

## **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОГО ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ РАСТЕНИЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И КУЛЬТУРНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ**

*Изложены сведения о формах последействия растений. Приведена дефиниция понятия "последействие растений". Рассмотрена экологическая роль аллелопатического последействия растений в фитоценозах.*

При изучении аллелопатических явлений в фитоценозах исследователи обращали внимание в основном на взаимодействие растений при совместном произрастании. Последействие, которое наблюдается после корчевания старых плодовых насаждений, вырубке деревьев лесобразующих пород или удаления с поля основной фитомассы при уборке урожая, изучено недостаточно. Существующие классификации взаимоотношений растений [17, 18, 22, 28, 37] рассматривают только их взаимодействия и не предусматривают возможность последействия. А.П. Шенников [41] обращал внимание на то, что влияние одного вида растений на другие может принимать характер последействия и рекомендовал учитывать это явление при разработке плодосмена и севооборотов. Однако теоретические аспекты последействия растений рассматриваются нами впервые.

Последействие, как и взаимодействие, является составной частью взаимоотношений растений в сообществах. Существенное отличие между этими двумя типами взаимоотношений заключается в том, что при взаимодействии возможно различное двустороннее влияние видов А и Б ( $A \leftrightarrow B$ , например,  $+$   $-$ ,  $+$   $+$  или  $-$   $-$ ), а при последействии — только одностороннее, то есть предшествующая культура А влияет на

последующую Б ( $A \rightarrow B$ ), обратное действие невозможно. Реакция последующей культуры на последействие предшествующей может быть положительной ( $+$ ), отрицательной ( $-$ ) или нейтральной ( $0$ ).

Последействие растений — это результат глубокого и разностороннего преобразования условий среды (главным образом эдафических и биотических) предшествующими растениями. Понимание сущности изменений среды, происходящих в процессе жизнедеятельности предшественников и влияющих на рост последующих культур, позволило нам впервые сформулировать дефиницию понятия "последействие" и предложить схему последействия растений в культурфитоценозах. *Последействие* — это комплекс межвидовых и внутривидовых универсальных средообразующих влияний предшественников на последующие растения в фитоценозах. Особенность последействия заключается в том, что оно проявляется после удаления или отмирания растения, которое изменило среду. Наша схема учитывает 8 форм последействия растений (рис. 1).

1. *Физическое последействие* — изменение структуры, плотности, скважности, влагоемкости и водопроницаемости почв. Очень хорошо оструктурируют почву многолетние травы, образующие мощную и разветвленную корневую систему [15, 23]. Водные вытяжки из листьев и корней дуба (1:200) уменьшают водопроницаемость чер-

нозема оподзоленного, а водорастворимые вещества ясеня — повышают ее [1].

2. *Физико-химическое последствие* — изменение реакции почвенного раствора, содержания поглощенных катионов и подвижного алюминия, емкости поглощения. Продукты разложения подстилки, метаболиты грибов и вещества, вымываемые осадками из листьев и коры, обуславливают кислотность почвы под деревьями ели и сосны. Сумма поглощенных оснований в почве под березой почти в два раза выше, чем под сосной [14, 32, 38].

3. *Химическое последствие* — изменение валового химического состава почвы путем перемещения минеральных элементов из породы в верхние горизонты почвы. Биогенная аккумуляция зольных элементов в почве происходит вследствие отмирания корней, разложения подстилки и вымывания осадками минеральных веществ из крон деревьев. Разные породы отличаются по зольности и накоплению отдельных элементов [14, 35, 42].

4. *Трофическое последствие* — влияние растений на содержание в почве гумуса, азота, подвижных форм калия, фосфора и других элементов. Например, азот в почве накапливают бобовые растения, виды семейств березовые и лоховые [3, 32] и даже сосна (36 кг/га в год), что чрезвычайно важно на бедных почвах [29].

5. *Аллелопатическое последствие* — влияние колинов предшествующих растений, которые могут ингибировать или стимулировать рост последующих культур [9, 26, 27]. Почвоутомление — это комплексная форма последствия растений, однако, основной причиной почвоутомления является аллелопатический фактор.

