

Механизмы адаптации и жизненные стратегии видов рода *Robinia* L. в условиях интродукции



Сергей Евгеньевич Лазарев
Федеральный научный центр агроэкологии,
комплексных мелиораций
и защитного лесоразведения Российской
академии наук.
Волгоград, Россия
Hortus@yandex.ru
0000-0001-6473-6242

Поступила в редакцию
14.11.2019

Принята
20.02.2020

Опубликована
15.03.2020



[10.25726/worldjournals.pro/WEJ.2020.1.3](https://doi.org/10.25726/worldjournals.pro/WEJ.2020.1.3)

Аннотация

Родовой комплекс *Robinia* L. представляет большой интерес для мобилизации генетических ресурсов в аридные регионы Европы, Азии и Северной Америки. Различные темпы расширения культивируемых ареалов некоторых видов рода *Robinia* L. несомненно связаны с особенностями их адаптации и жизненными стратегиями выживания в новых условиях существования.

В связи с этим, целью данной работы являлся анализ механизмов адаптации и жизненных стратегий различных видов рода Робиния в условиях интродукции.

Объектами исследований стали виды и формы рода *Robinia* L.: *R. neomexicana* Gray. (syn. *Robinia luxurians* (Dieck.) C. K. Shneid.); *R. pseudoacacia* L.; *R. pseudoacacia* f. *pyramidalis* (Pepin) Rehd.; *R. pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) Rehd.; *Robinia viscosa* Vent. var. *hartwegii* (Koehne) Ashe, произрастающие в кластерных коллекционных участках ФНЦ агроэкологии РАН, кадастр №34:34:000000:122, 34:34:060061:10.

Проведенные исследования позволили выявить у различных представителей рода *Robinia* L. целый ряд филогенетических адаптаций к воздействию неблагоприятных факторов среды, таких как сильно разветвленная корневая система, ксероморфное строение листьев, ажурность и ветропроницаемость крон, способность переносить продолжительные засухи, симбиотические связи с азотфиксирующими бактериями.

Результаты исследований показали, что в процессе интродукции все виды рода *Robinia* L. используют ряд фенотипических онтогенетических приспособлений. Наиболее важные из них – это смена жизненной формы (дерево - кустарник, одноствольное - многоствольное дерево), а также снижение темпов роста и уменьшение общей высоты растений в зависимости от почвенного плодородия, влагообеспечения и повреждающего воздействия низких зимних температур. Так, на обыкновенных черноземах в условиях Украины в возрасте 20-и лет насаждения из Робинии псевдоакация достигают высоты 14-15 м, тогда как на светло-каштановых почвах в условиях Нижнего Поволжья в этом же возрасте они достигают всего 6 м.

Кроме этого, на протяжении последних столетий представители рода *Robinia* L. выработали ряд генотипических адаптаций к новым условиям существования. Данные приспособления являются одними из самых важных, т.к. приводят к появлению качественно новых адаптаций, расширяющих границы экологической пластичности вида. У всех видов сократились сезонные циклы фенологического развития и в настоящее время они укладываются в оптимальные сроки развития древесных интродуцентов в регионах с относительно суровым для них климатом. По показателю фенологической атипичности в условиях Нижнего Поволжья они находятся в нижней половине области нормы (от +1 до 0) по реализации фенологических фаз, что свидетельствует о том, что цикл их развития успешно адаптировался и соответствует вегетационному периоду места интродукции. Как показали наши исследования, все виды рода *Robinia* L. в процессе акклиматизации, перешагнула температурный порог в - 37°C.

Генотипическую природу сформировавшихся адаптаций к низким зимним температурам доказывает сравнительный анализ литературных данных по морозостойкости различных видов рода *Robinia* L. полученных в начале XX века с данными визуальных и физиологических методов оценки проведенных на протяжении последних десятилетий. Вторым важным доказательством появления адаптаций, закрепленных на генетическом уровне является разница в зимостойкости между формами *R. pseudoacacia* f. *pyramidalis* (Pepin) Rehd., *R. pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) Rehd. и типичными представителями *R. pseudoacacia* L. Отсутствие генетической неоднородности при вегетативном размножении указанных форм остановило процессы микроэволюции, не позволив им адаптироваться в новых условиях существования.

Анализ жизненных (экологических) стратегий показал, что в растительных сообществах Робиния псевдоакация может с одинаковым успехом выступать в роли пациента или эксплорента. При этом виалентные свойства у нее выражены намного слабее. Анализ г/К стратегий выживания позволяет отнести ее к г-видам, с высоким генеративным потенциалом, коротким ювенильным и виргинильным этапом развития, способностью к натурализации. Однако, в оптимальных условиях существования в отсутствие конкуренции она, как и многие К-виды может достигать значительного возраста до 400 лет.

Все виды рода *Robinia* L. способны к натурализации в тех или иных регионах вторичного ареала. Однако рекордсменом по этому показателю несомненно является Робиния псевдоакация. По нашему

мнению, данный факт объясняется высоким генеративным потенциалом *R. pseudoacacia* L. по отношению к родственным видам и его высокой хозяйственной значимостью для целей лесозащитного разведения. Представители рода *Robinia* L. не имеют приспособлений для активного распространения семян на значительные расстояния. Натурализация (вхождение в естественные растительные сообщества) происходит, как правило, в непосредственной близости от искусственных лесозащитных насаждений. Розовоцветковые виды рода *Robinia* L., ввиду небольшого роста, не представляют особого интереса для целей агролесомелиорации. Данные виды используются обычно в озеленении населенных пунктов как декоративные растения. Искусственная территориальная изоляция от естественных растительных сообществ и относительно низкий генеративный потенциал не позволяют им активно проявлять инвазивные свойства.

