

УДК 581.5

DOI: 10.32516/2303-9922.2021.38.2

И. А. Гетманец  
П. В. Левченко  
Т. А. Мальцева

### Биоморфологический подход к изучению аллелопатического воздействия *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds.

Аллелопатическое воздействие широколиственных пород оценено в ходе проведения оригинального лабораторного опыта с использованием *Viola tricolor* L. в качестве тест-объекта. Показано влияние экзотаболитов видов-доноров *Q. robur*, *A. platanoides* и *U. glabra* на формирование системы монокарпического побега вида-акцептора. В качестве инструмента анализа побега использованы структурно-биологические единицы разных уровней соподчиненности и разной функциональной нагрузки, слагающие побеговое тело растения-акцептора. Выявлено, что под влиянием аллелопатических выделений происходят изменения в строении универсального модуля тест-объекта вследствие мультивариантности и различного сочетания элементарных модулей.

**Ключевые слова:** аллелопатия, элементарный модуль, универсальный модуль, тест-объект.

#### Введение

Изучение аллелопатии древесных видов в последнее время сосредоточено на поиске градиентов активности в зависимости от условий произрастания особей отдельно взятых ценопопуляций [9; 12; 15; 17; 18; 21].

Деревья как организмы, детерминирующие условия всего лесного сообщества, особенно интересны с точки зрения аллелопатии, в связи с чем в настоящий момент актуальна проблема поиска методов исследования, определяющих разные пути поступления аллелохимикатов деревьев в окружающую среду [23]. Необходимость комплексного подхода в исследованиях такого рода неоднократно подчеркивалась рядом авторов [8; 11; 20; 21; 24; 25; 27; 28]. Выделения, продуцируемые растениями, в большинстве случаев представляют своего рода конгломерат веществ разной природы и разного характера действия [9; 10; 25; 28]. Поэтому целесообразнее выявлять воздействие аллелохимикатов на разных уровнях организации биосистем организма-реципиента, потому что они детерминируют как физиологические изменения в организме, так и морфологические, оказывая воздействие совместно, усиливая влияние основного компонента или уменьшая его токсический эффект.

Объективные трудности постановки экспериментов в естественных условиях стимулируют поиск новых методов регистрации аллелопатического воздействия в лабораторных условиях [8; 14; 20; 23], что возможно лишь с использованием в качестве тест-объекта видов с коротким онтогенезом.

В настоящей статье приведены результаты оценки аллелопатического воздействия на структурную организацию побеговой системы одно-, малолетника в модельном эксперименте длительной экспозиции. В качестве организмов-доноров использованы виды-доминанты лесной зоны Южного Урала, образующие реликтовые широколиственные леса на западе Челябинской области, а также искусственные посадки г. Челябинска.

Целью работы является использование биоморфологического подхода с применением структурно-биологических единиц разных уровней иерархии побеговой системы в косвенной оценке аллелопатического воздействия.

© Гетманец И. А., Левченко П. В., Мальцева Т. А., 2021

### Материал и методика исследования

В качестве тест-объекта для проведения эксперимента выбран вид *Viola tricolor* L. с выявленной реакцией особей этого растения на экзометаболиты деревьев [26] и отсутствием агрессивных аллелохимикатов в ее выделениях [22].

Объектами исследования выбраны виды-эдификаторы и соэдификаторы подзоны широколиственных лесов западных предгорий Южного Урала лесной зоны Челябинской области — *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds. Закладка площадок для отбора проб проведена в июне-июле 2019 г. в искусственных посадках в границах г. Челябинска (Никольская роща, памятник природы «Каштакский бор», памятник природы «Челябинский городской бор») и в естественных насаждениях в границах особо охраняемых природных территорий Нязепетровского (памятник природы «Дубовая роща») и Ашинского (Ашинский государственный природный биологический заказник) районов Челябинской области (рис. 1).