6. *Биотическое последствие* — накопление в почве вредителей и возбудителей болезней, размножение сорняков, особенно при бессменном выращивании сельскохозяйственных культур [3, 10, 21].

7. *Санационное последствие* — способность растений уменьшать количество сор-

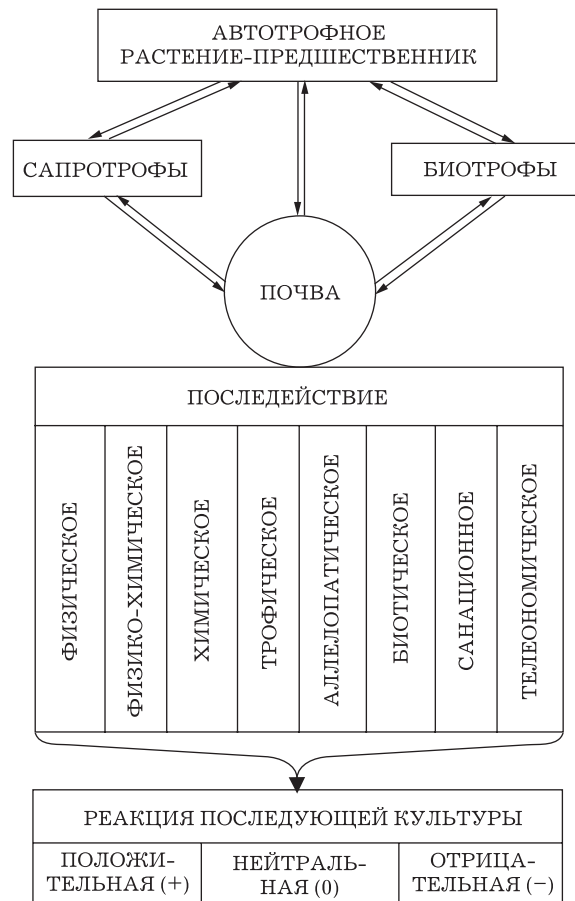


Рис. 1. Схема последствия растений в культурных фитоценозах [27]

няков, очищать почву от возбудителей корневых гнилей, фитопатогенных грибов, нематод [4, 19, 20, 31]. Например, бобы бархатные (*Mucuna pruriens* var. *utilis*), выращиваемые в качестве зернобобовой и сидеральной культуры, очищают поля от сорняков.

8. *Телеономическое последствие* — сигнальное, сугубо информационное [9, 43], обеспечиваемое, например, содержанием в почве (в очень малом количестве) некоторых органических веществ, свойственных предшествующему виду.

Растения в ценозе испытывают последствие предшествующих видов, а также подвергаются взаимному влиянию при совместном произрастании посредством колинов, действие которых отличается видоспе-

цифичностью. Следует подчеркнуть, что специфичность аллелопатического влияния проявляется не только на видовом [27], но и на сортовом уровне [11, 12, 36].

В течение всей жизни плодовых деревьев в почву под ними поступают аллелопатически активные вещества (колины), источником которых являются выделения живых корней и вегетирующих листьев, корни, отмирающие в процессе самоизреживания корневой системы, и опад. После корчевания старых насаждений в почве происходит разложение большой массы корневых остатков. Корневая система — основной источник накопления колинов в почвенной среде садового биогеоценоза [27].

В результате аккумуляции продуктов жизнедеятельности плодовых растений в корнеобитаемом слое возникает эффект аллелопатического последействия, который обеспечивается поглотительной способностью почвы; если бы почва не поглощала и не задерживала колины, они вымывались бы в глуболежащие горизонты и тогда проявление аллелопатии в почвенной среде было бы значительно ослаблено или даже полностью исключено. Следует подчеркнуть, что при последействии (в отличие от взаимодействия совместно произрастающих растений) аллелопатия проявляется в "чистом" виде, так как исключаются прямой контакт растений предшествующей и последующей культуры, конкуренция за свет, влагу и питательные вещества.