Ключевые слова

обогащение дендрофлоры; *Robinia pseudoacacia*; *Robinia viscosa*; *Robinia neomexicana*; *Robinia luxurians*; экологическая пластичность; механизмы адаптации; филогенетические, онтогенетические, фенотипические и генотипические адаптации; жизненные (экологические) стратегии выживания; вторичные ареалы; натурализация; репродуктивная способность; защитное лесоразведение; озеленение

Исследования проведены в рамках выполнения государственного задания № 0713-2019-0004 «Разработать научные основы и методы сохранения биоразнообразия древесных видов с целью отбора адаптированного генофонда хозяйственно ценных растений для формирования защитных лесных насаждений различного целевого назначения в степи и полупустыне» (№ госрегистрации АААА-А16-116032950058-8) финансирование Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Введение

Понимание механизмов адаптации и жизненных стратегий различных видов растений в новых условиях существования позволяет оценивать их перспективность в процессе интродукции, прогнозировать возможные пути расширения их вторичных ареалов. Наличие тех или иных филогенетических адаптаций у древесных видов является основным критерием отбора при мобилизации генетических ресурсов в целях обогащения дендрофлоры (Кауа, 2010; Хие, 2006). Фенотипические онтогенетические механизмы адаптации приобретают особую актуальность на этапе первичной интродукции, когда растениям необходимо быстро приспосабливаться к меняющимся условиям среды. Наиболее ценными адаптациями вторичной интродукции являются генотипические онтогенетические приспособления возникающие в процессе смены нескольких поколений в новых условиях существования в результате естественного или искусственного отбора.

Различные темпы расширения культивируемых натурализационных и интродукционных ареалов видов рода *Robinia* L. несомненно, связаны с особенностями их адаптации и жизненными (экологическими) стратегиями выживания в новых условиях существования, темпами роста и генеративного развития, а также способностями к различным способам размножения и расселения (натурализации) (Carl, 2018; Wei, 2018; Toumi, 2017).

В связи с этим, целью нашей работы стал анализ механизмов адаптации и жизненных стратегий различных видов рода Робиния в условиях интродукции. В задачи исследований входило:

- проанализировать наличие филогенетических адаптаций у разных видов рода Робиния к неблагоприятным условиям среды;
- выявить онтогенетические фенотипические приспособления, сформировавшиеся у видов рода *Robinia* L. для быстрой адаптации в меняющихся условиях обитания;
- проанализировать динамику показателей зимостойкости представителей рода *Robinia* L. на разных этапах первичной и вторичной интродукции и выявить генотипические адаптации, сформировавшиеся в результате микроэволюционных процессов;
- проанализировать жизненные (экологические) стратегии выживания различных видов рода *Robinia* L.

Материалы и методы исследования

Объектами исследований являлись виды и формы рода *Robinia* L.: *R. neomexicana* Gray. (syn. *Robinia luxurians* (Dieck.) C. K. Shneid.); *R. pseudoacacia* L.; *R. pseudoacacia* f. *pyramidalis* (Pepin) Rehd.; *R. pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) Rehd.; *Robinia viscosa* Vent. var. *hartwegii* (Koehne) Ashe, зарегистрированные в дендрологических коллекциях Федерального научного центра агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук, кадастр №34:34:000000:122, 34:34:060061:10 и Нижневолжской станции по селекции древесных пород, № 34:36:0000:14:0178. Характеристика погодных условий в период исследований проводилась по данным Погода и климат.

Изучение фенотипических приспособлений различных видов робиний к новым условиям существования проводили на основе сравнительного анализа особенностей онтогенетического развития растений в типичных (благоприятных) условиях произрастания с развитием в сложных (экстремальных) лесорастительных условиях.

Фиксировались этапы морфогенеза и онтогенеза: продолжительность ювенильного и виргинильного этапа, интенсивность и сроки цветения и плодоношения. Оценивалась семенная и плодородность, качество семян, способность к генеративному размножению и натурализации (Semenyutina, 2019).

Биоэкологическую оценку проводили по общепринятым показателям: зимостойкость, засухоустойчивость, цветение и плодоношение, способность к вегетативному и генеративному размножению. Потенциальную морозостойкость различных видов робинии изучали методом промораживания побегов в климатической камере КХТВ-0,22.

Фенологические наблюдения за сезонным развитием проводили по методике разработанной в ГБС РАН. Анализ соответствия фенологических ритмов развития различных видов робиний продолжительности вегетационного периода в условиях культуры на широте г. Волгограда был проведен по методике Г.Н. Зайцева.

Изучение генотипических адаптаций проводили на основе сравнительного анализа данных по морозостойкости различных видов робинии полученных в начале XX века с данными визуальных и физиологических методов оценки, проведенных нами в последние годы. Сравнивали также, показатели жизнеспособности (зимостойкости) между сортами Робинии псевдоакация и типичными представителями *R. pseudoacacia* L.

Характеристику жизненных стратегий проводили по классификации Б.М. Миркина. В данной классификации рассматриваются стратегии выживания с учетом биотических и абиотических факторов среды.

Результаты и обсуждение

В соответствии с последней таксономической ревизией род робиния включает три розовоцветковых вида: *Robinia neomexicana* Gray. (syn. *Robinia luxurians* (Dieck.) C. K. Shneid.); *Robinia viscosa* Vent.; *Robinia hispida* L. и один белоцветковый - *Robinia pseudoacacia* L., который является наиболее распространенным и изученным видом. Розовоцветковые виды: *Robinia neomexicana* Gray.; *Robinia viscosa* Vent.; *Robinia hispida* L. не получили широкого распространения в культуре, несмотря на то, что некоторые из них не только не уступают, но и превосходят *Robinia pseudoacacia* по хозяйственно-ценным признакам (интенсивность и продолжительность цветения, плотность соцветий и разнообразная окраска цветов) (Semenyutina, 2019).

Большинство видов рода *Robinia* L. в процессе эволюции выработали ряд филогенетических адаптаций (приспособлений) для произрастания в определенных условиях среды. Среди них можно выделить анатомо-морфологические адаптации к произрастанию в засушливых регионах, такие как сильно разветвленная корневая система (Wei, 2019) и ксероморфное строение листьев (Burescu, 2015). Ажурность и ветропроницаемость крон робиний является явной адаптацией для произрастания в регионах с повышенной ветровой нагрузкой.

Важную роль во взаимодействии различных представителей рода Робиния с окружающей средой играют физиолого-биохимические филогенетические адаптации. Исследования физиолого-биохимических особенностей Робинии псевдоакация показали, что она способна не только легко

переносить продолжительные засухи, сокращая транспирацию и интенсивность фотосинтеза, но и быстро восстанавливаться компенсируя ростовые процессы после воздействия неблагоприятных факторов среды (Minucci, 2017; Moser, 2016).