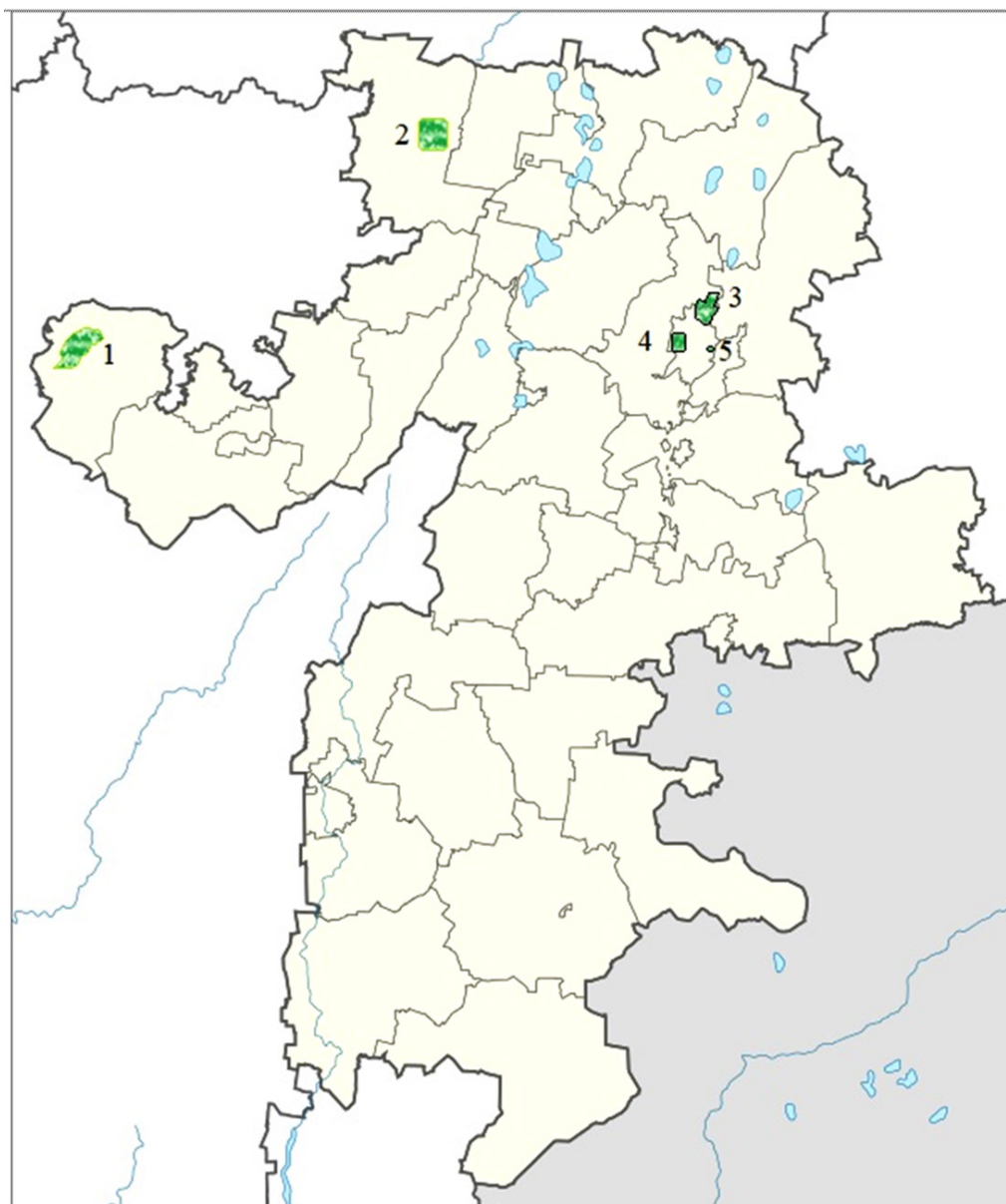


Рис. 1. Местонахождение районов исследования в Челябинской области: 1 — Ашинский государственный природный биологический заказник; 2 — памятник природы «Дубовая роща»; 3 — памятник природы «Каштакский бор»; 4 — памятник природы «Челябинский городской бор»; 5 — Никольская роща

Отбор проб почвы проведен из прикорневой зоны растения-донора в соответствии с методикой, предложенной Д. Г. Звягинцевым для проведения микробиологического анализа [13]. Почвенную пробу массой 200 г стряхивали на лист пергамента с сосущих корней дерева. Образцы почвы корнеобитаемого слоя отобраны с трех деревьев одного вида в каждой из локаций, которые объединяли в пробу и высушивали до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре.