Почва является ключевым компонентом наземных экосистем. В ней происходят многие процессы, имеющие решающее значение для нормального функционирования биогеоценозов; через почвенную среду осуществляется последействие растений. Однако свойства почвы зависят от влияния автотрофных растений, в садовом биогеоценозе, как и в лесном [14], они формируются эдификаторами. Т.А. Работнов [33] подчеркивал, что каждый фитоценоз имеет свою, особую почву. В.В. Докучаев [13] еще в конце XIX века писал: "Есть даже полное осно-

вание надеяться, что в ближайшем будущем мы сумеем легко отличить между собой не только степные и лесные почвы, но и земли березовые, липовые, дубовые, буковые и пр. и пр.". Сегодня можно утверждать, что отличия между почвами в одинаковых климатических условиях формируются продуктами жизнедеятельности растений, в частности, веществами вторичного происхождения.

Высказанные В.В. Докучаевым и Т.А. Работновым положения как нельзя лучше отражают влияние на почву монокультур, в том числе и плодовых садов. Своеобразие почв в садовых биогеоценозах создается преимущественно экзометаболитами и органическими веществами мортмассы. Так, характерной особенностью яблоневых почв является содержание флоризина, флоретина и его дериватов [6]; персиковых почв — доминирующего компонента фенольной природы, относящегося к конденсированным танинам [5]. Таким образом, одним из факторов, определяющих ценогенетические свойства садовой почвы, являются аллелопатически активные вещества фенольной природы.

Вследствие аккумуляции в корнеобитаемом слое почвы продуктов жизнедеятельности плодовых деревьев и их консортов возникает аллелопатический режим (рис. 2). Представления о формировании в среде фитоценоза аллелопатического режима впервые были сформулированы Н.М. Матвеевым [24]. Согласно его определению, аллелопатический режим — это сложный, динамичный комплекс аллелопатически активных веществ, формирующийся в среде фитоценоза в результате накопления и видоизменения выделений обитающих в сообществе растений и их гетеротрофных консортов.

Мы считаем, что более правильно (особенно при последействии) говорить об аллелопатическом режиме почвы, который возникает вследствие аккумуляции в корнеобитаемом слое прижизненных выделений и органических веществ, освобождающихся при разложении мортмассы. По данным

А.М. Гродзинского [7], от 60 до 90% всех колинов, приходящихся на единицу площади фитоценоза, находится в почве, значительно меньше их содержится в подстилке и в воздухе. Аллелопатическое последствие в культурных фитоценозах обусловлено только колинами почвы.

Корни молодого дерева, посаженного на месте выкорчеванного старого, находятся в почвенной среде, содержащей смесь разнообразных продуктов жизнедеятельности предшествующего растения. Влияние этих продуктов на растения-акцепторы отличается избирательностью и специфичностью — они наиболее вредны для деревьев того вида, который их продуцирует, а растения других видов в значительно меньшей мере подвержены их отрицательному влиянию или индифферентны.

Необходимо подчеркнуть, что специфичность и избирательность действия свойственна не только колинам. Многие биологически активные вещества (в частности, гербициды и антибиотики) неодинаково влияют на различные организмы. С.А. Острейко и Э.М. Дроздовский [30] отмечают, что характер действия и степень активности физиологически активных веществ негормональной природы зависят от комплекса факторов, в том числе и от вида растения. Одни и те же вещества в зависимости от вида растения могут оказывать либо стимулирующее, либо ингибирующее влияние на тот или иной процесс. Следовательно, характер аллелопатического действия экзогенных фенольных соединений и других органических веществ, поступающих в почвенную среду при разложении опада и корней, также не может быть одинаковым — он изменяется в зависимости от вида-донора и вида-акцептора.

Видовая специфичность действия колинов — это общее и закономерное явление, свойственное не только плодовым растениям. Оно обусловлено тем, что каждый вид отличается специфическим типом обмена веществ. Не следует забывать и о специ-



Рис. 2. Схема формирования аллелопатического режима в садовых биогеоценозах [27]

фичности реакции видов на определенный экологический фактор. Действие конкретного фактора характеризуется точками минимума, оптимума и максимума. Разные виды растений неодинаково реагируют на одну и ту же дозу экологического фактора, например, на освещенность, концентрацию солей в почвенном растворе или его кислотность и различаются по значению оптимума и диапазону толерантности. Так, есть виды, для которых оптимальна только определенная освещенность местообитания (крайне тенелюбивые или очень светолюбивые растения — стенофоты); известны также эврифоты, которые хорошо растут и при полной освещенности, и при значительном затенении. Одни виды предпочитают почвы с очень узкой амплитудой кислотности, другие успешно осваивают субстраты с широкой амплитудой — от сильно кислой до щелочной.