Как и многие представители семейства *Fabaceae* все представители рода Робиния имеют симбиотические связи с азотфиксирующими бактериями и поэтому способны произрастать на бедных почвах, обогащая их при этом азотом (Poblador, 2019; Wurzburger, 2014).

Благодаря исторически сложившемуся комплексу филогенетических адаптаций виды рода *Robinia* L. представляют большой интерес для обогащения генофонда культивируемых растений на деградированных землях во многих засушливых регионах Европы, Азии и Северной Америки.

Конечно одни филогенетические адаптации не могут обеспечить гарантию успешности интродукционных испытаний. Так одним из лимитирующих факторов, оказывающих влияние на расширение культивируемых ареалов различных видов рода Робиния, является относительно низкая зимостойкость. Считается, что северная граница их широкого распространения на территории России проходит в Нижнем Поволжье. Дальнейшее расширение границ в северном направлении возможно только благодаря онтогенетическим фенотипическим и генотипическим адаптациям.

Немаловажную роль в процессе акклиматизации играют фенотипические онтогенетические адаптации. В родовом комплексе Робиния к таким адаптациям можно отнести: смену жизненной формы (дерево-кустарник, одноствольное дерево – многоствольное дерево), замедление темпов роста и уменьшение общих размеров растений, уменьшение размеров листовых пластинок и др.

Все виды рода Робиния могут иметь жизненную форму дерева или кустарника, при этом в типичных местообитаниях у розовоцветковых видов чаще формируется кустовидная форма, тогда как Робиния псевдоакация обычно имеет форму дерева. В неблагоприятных условиях культивирования робинии способны менять форму роста. Такое приспособление несомненно является важным фенотипическим механизмом адаптации к быстро меняющимся условиям среды.

Кустовидная форма формируется под воздействием каких-либо неблагоприятных факторов. Жизненную форму кустарника или многоствольного дерева обычно имеют растения, культивируемые у северных границ вторичных ареалов под воздействием низких зимних температур или в засушливых регионах, где определяющим фактором формирования жизненной формы является гидрологический режим. В защитных насаждениях на водоразделах и на верхних надпойменных террасах в сухостепных условиях Волгоградской области Робиния псевдоакация обычно формирует жизненную форму кустарника или многоствольного дерева, тогда как при хорошем увлажнении в условиях озеленения или в байрачных и пойменных местообитаниях она формирует типичную жизненную форму одноствольного дерева (рисунок 1).

Еще одним механизмом фенотипической адаптации к неблагоприятным условиям произрастания является снижение темпов роста и уменьшение общей высоты растений. При этом уменьшение размеров растений может быть связано с целым комплексом факторов (Vu, 2020):

- низкие зимние температуры, приводящие к повреждению невызревших побегов, в результате которого снимается апикальное доминирование и как следствие формируются более разветвленные невысокие кроны;
- высокие летние температуры, почвенная и атмосферная засуха, снижающие интенсивность фотосинтеза и темпы роста растений в целом;
- почвенное плодородие, также влияет на темпы формирования биомассы, находясь в положительной корреляции с общей высотой и диаметром стволов отдельных растений и насаждений в целом (рисунок 2).

Анализ показателей роста Робинии псевдоакации, в зависимости от условий произрастания показал, что самые большие различия наблюдаются на черноземных почвах в разных географических регионах. Данный факт, свидетельствует о том, что основным лимитирующим фактором, определяющим рост робиниевых насаждений, является не почвенное плодородие, а показатели влагообеспечения тех или иных территорий. Как показывают наши наблюдения, даже на светло-каштановых почвах при регулярном орошении, робиния псевдоакация может достигать высоты 17-18 м.



A)



Б

Рисунок 1 Формирование жизненной формы одноствольного и многоствольного дерева Робинии псевдоакации в разных условиях влагообеспечения:

А) при регулярном орошении в условиях озеленения г. Волгограда

Б) без орошения на семенных плантациях в верхней части склона Григоровой балки (г. Волгоград)

Конечно, фенотипические адаптации не позволяют значительно расширить вторичные ареалы видов рода Робиния, т. к. они не приводят к появлению качественно новых приспособлений в меняющихся условиях существования. Широкая культура различных представителей родового комплекса у северных границ возможна только благодаря генотипическим адаптациям, приобретенным в процессе смены нескольких поколений в результате естественного или искусственного отбора.



А



Б)

Рисунок 2. Влияние условий местопроизрастания на показатели роста *Robinia pseudoacacia* (ряд 1 - чернозем обыкновенный, Украина; ряд 2 – чернозем обыкновенный, Ставропольский край, Ростовская область; ряд 3 – темно-каштановые почвы; ряд 4 – светло-каштановые почвы) А – высота насаждений, Б – диаметр стволов

История культивирования Робинии псевдоакации в Европейской части России началась в XIII веке. В литературных источниках середины XX века она характеризуется как теплолюбивая культура. Известно, что в условиях Волгоградской, Астраханской, Ростовской области и в республике Калмыкия насаждения из белой акации сильно обмерзали в 1968/69 г. и в 2002/2003 г. Приводятся также данные, полученные методом прямого промораживания побегов, согласно которым, гибель побегов наступает при температуре от -18°C до -21°C (Бу, 2018).

Результаты наших наблюдений показали, что последнее обмерзание (50-100% однолетних побегов) типичных видовых представителей рода Робиния в сухостепных условиях Нижнего Поволжья

произошло в 2006 году (абсолютный минимум – 37°C.). Сильнее всего в этот год пострадали формы *R. pseudoacacia* f. *pyramidalis* (Pepin) Rehd.; *R. pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) Rehd. у которых наблюдались обмерзания многолетних побегов и скелетных ветвей. Молодые насаждения *R. pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) в коллекционных посадках ФНЦ агроэкологии РАН в этот год полностью погибли. В 2019 году нами были проведены повторные измерения морозостойкости методом промораживания побегов в климатической камере КХТ-0,22. Исследования показали, что воздействие температуры -37°C. при экспозиции 24 часа не вызывает значительных повреждений побегов у типичных представителей *R. neomexicana* Gray., *R. pseudoacacia* L.; *Robinia viscosa* Vent. var. *Hartwegii* (Koehne) Ashe (Bu, 2018).

Данные исследования свидетельствуют о том, что все исследуемые виды, в процессе акклиматизации, перешагнули температурный порог в –37°C. В настоящее время они получают все более широкое распространение в Нижнем Поволжье. Адаптации, выработанные в процессе смены нескольких поколений позволили им не только сформировать устойчивые насаждения, но и натурализоваться, внедрившись в естественные растительные сообщества.