Для выявления концентрации экзометаболитов и приближения условий опыта к естественному климатопу предварительно рассчитано количество воды, соответствующее водному режиму местообитания. Для выявленной совокупной площади поверхности субстрата в 60-ти вегетационных контейнерах для каждого варианта опыта (20 контейнеров для каждой повторности):  $12,8 \text{ см}^2 \times 60 = 770 \text{ см}^2$  — рассчитана площадь листового полога деревьев ( $770 \text{ см}^2$ ) и собраны живые листья на всех пробных площадках. С площади, равной поверхности  $770 \text{ см}^2$  в подкroновом пространстве, в 10 точках собраны опавшие листья для заложения в вегетационные контейнеры мощностью представленного слоя на площадке отбора проб.

Полив осуществлялся в режиме, соответствующем среднесезонному количеству осадков в июле в климатических районах каждой из локаций [1].

В контрольном опыте особи тест-объекта выращивались на универсальном почвогрунте для растений марки “Peter Peat” без опада, с поливом в тех же объемах дистиллированной водой.

Регистрация этапов морфогенеза и фенофаз особей тест-объекта проведена по морфологическим признакам, описанным в онтогенетическом атласе [16].

#### Результаты исследования

Как известно, структурной единицей побеговой системы травянистого растения является монокарпический побег. При описании структуры изучаемых тест-образцов использованы качественные и количественные признаки: высота побегов, количество модулей, длина междоузлий, порядок ветвления, количество и размер листьев, особенности цветорасположения, наличие отмерших частей.

При биоморфологическом исследовании особей фиалки использован модульный подход. В качестве инструмента анализа приняты модули в понимании Н. П. Савиных [19]. Это структурно-биологические единицы разных уровней соподчиненности и разной функциональной нагрузки, слагающие побеговое тело растения-акцептора. Результаты отражены в схемах и таблицах.

Побеговая система особей тест-объекта представлена ортотропным полурозеточным монокарпическим побегом, включающим от 9 до 13 модулей, 2—5 из которых входят в состав розеточного участка. В ее составе выделены модули трех категорий: элементарный, универсальный и основной. Категория «модуль» подразумевает структурный элемент, встраивающийся в систему соподчиненных единиц, образующих побеговое тело. Следовательно, он обладает различными временными, структурными и функциональными характеристиками.

Элементарный модуль формируется в течение одного пластохрона и состоит из узла, пазушной почки или силлептического побега, кроющего листа, нижележащего междоузлия.

Натурные наблюдения особей *V. tricolor* позволили выделить следующие типы элементарных модулей (рис. 2, А, 1—6):

1. Узел с коротким междоузлем и с отмершим эмбриональным листом (рис. 2, А, б).
2. Узел со спящей почкой, листом срединной формации и укороченным междоузлем (рис. 2, А, 1);

3. Узел с силлептическим вегетативно-генеративным побегом, листом срединной формации и укороченным междуузлем (рис. 2, А, 2);

4. Узел с силлептическим вегетативно-генеративным побегом, листом срединной формации и удлиненным междуузлем (рис. 2, А, 3);

5. Узел с генеративным побегом, редуцированным до одиночного цветка, с листом срединной формации и удлиненным междуузлем (рис. 2, А, 4);

6. Узел с вегетативно-генеративным побегом с листом срединной формации и укороченным междуузлем (рис. 2, А, 5).

Различные комбинации элементарных модулей образуют систему более высокого порядка — универсальный модуль. Это одноосный (моноподиальный) побег [3], образованный в результате деятельности одного очага апикальной меристемы.

Следующая категория — основной модуль. Он представляет структуру, сформированную на основе универсального модуля или его части, закономерно повторяющуюся в строении побеговых систем зрелых генеративных особей в пространстве и во времени. Она характерна только для многолетников.

Поскольку продолжительность развития системы монокарпического побега тест-объекта составила 60 дней, то эти растения представляются нам однолетними мономодульными организмами, у которых универсальный модуль совпадает с основным (рис. 2, Б).