Аллелопатический фактор в этом отношении не является исключением — различные виды имеют неодинаковую чувствительность к нему и толерантность.

Наиболее узкой амплитудой по отношению к аллелопатическому фактору и наиболее низкой оптимальной величиной его отличаются аутоинтолерантные виды. Превышение оптимального значения аллелопатического фактора приводит к появлению почвоутомления, которое усиливается по мере приближения напряженности фактора (то есть количественного и качественного состава колинов) к точке максимума.

Экспериментальные данные об аллелопатической активности опада и корней, поглощении колинов почвой, влиянии корневых остатков на рост сеянцев в почвенной культуре, обнаружение в почве фенольных и других органических веществ индивидуальной природы [26] — все это свидетельствует, что средообразующее влияние плодовых и других видов в фитоценозах заключается не только в изменении светового, температурного, водного режимов, условий минерального питания, но и в создании аллелопатического режима почвы, особенно сильно влияющего на рост возделываемых растений в условиях монокультуры.

В природных условиях аллелопатический режим почвы под плодовыми растениями способствует удалению потомства от материнского дерева, выработке различных способов распространения вида и завоевания нового пространства, а в культуре этот фактор препятствует росту плодовых насаждений при повторном возделывании одного и того же или близкородственных видов. Продукты метаболизма предшествующих деревьев вызывают уменьшение прироста побегов, площади ассимиляционной поверхности, длины и массы корневой системы.

Аутоинтолерантность плодовых растений обусловлена резко выраженной отрицательной реакцией на накопление в почвенной среде продуктов жизнедеятельности особей своего вида. Это одна из особенностей стратегии жизни видов плодовых растений, которая помогает им выжить в сообществах. По сравнению с другими древесными породами (например, березой, гра-

бом или ясенем) семечковые и косточковые плодовые растения продуцируют меньшее количество семян, которые распространяются птицами и некоторыми животными. Если бы под материнским пологом вырастили сеянцы из всех упавших в почву семян, то они угнетали бы и самих себя и материнское растение, что нанесло бы значительный ущерб виду. В данном случае внутривидовая конкуренция приносит пользу виду в целом.

Одним из механизмов аллелопатического последствия плодовых культур является влияние колинов предшественника на водный режим и минеральное питание деревьев последующей породы. Такой вывод позволяют сделать полученные нами экспериментальные данные о существенном снижении водными вытяжками из корневых остатков и растворами нативных фенольных веществ (выделенных из листьев и корней яблони) способности корней сеянцев яблони поглощать воду, а также азот и некоторые другие элементы минерального питания (в том числе микроэлементы — цинк и марганец). Особенно важное значение имеет цинк, который входит в состав фермента карбонат-гидролазы, участвует в метаболизме фитогормонов и регуляторов роста фенольной природы. При недостатке цинка увеличивается содержание ингибиторов в растениях, у яблони накапливаются флавоны и флавоноиды, появляется розеточность и мелколистность [39].

Влияние колинов на водный режим и минеральное питание сеянцев яблони свидетельствует о существовании аллелопатического механизма корневой конкуренции и подтверждает мнение М.В. Колесниченко [16], который рассматривал аллелопатию как одно из активных средств конкуренции. Аллелопатически активные вещества прямо или косвенно участвуют в меж- и внутривидовой конкуренции растений. Предположения о том, что некоторые виды могут конкурировать с другими растениями с помощью аллелопатических эффектов, содержатся в



книге Дж. Харборна [40]. По мнению этого автора, одно растение подавляет рост другого путем отравления его своими токсинами. Результаты наших исследований показали, что роль аллелопатии в конкуренции нельзя рассматривать столь упрощенно.