Очевидно, что данные онтогенетические адаптации носят генотипический характер, формирование которых произошло в процессе смены нескольких генеративных поколений в результате микроэволюционных процессов.

Ярким доказательством наличия генотипических адаптаций может служить сравнительная характеристика зимостойкости сортов Робинии псевдоакация, размножение которых происходит исключительно вегетативными способами с типичными представителями этого вида, размножение которых происходит преимущественно генеративным способом (Semenyutina, 2019).

Как показали наши исследования у вегетативно размножаемых форм (*Robinia pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) Rehd. и *Robinia pseudoacacia* f. *pyramidalis* (Pepin) Rehd.) до сих пор наблюдается ежегодное обмерзание побегов на 25-50% длины прошлогоднего прироста (рисунок 3), а в отдельные годы повреждаются скелетные ветви, в результате чего формируются неравномерные ассиметричные кроны (рисунок 3).

Отсутствие генетической неоднородности в клоновых насаждениях, исключает возможность естественного или искусственного отбора, и формирования новых генотипических адаптаций в изменяющихся условиях произрастания. Именно поэтому, генеративное размножение и смена поколений, являются обязательным условием адаптации растений в процессе интродукции. Наличие генотипических адаптаций к отрицательному воздействию низких температур наблюдается и у других видов рода Робиния. Результаты исследований, проведенных в первой половине XX века, показали, что самым теплолюбивым видом является Робиния клейкая, а самой зимостойкой Робиния новомексиканская (Робиния пышная). Последнюю даже использовали в селекции, с целью повышения зимостойкости Робинии псевдоакация методом гибридизации.

Как показали наши исследования в настоящее время, Робиния клейкая и Робиния псевдоакация не уступают по морозостойкости Робинии новомексиканской. За последнее столетие в процессе естественного и искусственного отбора эти виды выработали ряд генотипических адаптаций к низким отрицательным температурам.

Известно, что зимостойкость растений зависит от целого ряда факторов, одним из которых является изменение сезонных ритмов роста и развития в соответствии с климатическими условиями пункта интродукции. Так как все робинии относительно теплолюбивые виды с продолжительным вегетационным периодом для успешной акклиматизации в регионах с суровым климатом им необходимо приспособиться к более короткому вегетационному периоду.

Мы проверили соответствие фенологических ритмов развития различных видов робиний продолжительности вегетационного периода на широте г. Волгограда. Для этого была проведена интегрированная количественная оценка, принимающая во внимание весь комплекс фенофаз с учетом их отставания или опережения относительно общей нормы, характерной для Волгоградского региона по методике Г.Н. Зайцева, согласно которой все виды распределяются на 8 групп (таблица 1).

Расчеты фенологической атипичности показали, что все виды робинии, в настоящее время, укладываются в оптимальные сроки развития древесных растений. По показателю фенологической атипичности они находятся в нижней половине области нормы (от +1 до 0) по реализации

фенологических фаз, что свидетельствует от том, что цикл их развития успешно адаптировался и соответствует вегетационному периоду места интродукции.



Рисунок 3. Ежегодное обмерзание побегов *Robinia pseudoacacia* f. *pyramidalis* на 25-50% длины однолетнего прироста (г. Волгоград, семенные плантации ФНЦ агроэкологии РАН)

Высшей степенью адаптации растений в новых условиях существования является способность к расселению и вхождение растений в природные экосистемы пункта интродукции (натурализация). При этом, главную роль в процессе натурализации играют эколого-фитоценологические филогенетические адаптации - приспособления, обеспечивающие способность растений занимать экологические ниши в биоценозе. Эти приспособления обычно рассматривают в рамках жизненных стратегий видов.

В настоящее время используется несколько классификаций жизненных стратегий. Одной из наиболее полных (комплексных) принято считать классификацию Б.М. Миркина. В данной классификации учитываются приспособления к биотическим и абиотическим факторам среды.

По отношению к абиотическим факторам все виды рода *Robinia* L. несомненно можно отнести к экотопическим пациентам, переживающим абиотический стресс в условиях физического экстремума. Они имеют явные преимущества перед многими древесными видами по засухоустойчивости и способности произрастать на бедных почвах. Многие из них несомненно могут выступать в роли пионерных видов способных произрастать в экстремальных естественных и искусственных экотопах: карьерах, терриконах, обвалах, придорожных насыпях.

С другой стороны, в процессе натурализации Робиния псевдоакация часто выступает в роли истинного эксплорента (рудерала) занимая богатые нарушенные местообитания. В сухостепных условиях Нижнего Поволжья она способна возобновляться в защитных насаждениях в сложных лесорастительных условиях даже на водоразделах. Единственным условием этого процесса является противопожарное опаживание насаждений, приводящее к нарушению растительного покрова (рисунок 5).



Рисунок 4. Формирование ассиметричной кроны *Robinia pseudoacacia* f. *umbraculifera* в результате периодического обмерзания многолетних скелетных ветвей (г. Волжский, ул. Энгельса).

Таблица 1. Шкала оценок несоответствия фенологии интродуцентов климату вторичного ареала

Величина показателя фенологической атипичности Φ_1	Балл	Интродукционная характеристика растений
Меньше -3	1	Вегетационный период вторичного ареала занят не полностью: может произрастать в значительно более суровых условиях.
-2 до -3	2	Вегетационный период используется не полностью, может произрастать в более суровых условиях.
-1 до -2	3	Укладывается в данный вегетационный период с некоторым излишком, может расти в несколько более холодном климате.
0 до -1	4	Находится в верхней половине области нормы или оптимума для реализации своих фенофаз; цикл развития соответствует вегетационному периоду места интродукции.
+1 до 0	5	То же в нижней половине области нормы.
+2 до +1	6	Не совсем укладывается по фенологии в данный вегетационный период, в суровые зимы вымерзает.
+3 до +2	7	Продолжительность вегетационного периода, экологические условия среды места произрастания качественно или количественно недостаточны для нормального цикла развития интродуцента. Растение обычно вымерзает на 1-й или на 2-й год после посадки.
Больше +3	8	Условия среды значительно не соответствуют ритму жизнедеятельности интродуцента, который обычно вымерзает в 1-й же год после посадки.