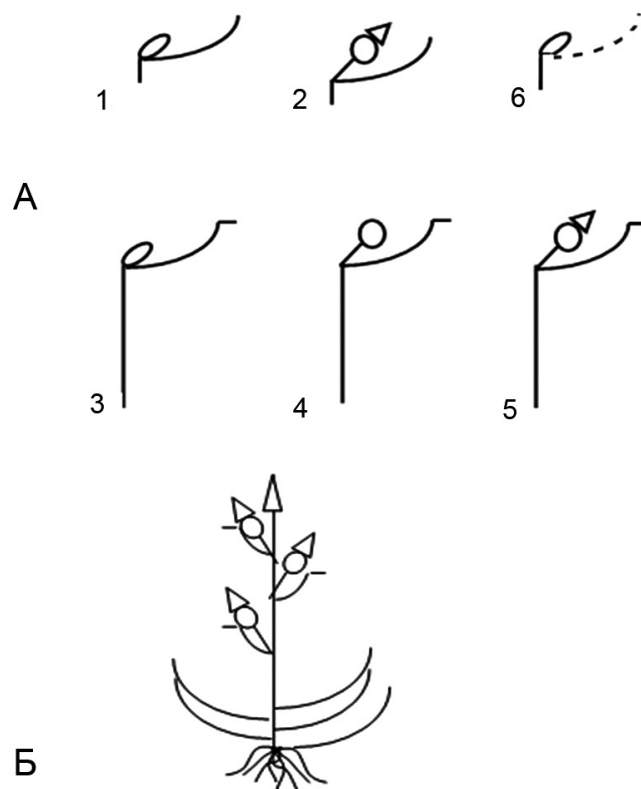


Рис. 2. Категории модулей: А — типы элементарных модулей; Б — универсальный модуль

Таким образом, универсальные модули *V. tricolor* — это вегетативные или вегетативно-генеративные системы побегов с одиночными цветками в пазухах ассимилирующих листьев.

На основе количественных и качественных характеристик элементарных модулей в пределах универсального модуля особей тест-объекта выделены структурно-функциональные зоны в понимании Р. П. Барыкиной [2]. Структурно-функциональные зоны особей контрольного опыта представлены на рисунке 3.

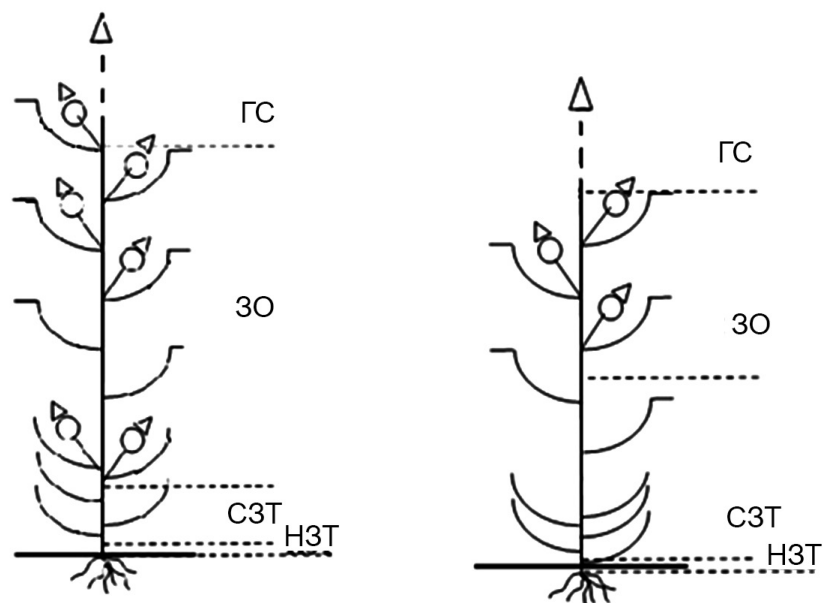


Рис. 3. Модели универсального модуля особей фиалки контрольного опыта, различающиеся наличием цветка в СЗТ. Условные обозначения: ГС — зона главного соцветия; ЗО — зона обогащения; СЗТ — средняя зона торможения; НЗТ — нижняя зона торможения

Нижняя зона торможения включает 1—2 модуля розеточного участка универсального модуля с отмершими листьями. Средняя зона торможения — вышерасположенные модули розеточной части и часто несколько модулей удлиненного участка универсального модуля с листьями срединной формации. Зона обогащения содержит 1—4 модуля, из пазушных почек которых развиваются генеративные побеги. Обычно междоузлия этой зоны удлинены, но у нескольких базальных элементарных модулей они могут быть укороченными. Нами отмечено формирование вегетативно-генеративных побегов в пазухах листьев «розетки», что приводит к включению средней зоны торможения в зону обогащения и выполнению наряду с ассимилирующей функцией функции семенного размножения.

Отражением аллелопатического воздействия является изменение в структуре универсального модуля тест-объекта под влиянием биопроб из разных местообитаний. Так, под влиянием аллелохимикатов дуба строение универсального модуля акцептора детерминируется количеством модулей в средней зоне торможения (табл. 1).