А.М. Гродзинский [9] предлагал подвергнуть ревизии понятие "конкуренция", ибо оно лишено конкретного содержания и не может быть полезным при изучении физиолого-биохимических основ взаимодействия растений в сообществах. Он подчеркивал, что механизмы конкуренции не известны, нельзя ее измерить и объективно оценить роль конкуренции в формировании ценоза; аллелопатия же имеет вполне определенное и четкое содержание, поддается учету и измерению. Некоторые экологи высказывали такие же категорические и отрицательные суждения в отношении аллелопатии, оказывая предпочтение конкуренции. Мы считаем, что между аллелопатией и конкуренцией существует тесная взаимосвязь, например, если прорастание семян и рост проростков какого-либо растения были заторможены колинами, оно будет проигрывать в корневой конкуренции. Для противопоставления конкуренции и аллелопатии нет оснований, необходимо изучать аллелопатические механизмы конкуренции, роль аллелопатии в формировании растительности и в автогенных сукцессиях.

В связи с автогенными сукцессиями следует рассматривать явление аутоинтолерантности. *Аутоинтолерантность растений* — один из механизмов авторегуляции фитоценозов, препятствующий установлению господства отдельных видов, способствующий распространению видов и увеличению видового разнообразия сообществ. Если бы у растений не было этого свойства, то наиболее активные в аллелопатическом отношении виды вытесняли бы менее активные, которые меньше продуцируют и меньше накапливают в почвенной среде физиологически активных веществ. Поэтому видоспецифичность действия колинов и

аутоинтолерантность можно отнести к факторам, обеспечивающим видовое разнообразие фитоценозов. Посредством колинов вид А может вытеснить виды Б, В или Г, однако доминирование вида А во времени и пространстве ограничивается его аутоинтолерантностью. Аккумуляция в почвенной среде продуктов жизнедеятельности вида А приводит к сверхтолерантной элиминации его особей, следствием этого является инвазия других видов. Положительный для вида А фактор — его высокая аллелопатическая активность — на определенном этапе превращается в отрицательный (для конкретной популяции) и способствует эндозоогенезу. Следовательно, почвоутомление и угнетение молодых плодовых деревьев при бессменном выращивании — это проявление эндозоогенеза.

Основной причиной возникновения эндозоогенетических сукцессий считают ухудшение среды растениями одних видов, что обеспечивает внедрение и разрастание других видов. На это указывал Л.Г. Раменский [34]: "С течением времени влияние растений, накапливаясь, аккумулируясь в среде, делает ее все менее благоприятной для данного ценоза, что и ведет затем к смене покрова — растения вступают в противоречие с результатами своей жизнедеятельности...". Автор обращал внимание на важную роль мертвого покрова, жизнедеятельности корней и корневых выделений в изменении среды. По мнению Р. Уиттекера [45], одной из причин сукцессии является аутоксикация. Э. Райс [44] считает, что аллелопатия является важным фактором, определяющим сукцессию. Он объясняет быстрое исчезновение пионерных сорняков (первая стадия сукцессии на залежах) тем, что они вырабатывают токсические вещества и сами себя уничтожают. В.И. Василевич [2] высказал предположение о том, что настоящие эндозоогенетические сукцессии могут иметь место в том случае, когда в среде сообщества накапливаются продукты его жизнедеятельности. Результаты наших ис-

