019. № 4(38). С. 162–169.

35. Симагина Н.О., Лысякова Н.Ю. Динамика аллелопатической активности *Viburnum fruticosum* L. в течение вегетации и онтогенеза // Ученые записки Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Биология, химия. 2011. Т. 24(63). № 4. С. 273–281.

36. Акатов В.В., Акатова Т.В. Полноценность и устойчивость к инвазивным видам растительных сообществ с низкой интенсивностью межвидовых

взаимодействий // Экология. 2010. № 3. С. 191–198.

37. Акатов В.В. Относительная конкурентоспособность адвентивных видов растений в травяных сообществах Западного Кавказа / В.В. Акатов, Т.В. Акатова, Т.Г. Ескина [и др.] // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 2. С. 2–15.

38. Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.

39. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа: Определитель. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ, 1978. Т. 1. 320 с.

40. Галушко А.И. Флора Северного Кавказа: Определитель. Ростов н/Д.: Изд-во РГУ, 1980. Т. 2. 352 с.

41. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа, 1964. 328 с.

42. Гордиенко В.А., Солнцев Г.К. Лесные пользования на Северном Кавказе. М.: ВНИИЦлесресурс, 1999. 472 с.

43. MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R. Density compensation in island faunas // Ecology. 1972. Vol. 53. P. 330–342.

44. Загурная Ю.С. Влияние изоляции на состав и видовое богатство фитоценозов дубовых лесов предгорной части Северо-Западного Кавказа // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 3. С. 37–42.

45. Gonzalez A., Loreau M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities // Journal of Theoretical Biology. 2009. Vol. 40. P. 393–414.

## ALLELOPATHIC TENSION OF BIOTOPES IN FOREST ECOSYSTEMS OF WET SUBTROPICS

V.G. Scherbina

Branch of Institute of Natural and Technical Systems,  
RF, Sochi, Kurortny Av., 99/18

In the suburban forests, with the conditional absence of anthropogenic impact, the allelopathic tension of biotopes in the ecosystems of the main forest formations of Sochi Black Sea region was estimated. Using the method of biotesting of water extracts from the forest litter, the relationship between the allelopathic inhibition value and the functional position of tree species in the forest community was determined. The dependence of the allelopathic tension of biotopes on the number of species in the stand and the saturation of phytocenoses with an adventive phytocenoses was established.

**Keywords:** Sochi Black Sea region, forest ecosystems, biodiversity of the stand, forest litter, allelopathy activity, adventive phytocenoses.