Таблица 1

Количество элементарных модулей в СЗТ основного модуля особей под влиянием биопроб различных местообитаний *Q. robur*

Место сбора биопроб	Количество проросших семян	Количество модулей в СЗТ	
		укороченных	удлинённых
Ашинский заказник	5	4—6	—
Дубовая роща	10	2—4	3—4
Каштакский бор	18	4—5	4—6

Кроме того, особи тест-объекта в ходе индивидуального развития под воздействием экзометаболитов дуба достигают только ювенильного состояния и их универсальный модуль представлен розеточной частью средней зоны торможения. А в биопробах из Дубовой рощи и Каштакского бора наряду с укороченными элементарными модулями появляются удлиненные элементарные (рис. 4). Под влиянием биопроб *Q. robur* из Ашинского заказника универсальный модуль представлен двумя типами элементарных.

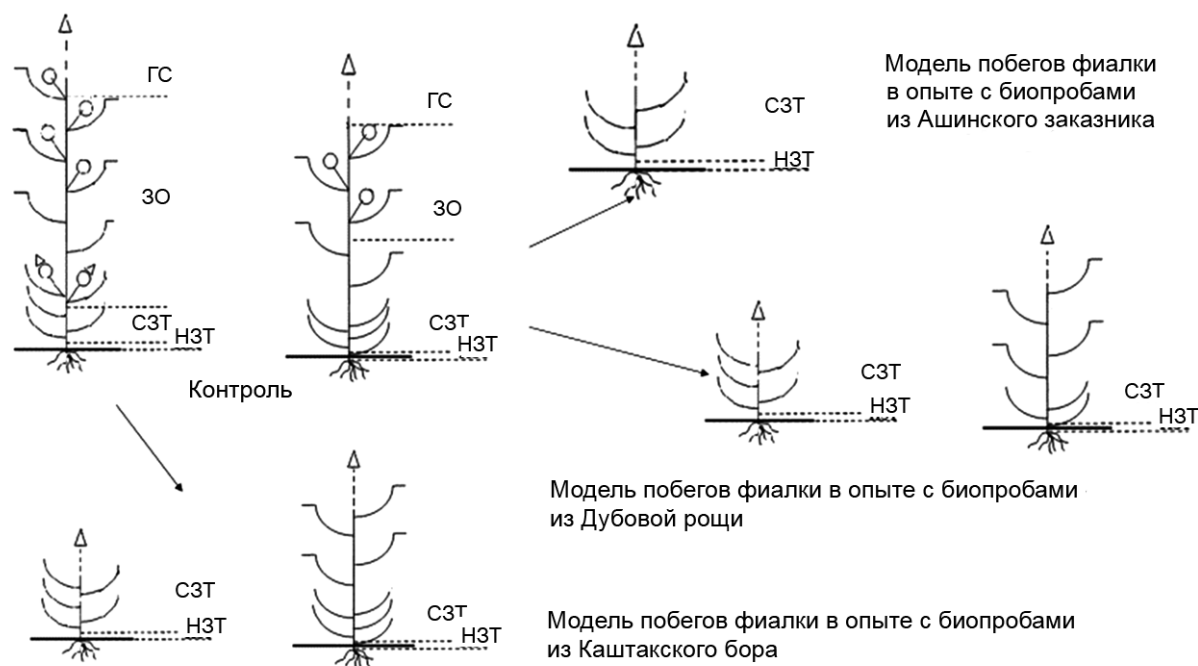


Рис. 4. Схема универсальных модулей тест-объекта в опыте с биопробами *Q. robur*

Что касается воздействия аллелохимикатов *A. platanoides* на развитие тест-объекта, то переход особей в генеративное состояние и появление зоны обогащения в структуре универсального модуля отмечено в биопробах с почвами и опадом из Ашинского заказника (рис. 5). Под влиянием биопроб из Челябинского городского бора особи фиалки достигают виргинильного периода.