Кроме Робинии псевдоакации способность к натурализации имеют и другие виды: *R. neomexicana* Gray., *Robinia viscosa* Vent. (Vinogradova, 2013). При этом все виды рода Робиния несомненно могут выступать в роли трансформеров. Вступая в симбиоз с азотфиксирующими бактериями, они значительно повышают содержание азота в почве. Данный процесс приводит к трансформации естественного природного травянистого покрова, в котором начинают преобладать нитрофильные виды растений. В некоторых литературных источниках приводятся также данные об аллелопатических свойствах Робинии псевдоакации. Предположительно, лиственный опад в робиниевых насаждениях может тормозить развитие семян других растений за счет различных веществ содержащихся в листьях: робинетин, мирицетин и кверцетин (Nasir, 2019).



Рисунок 5. Естественное возобновление Робинии псевдоакации рядом с защитными насаждениями в нарушенных местообитаниях

Виолентные жизненные стратегии у Робинии псевдоакации выражены намного слабее. С одной стороны, она является «лесным сорняком» во многих лесных регионах Европы. В оптимальных условиях существования Робиния псевдоакация способна оказывать прямую конкуренцию аборигенным видам древесных растений, вытесняя их из естественных местообитаний (Akotov, 2016). С другой стороны, существуют многочисленные литературные указания о том, что в малолесных аридных регионах в смешанных насаждениях, она обычно угнетается сопутствующими видами, такими как Вяз приземистый и Сосна обыкновенная. Более того, существует ряд исследований, в которых приводятся данные о том, что в смешанных насаждениях робиния не ухудшает, а улучшает рост и развитие некоторых аборигенных и интродуцированных видов: Тополя белого (Oliveiraa, 2018) и Плосковеточника восточного (Chen, 2018).

Согласно теории г/К стратегий выживания растения делятся на группы по характеристикам их роста и размножения. К данным характеристикам принято относить темпы роста, способность к семенному размножению (генеративный потенциал), продолжительность ювенильного и виргинильного этапа развития, способность к расселению (натурализации) и т.д.

Одним из важных факторов увеличения численности является генеративный потенциал различных видов. Как показали наши исследования, все виды рода Робиния отличаются высоким генеративным потенциалом, при этом лидером по этому показателю в родовом комплексе, несомненно, является Робиния псевдоакация. Она значительно превосходит другие виды по семенной продуктивности и плододуктивности (Хие, 2018). Все виды рода Робиния относительно быстро вступают в генеративную фазу развития (4-5 год жизни), что приводит к быстрой смене поколений,

способствующей ускорению естественного и искусственного отбора и появлению новых генотипических адаптаций.

С другой стороны, в оптимальных условиях, при отсутствии конкуренции они могут достигать значительного возраста, что характеризует их К-стратегии. Самой долговечной в условиях культивирования также является Робиния псевдоакация. Об этом свидетельствуют различные факты по истории ее интродукции. Известно, что семена робинии были привезены Жаном Робэном в 1601 году предположительно из Вирджинии и высажены его сыном Веспасианом Робэном в Парижском королевском медицинском саду. Именно поэтому, впоследствии Карл Линней присвоил роду имя «*Robinia*».

В 1602 году один из сеянцев робинии был посажен неподалеку от Собора Парижской Богоматери, рядом с церковью Сен-Жульен-ле-Повр. Данное растение сохранилось до настоящего времени и является живым доказательством долговечности Робинии псевдоакалии (более 400 лет). При этом оно регулярно цветет и плодоносит (рисунок 6).

Заключение

Анализ механизмов адаптации различных видов рода Робиния свидетельствует о наличии у них значительного количества филогенетических адаптаций к неблагоприятным условиям среды, таких как: сильно разветвленная корневая система, ксероморфное строение листьев, ажурность и ветропроницаемость крон, способность переносить продолжительные засухи, симбиотические связи с азотфиксирующими бактериями...

Как показывают наши исследования, в процессе адаптации к неблагоприятным факторам среды все исследуемые виды используют ряд фенотипических онтогенетических приспособлений. Наиболее важные из них – это смена жизненной формы (дерево - кустарник, одноствольное - многоствольное дерево), снижение темпов роста и уменьшение общей высоты растений.

Кроме этого в процессе интродукции на протяжении нескольких последних столетий все виды рода *Robinia* L. выработали ряд генотипических адаптаций к новым условиям существования. Данные приспособления являются одними из самых важных, т.к. приводят к появлению качественно новых адаптаций, расширяющих границы экологической пластичности видов.

Как показали исследования, у всех исследуемых видов сократились циклы фенологического развития и в настоящее время они укладываются в оптимальные сроки развития древесных интродуцентов в регионе с относительно суровым для них климатом (Нижнее Поволжье). По показателю фенологической атипичности они находятся в нижней половине области нормы (от +1 до 0) по реализации фенологических фаз, что свидетельствует о том, что цикл их развития успешно адаптировался и соответствует вегетационному периоду места интродукции. Установлено также, что за последнее столетие значительно повысилась морозостойкость Робинии псевдоакалии и Робинии клейкой, считавшихся раньше самыми теплолюбивыми видами в родовом комплексе *Robinia* L.

Генотипическую природу сформировавшихся адаптаций к низким зимним температурам доказывает сравнительный анализ литературных данных по морозостойкости различных видов робинии, полученных в начале XX века с данными визуальных и физиологических методов оценки, проведенных нами в последние годы. Вторым важным доказательством появления адаптаций, закрепленных на генетическом уровне, является разница в зимостойкости между формами *R. pseudoacacia* f. *pyramidalis* (Pepin) Rehd., *R. pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) Rehd. и типичными представителями *R. pseudoacacia* L. Отсутствие генетической неоднородности при вегетативном размножении указанных форм остановило процессы микроэволюции, не позволив им адаптироваться в новых условиях существования.

Анализ жизненных (экологических) стратегий показал, что в растительных сообществах робиния может с одинаковым успехом выступать в роли пациента или эксплорента. При этом виалентные свойства у робинии выражены намного слабее. Анализ r/K стратегий выживания позволяет отнести ее к г-видам, с высоким генеративным потенциалом, коротким ювенильным и виргинильным этапом развития, способностью к натурализации. Однако, в оптимальных условиях существования в отсутствие конкуренции, робиния, как и многие К-виды может достигать значительного возраста до 400 лет.