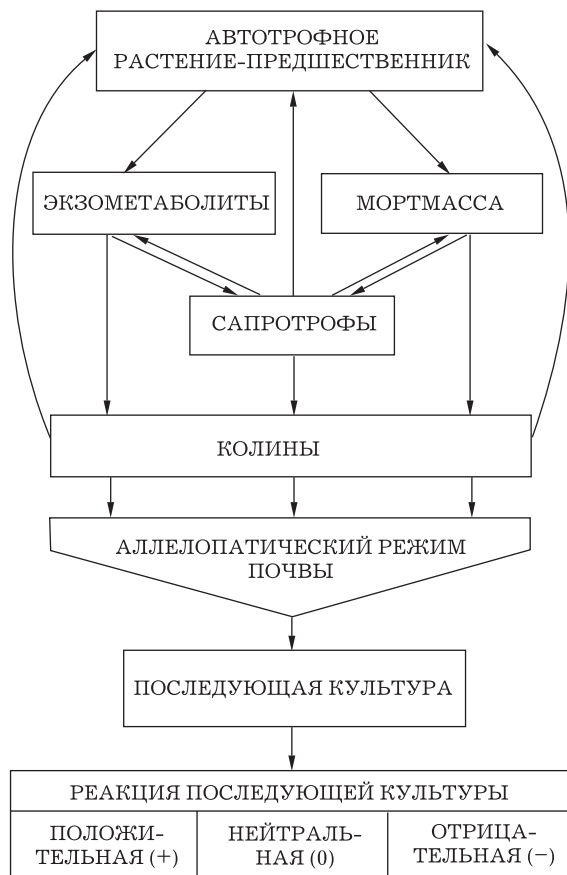


Рис. 3. Схема аллелопатического последействия в культурфитоценозах [27]

следований подтверждают мнения и предположения зарубежных и отечественных экологов. Мы вправе утверждать, что колины — это биотический экологический фактор. Они играют важную роль в процессе изменения растениями почвенной среды, причем для особей того вида, который является донором колинов, условия произрастания ухудшаются. Такой подход позволяет объяснить причину "самоотрицания", самовытеснения плодовых и других культурных растений при повторном возделывании их на одном и том же месте. Система "растение—почва" таким образом как бы протестует против ограничения биотического разнообразия и сукцессий. Однако это утверждение нередко вызывает возражения, хотя

одна из моделей экологической сукцессии предполагает улучшение эдафических условий на каждой последующей стадии. Для вновь появляющихся видов эти условия являются более благоприятными, чем для тех, которые уступают им место.

Действительно, кажется маловероятным, чтобы в процессе естественного отбора сохранились виды, выделяющие вредные для своих особей вещества, создавая тем самым благоприятные условия для внедрения и роста конкурирующих видов. Скорее наоборот, растения (прежде всего эдификаторы сообществ) должны были бы приобрести способность продуцировать и накапливать в почве полезные метаболиты (обеспечивающие самостимуляцию) и изменять корнеобитаемую среду таким образом, чтобы не допустить проникновения других видов.

Дело в том, что аллелопатическая активность растения обусловлена многочисленными органическими соединениями (прежде всего веществами вторичного происхождения), выполняющими различные функции. К ним относятся: физиологически активные вещества негормональной природы, регулирующие рост и развитие; химические средства привлечения полезных для растения консортов или защиты от нападения вредителей, поражения болезнями и поедания фитофагами, а также индуцированные антибиотические вещества высших растений (фитоалексины); стрессовые метаболиты, образующиеся при высокой температуре, недостаточном обеспечении водой и других экстремальных условиях; различные вредные продукты метаболизма, от которых растительный организм освобождается во избежание самоотравления (например, в процессе листопада). Кроме этого, корни постоянно выделяют органические соединения, повышающие доступность минеральных элементов растению и являющиеся питательной средой для микроорганизмов ризосферы. Все вышеперечисленные вещества мы выделяем в группу первичных колинов, продуцируемых автотрофным растением.

Прижизненные выделения (экзометаболиты) и мортмасса подвергаются воздействию сапротрофов (рис. 3), в результате возникают вторичные колины, химическая природа которых зависит от вида автотрофного растения. Источниками вторичных колинов могут быть также экскременты вредителей (особенно листогрызущих) и копролиты дождевых червей. Первичные и вторичные колины поступают в почвенную среду в течение всей жизни автотрофного растения и еще некоторое время после его удаления или отмирания; они составляют общий пул колинов детерминанта консорции. Таким образом, автотрофное растение и его консорты формируют аллелопатический режим почвы, обусловленный сложным видоспецифическим комплексом колинов, который накапливается в корнеобитаемой среде и оказывает определенное влияние на последующую культуру. Реакция последующей культуры на колины предшественника может быть положительной, отрицательной или нейтральной. В зависимости от этой реакции предшественники могут быть разделены на ингибиторы, нейтральные и активаторы. Однако такое деление не является универсальным, а относится только к конкретной последующей культуре.