REFERENCES

1. *Dovganjuk A.I., Dovganjuk E.S.* Formirovanie ustojchivyh napochvennyh pokrovov v uslovijah megapolisa. *Lesnoj vestnik*. 2019. Vol. 23. No 3. pp. 13–20.
2. *Koocheki A., Lalegani B., Hosseini S.A.* Ecological consequences of allelopathy. *Allelopathy*. 2013. pp. 23–38.
3. *Grodzinskij A.M.* Allelopatija rastenij i pochvoutomlenie. Izb. tr. K.: Naukova dumka, 1991. 532 p.
4. *Grodzinskij A.M.* Nekotorye problemy izuchenija allelopaticeskogo vzaimodejstvija rastenij. Vzaimodejstvie rastenij i mikroorganizmov v fitocenozah. Kiev, 1977. pp. 3–12.
5. *Lavrova O.P., Matveev N.M.* Ob osobennostjah allelopaticeskogo rezhima v fitogenom pole duba. Voprosy jekologii i ohrany prirody v lesostepnoj i stepnoj zonah: Mezhdunar. mezhdved. sb. nauch. tr. / pod red. N.M. Matveeva. Samara: Izd-vo SGU, 1996. pp. 115–124.
6. *Callaway R.M.* Species-specific positive interactions. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. 2007. pp. 255–293.
7. *Kupreev V.Je.* Vlijanie jekstraktov iz *Erigeron canadensis* L. na parametry rosta sosny obyknovennoj. *Raznoobrazie rastitel'nogo mira*. 2019. No 1(1). pp. 62–66.
8. *Chegodaeva N.D., Maskaeva T.A., Labutina M.V.* Allelopaticeskoe vlijanie vasil'ka sinego (*Centaurea cyanus* L.) na kormovye zlaki. *Uspehi sovremennogo estestvoznanija*. 2018. No 7. pp. 71–76.
9. *Marchenko I.S.* Biologicheskoe pole lesa – teoreticheskaja osnova lesohozjajstvennogo proizvodstva. *Izvestija vuzov. Lesnoj zhurn.* 1997. No 1–2. pp. 57–64.
10. *Grodzinskij A.M., Bogdan G.P., Golovko Je.Ja.* Allelopaticeskoe pochvoutomlenie. Kiev: Naukova dumka, 1979. 248 p.
11. *Kolmogorova E.Ju., Ufimcev V.I.* Nekotorye osobennosti himicheskogo sostava opada sosny obyknovennoj, proizrastajushhej v uslovijah porodnogo otvala. *Uspehi sovremennogo estestvoznanija*. 2018. No 11–2. pp. 267–272.
12. *Candekova O.L., Ufimcev V.I.* Allelopaticeskoe vlijanie *Acer negundo* L. na fermentativnuju aktivnost' pochvy v estestvennyh rastitel'nyh soobshhestvah. *Vestnik Altajskogo gos. agrarnogo un-ta*. 2018. No 3 (161). pp. 56–61.
13. *Fedotov G.N.* Toksikoz pochv i vybor semjan zernovyh kul'tur dlja poseva na konkretnyh poljah / G.N. Fedotov, M.F. Fedotova, V.S. Shalaev [i dr.]. *Agropromyshlennye tehnologii Central'noj Rossii*. 2018. No 4 (10). pp. 42–53.
14. *Konoshina S.N., Hil'kova N.L., Prudnikova E.G.* Allelopaticeskaja aktivnost' listovogo opada drevesnyh rastenij Orlovskoj oblasti. *Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye, tehnicheckie i medicinskie nauki*. 2014. No 3. pp. 152–155.
15. *Mirkin B.M., Usmanov I.Ju.* Allelopatija. Sostojanie teorii metody izuchenija. *Zhurnal obshhej biologii*. – 1991. Vol. 52. No 5. pp. 646–655.
16. *Matveev N.M.* Allelopatija kak faktor jekologicheskoy sredy. Samara: Kn. izd-vo, 1994. 206 p.
17. *Panasenko N.N., Anishhenko L.N.* Vlijanie invazionnyh rastenij *Parthenocissus vitacea* i *Vinca minor* na pokazateli bioraznoobrazija lesnyh soobshhestv. *Sibirskij jekologicheskij zhurnal*. 2016. Vol. 25. No 6. pp. 724–735.
18. *Grodzinskij A.M., Golovko E.A., Gorobec S.A.* Jeksperimental'naja allelopatija. K.: Naukova dumka, 1975. 230 p.
19. *Voroncova E.S.* Ocenka jekologicheskikh mehanizmov, vyzyvaemyh allelopatiej, na mikroorganizmy i jekologicheskiju sredu. *Nauchnyj jelektronnyj zhurnal Meridian*. 2020. No 6 (40). pp. 3–5.
20. *Prokushkin S.G., Kaverzina L.N.* Kornevye jekzometabolity i ih rol' v mineral'nom pitanii sosny. *Lesovedenie*. 1993. No 6. pp. 81–85.
21. *Jurchak L.D.* Allelopatija v agrobiocenozah aromaticnyh roslin. K.: Fitosociocentr, 2005. 411 p.
22. *Levchenko P.V., Getmanec I.A., Viktorov V.P.* Rezul'taty biotestirovanija jedafotopov nekotoryh vidov shirokolistvennyh porod v Ashinskom gosudarstvennom prirodnom biologicheskome zakaznike (Cheljabinskaja obl.). *Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser.: Biol. i jekologija*. 2020. No 2(58). pp. 84–93.
23. *Chernjak D.M.* Allelopaticheskie svojstva pochv mnogoletnih introdukcionnyh nasazhdenij *Heracleum sosnowskyi* i *Heracleum moellendorffi*. *Sovremennye problemy nauki i obrazovanija*. 2017. No 5. pp. 349–356.
24. *Fedotov G.N., Shalaev V.S., Batyrev Ju.P.* Allelotoksiny v pochvah i stimuljacija razviti semn. *Lesnoj vestnik*. 2019. Vol. 23. No 5. pp. 62–70.