Рисунок 6. Робиния псевдоакация рядом с церковью Сен-Жульен-ле-Повр во Франции была высажена в 1602 г. Дерево утратило часть кроны в Первую мировую войну, однако сохранило генеративные функции до настоящего времени [иллюстративный материал заимствован из общедоступных ресурсов интернета: URL: <https://glukovarenik.livejournal.com/2447842.htm> (12.02.2020)]

Все виды робинии способны к натурализации в тех или иных регионах вторичного ареала. Однако рекордсменом по этому показателю, несомненно, является Робиния псевдоакация. По нашему мнению, данный факт объясняется высоким генеративным потенциалом робинии псевдоакации по отношению к родственным видам и его высокой хозяйственной значимостью для целей лесозащитного разведения. Робиния не имеет приспособлений для активного распространения семян на значительные расстояния. Натурализация (вхождение в естественные растительные сообщества) происходит, как правило, в непосредственной близости от искусственных лесозащитных насаждений. Розовоцветковые виды робиний, ввиду небольшого роста, не представляют большого интереса для агролесомелиорации. Данные виды используются обычно в озеленении населенных пунктов как декоративные растения. Искусственная территориальная изоляция от естественных растительных сообществ и относительно низкий генеративный потенциал не позволяют им активно проявлять инвазивные свойства.

Список литературы

1. Akatov, V. V, Akatova, T. V, & Shadzhe, A. E. (2016). *Robinia pseudoacacia* L. in the Western Caucasus. *Russian Journal of Biological Invasions*, 7(2), 105–118. <https://doi.org/10.1134/S2075111716020028>
2. Bu, X., Xue, J., Wu, Y., & Ma, W. (2020). Effect of Biochar on Seed Germination and Seedling Growth of *Robinia pseudoacacia* L. In Karst Calcareous Soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 51(3), 352–363. <https://doi.org/10.1080/00103624.2019.1709484>
3. Burescu, L., Cachița, D., & Craciun, C. (2015). Anatomical, morphological and cytological comparative study of leaves and cotyledons from forestry species or. II Comparison between the morpho-anatomical and cytological structures of cotyledons and leaves of *Robinia pseudoacacia* L. *Studia Universitatis Vasile Goldis Arad, Seria Stiintele Vietii*, 25(2), 65–71.

4. Carl, C., Biber, P., Veste, M., Landgraf, D., & Pretzsch, H. (2018). Key drivers of competition and growth partitioning among *Robinia pseudoacacia* L. trees. *Forest Ecology and Management*, 430, 86–93. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.002>
5. Chen, X., Tang, M., Zhang, X., Hamel, C., Li, W., & Sheng, M. (2018). Why does oriental arborvitae grow better when mixed with black locust: Insight on nutrient cycling? *Ecology and Evolution*, 8(1), 744–754. <https://doi.org/10.1002/ece3.3578>
6. Kaya, G., Okumus, N., & Yamant, M. (2010). Lead, cadmium and copper concentrations in leaves of *Nerium oleander* L. and *Robinia pseudoacacia* L. as biomonitors of atmospheric pollution. *Fresenius Environmental Bulletin*, 19(4 A), 669–675.
7. Minucci, J. M., Miniat, C. F., Teskey, R. O., & Wurzburger, N. (2017). Tolerance or avoidance: drought frequency determines the response of an N₂-fixing tree. *New Phytologist*, 215(1), 434–442. <https://doi.org/10.1111/nph.14558>
8. Moser, A., Rötzer, T., Pauleit, S., & Pretzsch, H. (2016). The urban environment can modify drought stress of small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Forests*, 7(3). <https://doi.org/10.3390/f7030071>
9. Nasir, H., Iqbal, Z., Hiradate, S., & Fujii, Y. (2005). Allelopathic Potential of *Robinia pseudoacacia* L. *Journal of Chemical Ecology*, 31(9), 2179–2192. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-6084-5>
10. Oliveira, N., del Río, M., Forrester, D. I., Rodríguez-Soalleiro, R., Pérez-Cruzado, C., Cañellas, I., & Sixto, H. (2018). Mixed short rotation plantations of *Populus alba* and *Robinia pseudoacacia* for biomass yield. *Forest Ecology and Management*, 410, 48–55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.034>
11. Poblador, S., Lupon, A., Martí, E., Sabater, F., Sabaté, S., & Bernal, S. (2019). The influence of the invasive alien nitrogen-fixing *Robinia pseudoacacia* L. on soil nitrogen availability in a mixed Mediterranean riparian forest. *European Journal of Forest Research*, 138(6), 1083–1093. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01226-x>
12. Semenyutina, A. V., & Lazarev, S. E. (2019). Diagnostic characteristics of representatives of the genus *Robinia* L. By generative indicators in introduction populations. *World Ecology Journal*, 9(2), 64–94. <https://doi.org/10.25726/worldjournals.pro/WEJ.2019.2.4>
13. Toumi, M., Barris, S., Seghiri, M., Cheriguene, H., & Aid, F. (2017). Effect of several methods of scarification and osmotic stress on seed germination of *Robinia pseudoacacia* L. [Effet de plusieurs méthodes de scarification et du stress osmotique sur la germination des graines de *Robinia pseudoacacia* L.]. *Comptes Rendus - Biologies*, 340(5), 264–270. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2017.02.002>
14. URL: <https://glukovarenik.livejournal.com/2447842.htm> (12.02.2020)
15. Vinogradova, Y. K., Tkacheva, E. V., Brinzda, J., Mayorov, S. R., & Ostrowsky, R. (2013). On flowering patterns of alien species: 2. *Robinia pseudoacacia*, *R. × ambigua*, and *R. neomexicana*. *Russian Journal of Biological Invasions*, 4(2), 74–86. <https://doi.org/10.1134/S2075117113020094>
16. Wei, J.-S., Li, Z.-S., Feng, X.-Y., Zhang, Y., Chen, W.-L., Wu, X., ... Wang, X.-C. (2018). Ecological and physiological mechanisms of growth decline of *Robinia pseudoacacia* plantations in the Loess Plateau of China: A review [黄土高原人工刺槐林生长衰退的生态生理机制]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29(7), 2433–2444. <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.201807.037>
17. Wurzburger, N., & Ford Miniat, C. (2014). Drought enhances symbiotic dinitrogen fixation and competitive ability of a temperate forest tree. *Oecologia*, 174(4), 1117–1126. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2851-0>
18. Xie, J., Sun, B., & Yu, M. (2006). Constituents of top fragrance from fresh flowers of *Robinia Pseudoacacia* L. occurring in China. *Flavour and Fragrance Journal*, 21(5), 798–800. <https://doi.org/10.1002/ffj.1720>
19. Yan, W., Zhong, Y., & Shangguan, Z. (2017). Rapid response of the carbon balance strategy in *Robinia pseudoacacia* and *Amorpha fruticosa* to recurrent drought. *Environmental and Experimental Botany*, 138, 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.03.009>
20. Zhu, W., Yu, L.-X., Zhao, D.-H., & Jia, L.-M. (2019). Architectural analysis of root systems of mature trees in sandy loam soils using the root development classification [基于根系发育分级的砂壤土下