Возникает вопрос, как оценить предшественник. Идеальным контролем является многолетний (или постоянный) чистый пар. Кроме этого, целесообразно сравнивать последствие предшественников с теми параметрами роста и продуктивности, которые наблюдаются при повторном (то есть бессменном) выращивании плодовой или другой сельскохозяйственной культуры на одной и той же площади (например, яблоня после яблони, яблоня после сливы, яблоня после винограда, яблоня после люцерны четвертого года пользования). Активаторами являются те предшественники, после которых конкретная последующая культура дает лучший результат, чем при бессменном возделывании.

Дальнейшие исследования последствия растений, прежде всего аллелопати-

ческого (наименее изученного), представляют значительный практический и теоретический интерес, так как деятельность человека по созданию культурфитоценозов приводит к уменьшению биоразнообразия и появлению непредвиденных механизмов торможения биопродукционных процессов.

1. Баранецкий Г.Г., Мороз П.А., Гут Р.Т. Новый механизм химического взаимодействия растений // Тезисы Всесоюзного совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиоценологии. — Ижевск, 1984. — С. 85—86.

2. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. — Л.: Наука, 1983. — 248 с.

3. Воробьев С.А., Буров Д.И., Туликов А.М. Земледелие. — М.: Колос, 1977. — 480 с.

4. Горленко С.В. Фунгицидная активность корневых выделений растений // Фитонциды. — К.: Наук. думка, 1975. — С. 120—121.

5. Грахов В.П. Аллелопатическая функция фенольных соединений персика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1991. — 22 с.

6. Грикун И.М. Аллелопатичні функції фенольних сполук яблуні: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Київ, 1993. — 19 с.

7. Гродзинский А.М. Проблема почвоутомления и аллелопатия // Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. — 1974. — Вып. 5. — С. 3—9.

8. Гродзинский А.М. О новой концепции аллелопатии // Химическое взаимодействие растений. — К.: Наук. думка, 1981. — С. 3—18.

9. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление. — К.: Наук. думка, 1991. — 432 с.

10. Гуца А.М., Самбір Л.Д. Вирощування капусти беззмінною культурою // Овочівництво і баштанництво. — 1982. — № 27. — С. 53—56.

11. Деревянко В.А. Сорт крiзь призму аллелопатичних параметрiв // Інтродукція рослин. — 2003. — № 4. — С. 129—133.

12. Деревянко В.А., Мазорчук Л.И. К вопросу специфичности сорта с точки зрения водообмена и аллелопатии // Круговорот аллелопатически активных веществ в биогеоценозах. — К.: Наук. думка, 1992. — С. 36—46.

13. Докучаев В.В. Картография, генезис и классификация почв: Избр. соч. — М.: Гос. изд-во с.-х. лит-ры, 1949. — 446 с.

14. Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. — М.: Лесн. пром-сть, 1981. — 264 с.