25. Fedotov G.N., Shalaev V.S., Batyrev Ju.P. Allelotoksichnost' pochv, mehanizmy ee vozniknovenija i vozmozhnye puti snizhenija. *Lesnoj vestnik*. 2020. Vol. 24. No 2. pp. 37–42.
26. Sitnikov M.A., Onistratenko N.V. Osnovnye jekologicheski znachimye metabolity klena senelistnogo Acer negundo i ego allelopaticeskaja rol' v pojmennoj jekosisteme. Antropogennaja transformacii geoprostranstva: priroda, hozjajstvo, obshhestvo: V Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (Volgo-grad, 01-04 okt. 2019 g.). Volgograd: Izd-vo VGU, 2019. pp. 121–126.
27. Litvinskaja S.A. Istoricheskaja jekologija (regional'nyj ocherk). Krasnodar: Izd-vo KGU. 1997. 214 p.
28. Gnatjuk N.A. Sushhnost', mehanizmy i zakonomernosti pojavlenija allelopaticeskogo vzaimodejstvija rastenij. *Aktual'nye nauchnye issledovanija v sovremennom mire*. 2018. No 3–7(35). pp. 11–16.
29. Poljak Ju.M., Suharevich V.I. Allelopaticheskie vzaimootnoshenija rastenij i mikroorganizmov v pochvennyh jekosistemah. *Uspehi sovremennoj biologii*. 2019. Vol. 139. No 2. pp. 147–160.
30. Prohorov V.N. Allelopaticheskij potencial adventivnyh vidov s vysokoj invazionnoj aktivnost'ju vo flore Belarusi. *Izvestija Nac. ANB. Ser.: Biol. nauk*. 2018. Vol. 63. No 2. pp. 163–170.
31. Zolotuhin A.I., Ovcharenko A.A. Pojmennye lesa Prihoper'ja: sostojanie, jekologocenoticheskaja struktura, bioraznoobrazie. Balashov: Izd-vo SGU, 2007. 149 p.
32. Shherbina V.G. Analiz parametrov soobshhestv kollembol v predgornyh lesnyh jekosistemah Sochinskogo Prichernomor'ja. *Sistemy kontrolja okruzhajushhej sredy*. 2020. No 4 (42). pp. 65–74.
33. Shherbina V.G. Rekreacionnaja indikacija subtropicheskikh bukovykh biogeocenozov. 2 izd., dop. i pererab. Krivoj Rog: Mineral, 2005. 352 p.
34. Shherbina V.G. Dinamika doli oslablennyh derev'ev v grabovyh jeko-sistemah pri kompleksnom vozdejstvii antropogennyh faktorov. *Sistemy kontrolja okruzhajushhej sredy*. 2019. No 4 (38). pp. 162–169.
35. Simagina N.O., Lysjakova N.Ju. Dinamika allelopaticeskoy aktivnosti Bupleurum fruticosum L. v techenie vegetacii i ontogeneza. *Uchenye zapiski Tavricheskogo nac. un-ta im. V. I. Vernadskogo. Biologija, himija*. 2011. Vol. 24(63). No 4. pp. 273–281.
36. Akatov V.V., Akatova T.V. Polnochlennost' i ustojchivost' k in-vazivnym vidam rastitel'nyh soobshhestv s nizkoj intensivnost'ju mezh-vidovyh vzaimodejstvij. *Jekologija*. 2010. No 3. pp. 191–198.
37. Akatov V.V. Otnositel'naja konkurentosposobnost' adventivnyh vidov rastenij v travjanyh soobshhestvah Zapadnogo Kavkaza / V.V. Akatov, T.V. Akatova, T.G. Eskina [i dr.]. *Rossijskij zhurnal biologicheskikh invazij*. 2012. No 2. pp. 2–15.
38. Zernov A.S. Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza. M.: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2006. 664 p.
39. Galushko A.I. Flora Severnogo Kavkaza: Opredelitel'. Rostov n/D.: Izd-vo RGU, 1978. Vol. 1. 320 p.
40. Galushko A.I. Flora Severnogo Kavkaza: Opredelitel'. Rostov n/D.: Izd-vo RGU, 1980. Vol. 2. 352 p.
41. Rokickij P.F. Biologicheskaja statistika. Minsk: Vysshaja shkola, 1964. 328 p.
42. Gordienko V.A., Solncev G.K. Lesnye pol'zovanija na Severnom Kav-kaze. M.: VNIIClesresurs, 1999. 472 p.
43. MacArthur R.H., Diamond J.M., Karr J.R. Density compensation in island faunas. *Ecology*. 1972. Vol. 53. pp. 330–342.
44. Zagurnaja Ju.S. Vlijanie izoljacii na sostav i vidovoe bogatstvo fi-tocenozov dubovyh lesov predgornoj chasti Severo-Zapadnogo Kavkaza. *Bjul. Mosk. o-va ispyt. prirody, otd. biol.* 2008. T. 113. Vol. 3. pp. 37–42.
45. Gonzalez A., Loreau M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities. *Journal of Theoretical Biology*. 2009. Vol. 40. pp. 393–414.