成熟林木根系构型分析]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43(2), 119–130.
<https://doi.org/10.17521/cjpe.2018.0269>

Adaptation mechanisms and life strategies of species of the *Robinia* L. genus under the conditions of introduction



Sergey E. Lazarev
Federal Scientific Centre of Agroecology, Complex
Melioration and Protective Afforestation of the
Russian Academy of Sciences
Volgograd, Russia
hortus@yandex.ru
0000-0001-6473-6242

Received
14.11.2019

Accepted
20.02.2020

Published
15.03.2020



10.25726/worldjournals.pro/WEJ.2020.1.3

Abstract

The *Robinia* L. genus is of great interest for mobilizing genetic resources in arid regions of Europe, Asia, and North America. The different rates of expansion of cultigen areas of some species of the *Robinia* L. genus are undoubtedly related to the peculiarities of their adaptation and life strategies for survival in new conditions of existence.

In this regard, the purpose of this work was to analyze the mechanisms of adaptation and life strategies of various species of the *Robinia* genus under the conditions of introduction.

The objects of research were species and forms of the *Robinia* L. genus: *R. neomexicana* Gray. (syn. *Robinia luxurians* (Dieck.) C.K. Shneid.); *R. pseudoacacia* L.; *R. pseudoacacia* f. *pyramidalis* (Pepin) Rehd.; *R. pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) Rehd.; *Robinia viscosa* Vent. var. *hartwegii* (Koehne) Ashe, growing in cluster collection sites of the Federal Center for Agroecology of the Russian Academy of Sciences, cadastre No. 34:34:000000:122, 34:34:060061:10.

Studies have revealed a number of phylogenetic adaptations to adverse environmental factors in various members of the *Robinia* genus, such as a highly branched root system, xeromorphic structure of leaves, openness and wind permeability of crowns, the ability to tolerate prolonged droughts, and symbiotic relationships with nitrogen-fixing bacteria.

The research results have shown that all species of the *Robinia* L. genus use a number of phenotypic ontogenetic devices during introduction. Among them, the most important ones are the change of life form (tree – shrub, single-trunk tree – multi-trunk tree), as well as a decrease in growth rates and a decrease in the overall height of plants, depending on soil fertility, moisture supply, and the damaging effects of low winter temperatures. For example, on ordinary chernozems in Ukraine at the age of 20 years, plantings of *Robinia pseudoacacia* reach a height of 14-15 m, while on light chestnut soils in the Lower Volga region at the same age, they reach only 6 meters.

In addition, over the past centuries, representatives of the *Robinia* L. genus have developed a number of genotypic adaptations to new conditions of existence. These adaptations are among the most important ones, because they lead to the appearance of qualitatively new adaptations that expand the boundaries of ecological plasticity of the species. All species have reduced their seasonal cycles of phenological development and currently meet the optimal time frame for the development of introduced trees in regions with a relatively harsh climate for them. According to the indicator of phenological atypicality, they are in the lower half of the normal range (from +1 to 0) in terms of the implementation of phenological phases, which indicates that the cycle of their development has successfully adapted and corresponds to the vegetation period of the place of introduction. As shown by the authors' research, all species of the *Robinia* L. genus in the process of acclimatization crossed the temperature threshold of -37°C .

The genotypic nature of the formed adaptations to low winter temperatures is proved by a comparative analysis of the literature data on the frost resistance of various species of the *Robinia* L. genus obtained at the beginning of the 20th century with the data of visual and physiological assessment methods conducted over the past decades. The second important proof of the appearance of adaptations fixed at the genetic level is the difference in winter hardiness between the forms of *R. pseudoacacia* f. *pyramidalis* (Pepin) Rehd.; *R. pseudoacacia* f. *umbraculifera* (DC) Rehd. and typical representatives of *R. pseudoacacia* L. The absence of genetic heterogeneity in the vegetative reproduction of these forms of *Robinia* stopped the processes of microevolution, not allowing them to adapt to the new conditions of existence.

Analysis of life (environmental) strategies has shown that in plant communities, *Robinia* can equally well act as a patient or an explerent. At the same time, the violent properties of *Robinia* are much less pronounced. Analysis of r/K survival strategies allows classifying it as an r-species with high generative potential, short juvenile and virginal stages of development, and the ability to naturalize. However, in optimal conditions of existence in the absence of competition, *Robinia*, like many K-species, can reach a significant age of up to 400 years.

All *Robinia* species are capable of naturalization in certain regions of the secondary range. However, the record holder for this indicator is undoubtedly *Robinia pseudoacacia*. In the authors' opinion, this fact is explained by the high generative potential of *R. pseudoacacia* L. in relation to related species and its high economic significance for the purposes of forest protection breeding. Representatives of the *Robinia* L. genus do not have adaptations for active seed propagation over long distances. Naturalization (entering natural plant

communities) usually occurs in the immediate vicinity of artificial forest protection stands at a distance. Pink-flowered species of the *Robinia* L. genus, due to their small growth, are not of particular interest for agroforestry purposes. These types are usually used in landscaping settlements as ornamental plants. Artificial territorial isolation from natural plant communities and relatively low generative potential do not allow them to actively exhibit invasive properties.