15. Кауричев И.С., Александрова Л.Н., Гречин И.П. и др. Почвоведение. — М.: Лесн. пром-сть, 1975. — 495 с.
16. Колесниченко М.В. Биохимические взаимодействия древесных растений. — М.: Лесн. пром-сть, 1976. — 184 с.
17. Корчагин А.А. К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе // Академику В.Н.Сукачеву к 75-летию со дня рождения: Сборник работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — С. 306—320.
18. Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — Т.1. — С. 13—75.
19. Лошаков В.Г., Султанов М.М. Фитосанитарная роль пожнивного зеленого удобрения в специализированных зерновых севооборотах // Защита растений в условиях интенсивной химизации сельского хозяйства. — 1982. — С. 54—57.
20. Маликова А.В. Роль предшественников яровой пшеницы в подавлении развития *Helminthosporium sativum* P.K. et V. в почве // Биологические науки. — 1985. — № 5. — С. 76—79.
21. Мамедов Т.А. Биологическая регуляция плодородия почв при выращивании овощных культур в севообороте и бессменно // Материалы 5-й науч. конф. молодых ученых Казанского ин-та биологии АН СССР. — Казань, 1986. — С. 158—160. (Деп. в ВИНТИ 21.04.86. № 2888 — В).
22. Марков М.В. Агрофитоценология. — Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1972. — 269 с.
23. Маслов С.П., Халекова Н.И. Улучшение физических свойств почвы сада под воздействием многолетнего залужения // Селекция, сортоизучение, репродукция, агротехника плодовых и ягодных культур. — Тула, 1992. — С. 121—125.
24. Матвеев Н.М. Роль растительных выделений в формировании лесных сообществ в степной зоне: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Тарту, 1985. — 47 с.
25. Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. — Самара: Кн. изд-во, 1994. — 206 с.
26. Мороз П.А. Аллелопатия в плодовых садах. — К.: Наук. думка, 1990. — 208 с.
27. Мороз П.А. Екологічні аспекти аллелопатичної післядії едифікаторів садових фітоценозів: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Дніпропетровськ, 1995. — 50 с.
28. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 2. — 376 с.
29. Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. — М.: Наука, 1971. — 323 с.
30. Острейко С.А., Дроздовский Э.М. О полифункциональности регуляторов роста и развития растений // Сельскохозяйственная биология. — 1981. — 16, № 5. — С. 702—711.
31. Плехотнюк В.Е. Влияние органического и минерального удобрений на снижение пораженности пшеницы корневой гнилью // Научно-технический бюл. Сибирского НИИ химизации сельского хозяйства. — 1974. — Вып. 12. — С. 51—55.
32. Погребняк П.С. Общее лесоводство. — М.: Колос, 1968. — 440 с.
33. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения почвы как компонента биогеоценоза // Вестник МГУ. Сер. Биология, почвоведение. — 1974. — № 3. — С. 10—18.
34. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 620 с.
35. Соловьев П.Е. Влияние лесных насаждений на почвообразовательный процесс и плодородие степных почв. — М.: Изд-во МГУ, 1967. — 291 с.
36. Степанова Л.П. Аллелопатические свойства азербайджанских сортов люцерны (*Medicago sativa* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1975. — 23 с.
37. Сукачев В.Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова // Ботан. журн. — 1956. — 41. — С. 476—486.
38. Сукачев В.Н., Дылис Н.В., Молчанов А.А. и др. Основы лесной биогеоценологии. — М.: Наука, 1964. — 574 с.
39. Тарасов В.М. Недостаточность цинка и меди в питании яблони // Почвенные условия, удобрение и урожайность плодовых и ягодных культур. — К.: Урожай, 1970. — С. 452—458.
40. Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию. — М.: Мир, 1985. — 312 с.
41. Шенников А.П. Введение в геоботанику. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. — 447 с.
42. Шумаков В.С. Типы лесных культур и плодородие почв. — М.: Гослесбумиздат, 1963. — 184 с.
43. Kasteven G.L., Ingpen R.R. Representation of the structure of biotic systems // Austral. J. Sci. — 1966. — 29, N 4. — P. 97—102.
44. Rice E.L. Allelopathy. — New York Academic Press, 1984. — 422 p.
45. Whittaker R.H. The Biochemical ecology of higher plants // Chemical ecology. — New York Academic Press, 1970. — P. 43—70.

Рекомендовал к печати  
Г.Г. Баранецкий

П.А. Мороз, В.А. Деревянко

Національний ботанічний сад  
ім. М.М. Гришка НАН України,  
Україна, м. Київ

ЕКОЛОГІЧНА РОЛЬ АЛЕЛОПАТИЧНОЇ  
ПІСЛЯДІЇ РОСЛИН У ПРИРОДНИХ  
ТА КУЛЬТУРНИХ ФІТОЦЕНОЗАХ

Викладено відомості про форми післядії рослин.  
Наведено дефініцію поняття "післядія рослин".  
Розглянуто екологічну роль аллелопатичної післядії  
рослин у фітоценозах.

*P.A. Moroz, V.A. Derevyanko*

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,  
National Academy of Sciences of Ukraine,  
Ukraine, Kyiv

ECOLOGICAL ROLE OF ALLELOPATHIC PLANT  
POSTACTION IN NATURAL AND CULTURAL  
PHYTOCENOSIS

Information about the forms of plant postaction is set  
out. Definition of the concept "plant postaction" is in-  
dicated. The ecological role of allelopathic plant po-  
staction in phytocenosis is considered.