Keywords

Enrichment of forest flora; *Robinia pseudoacacia*; *Robinia viscosa*; *Robinia neomexicana*; *Robinia luxurians*; environmental plasticity; adaptation mechanisms; phylogenetic, ontogenetic, phenotypic and genotypic adaptations; vital (environmental) strategies for survival; secondary habitats; naturalization; reproductive capacity; protective afforestation; landscaping

The research was carried out on the topic of State Assignment No. 0713-2020-0004 of the Federal Scientific Center of Agroecology, Integrated Reclamation and Protective Afforestation of the Russian Academy of Sciences.

Reference

1. Akatov, V. V., Akatova, T. V., & Shadzhe, A. E. (2016). *Robinia pseudoacacia* L. in the Western Caucasus. *Russian Journal of Biological Invasions*, 7(2), 105–118. <https://doi.org/10.1134/S2075111716020028>
2. Bu, X., Xue, J., Wu, Y., & Ma, W. (2020). Effect of Biochar on Seed Germination and Seedling Growth of *Robinia pseudoacacia* L. In Karst Calcareous Soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 51(3), 352–363. <https://doi.org/10.1080/00103624.2019.1709484>
3. Burescu, L., Cachița, D., & Craciun, C. (2015). Anatomical, morphological and cytological comparative study of leaves and cotyledons from forestry species or. II Comparison between the morpho-anatomical and cytological structures of cotyledons and leaves of *Robinia pseudoacacia* L. *Studia Universitatis Vasile Goldis Arad, Seria Stiintele Vietii*, 25(2), 65–71.
4. Carl, C., Biber, P., Veste, M., Landgraf, D., & Pretzsch, H. (2018). Key drivers of competition and growth partitioning among *Robinia pseudoacacia* L. trees. *Forest Ecology and Management*, 430, 86–93. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.002>
5. Chen, X., Tang, M., Zhang, X., Hamel, C., Li, W., & Sheng, M. (2018). Why does oriental arborvitae grow better when mixed with black locust: Insight on nutrient cycling? *Ecology and Evolution*, 8(1), 744–754. <https://doi.org/10.1002/ece3.3578>
6. Kaya, G., Okumus, N., & Yamant, M. (2010). Lead, cadmium and copper concentrations in leaves of *Nerium oleander* L. and *Robinia pseudoacacia* L. as biomonitors of atmospheric pollution. *Fresenius Environmental Bulletin*, 19(4 A), 669–675.
7. Minucci, J. M., Miniati, C. F., Teskey, R. O., & Wurzbarger, N. (2017). Tolerance or avoidance: drought frequency determines the response of an N₂-fixing tree. *New Phytologist*, 215(1), 434–442. <https://doi.org/10.1111/nph.14558>
8. Moser, A., Rötzer, T., Pauleit, S., & Pretzsch, H. (2016). The urban environment can modify drought stress of small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Forests*, 7(3). <https://doi.org/10.3390/f7030071>
9. Nasir, H., Iqbal, Z., Hiradate, S., & Fujii, Y. (2005). Allelopathic Potential of *Robinia pseudoacacia* L. *Journal of Chemical Ecology*, 31(9), 2179–2192. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-6084-5>
10. Oliveira, N., del Río, M., Forrester, D. I., Rodríguez-Soalleiro, R., Pérez-Cruzado, C., Cañellas, I., & Sixto, H. (2018). Mixed short rotation plantations of *Populus alba* and *Robinia pseudoacacia* for biomass yield. *Forest Ecology and Management*, 410, 48–55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.034>
11. Poblador, S., Lupon, A., Martí, E., Sabater, F., Sabaté, S., & Bernal, S. (2019). The influence of the invasive alien nitrogen-fixing *Robinia pseudoacacia* L. on soil nitrogen availability in a mixed Mediterranean riparian forest. *European Journal of Forest Research*, 138(6), 1083–1093. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01226-x>

12. Semenyutina, A. V., & Lazarev, S. E. (2019). Diagnostic characteristics of representatives of the genus robinia l. By generative indicators in introduction populations. *World Ecology Journal*, 9(2), 64-94. <https://doi.org/10.25726/worldjournals.pro/WEJ.2019.2.4>
13. Toumi, M., Barris, S., Seghiri, M., Cheriguene, H., & Aid, F. (2017). Effect of several methods of scarification and osmotic stress on seed germination of Robinia pseudoacacia L. [Effet de plusieurs méthodes de scarification et du stress osmotique sur la germination des graines de Robinia pseudoacacia L.]. *Comptes Rendus - Biologies*, 340(5), 264–270. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2017.02.002>
14. URL: <https://glukovarenik.livejournal.com/2447842.htm> (12.02.2020)
15. Vinogradova, Y. K., Tkacheva, E. V., Brinzda, J., Mayorov, S. R., & Ostrowsky, R. (2013). On flowering patterns of alien species: 2. Robinia pseudoacacia, R. × ambigua, and R. neomexicana. *Russian Journal of Biological Invasions*, 4(2), 74–86. <https://doi.org/10.1134/S2075111713020094>
16. Wei, J.-S., Li, Z.-S., Feng, X.-Y., Zhang, Y., Chen, W.-L., Wu, X., ... Wang, X.-C. (2018). Ecological and physiological mechanisms of growth decline of Robinia pseudoacacia plantations in the Loess Plateau of China: A review [黄土高原人工刺槐林生长衰退的生态生理机制]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29(7), 2433–2444. <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.201807.037>
17. Wurzburger, N., & Ford Miniati, C. (2014). Drought enhances symbiotic dinitrogen fixation and competitive ability of a temperate forest tree. *Oecologia*, 174(4), 1117–1126. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2851-0>
18. Xie, J., Sun, B., & Yu, M. (2006). Constituents of top fragrance from fresh flowers of Robinia Pseudoacacia L. occurring in China. *Flavour and Fragrance Journal*, 21(5), 798–800. <https://doi.org/10.1002/ffj.1720>
19. Yan, W., Zhong, Y., & Shangguan, Z. (2017). Rapid response of the carbon balance strategy in Robinia pseudoacacia and Amorpha fruticosa to recurrent drought. *Environmental and Experimental Botany*, 138, 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.03.009>
20. Zhu, W., Yu, L.-X., Zhao, D.-H., & Jia, L.-M. (2019). Architectural analysis of root systems of mature trees in sandy loam soils using the root development classification [基于根系发育分级的砂壤土下成熟林木根系构型分析]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43(2), 119–130. <https://doi.org/10.17521/cjpe.2018.0269>