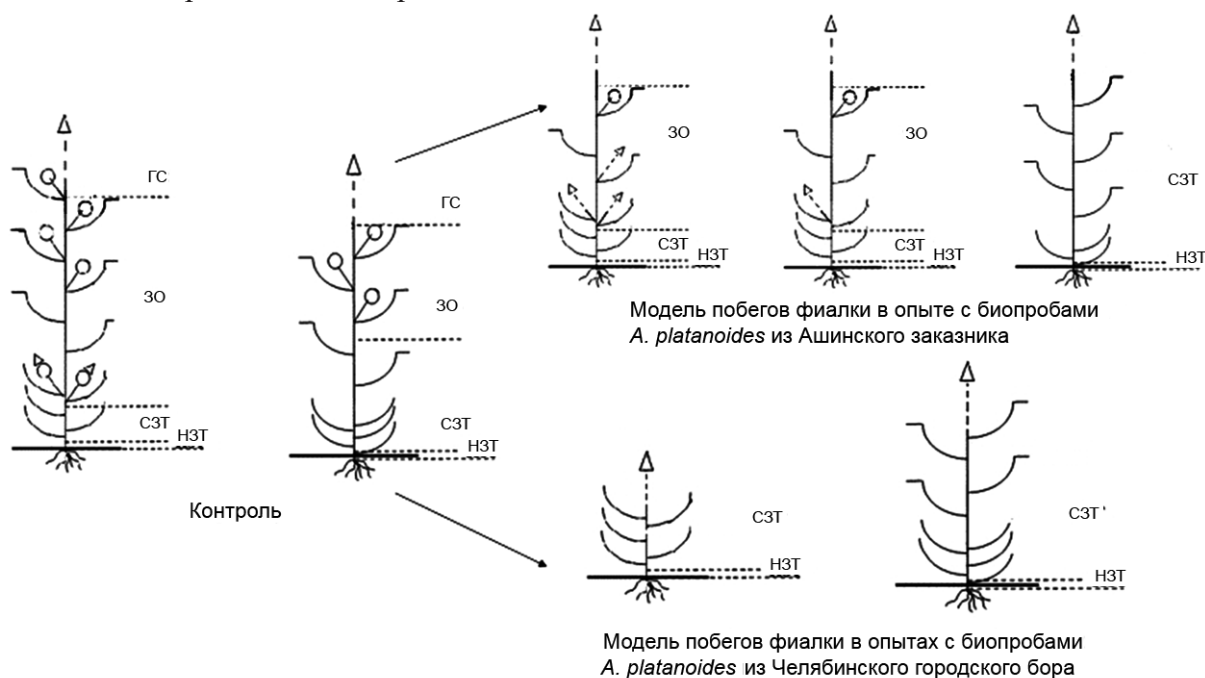


Рис. 5. Схема универсальных модулей побегов фиалки в опыте с биопробами *A. platanoides*

Таким образом, основные структурные различия универсального модуля тест-объекта под влиянием биопроб из разных местообитаний проявляются в количестве элементарных модулей каждой из выделенных зон и наличии/отсутствии зоны обогащения.

ния (табл. 2). Увеличение количества элементарных модулей с коротким междуузлем в средней зоне торможения у особей тест-объекта в опыте с биопробами из Челябинского городского бора можно считать результатом ослабления аллелопатического воздействия вида-донора в урбанизированной экосистеме.

Таблица 2

Количество элементарных модулей в СЗТ основного модуля особей под влиянием биопроб различных местообитаний *A. platanoides*

Место сбора биопроб	Количество проросших семян/особей, достигших генеративного состояния	Количество модулей в СЗТ		Количество метамеров в ЗО
		укороченных	удлиненных	
Ашинский заказник	19/8	3—5	1—4	1—5
Челябинский городской бор	19/0	2—8	2—4	—

Воздействие биопроб *U. glabra* проявляется по-разному: в опытах, где экзометаболиты взяты из природной среды (Ашинский заказник), индивидуальное развитие особей тест-объекта завершается виргинильным периодом. Аллелохимикаты почвы и опада урбанизированной среды в пределах г. Челябинска (Никольская роща) не влияют на траекторию онтогенеза, и особи тест-объекта за время экспозиции достигают генеративного периода (табл. 3), в связи с чем появляется зона обогащения и представлены все категории модулей (рис. 6).

Таблица 3

Количество элементарных модулей в СЗТ основного модуля особей под влиянием биопроб различных местообитаний *U. glabra*

Место сбора биопроб	Количество проросших семян/особей, достигших генеративного состояния	Количество модулей в СЗТ		Количество метамеров в ЗО
		укороченных	удлиненных	
Ашинский заказник	19/0	2—3	4—9	—
Никольская роща	20/3	2—3	2—10	2—7

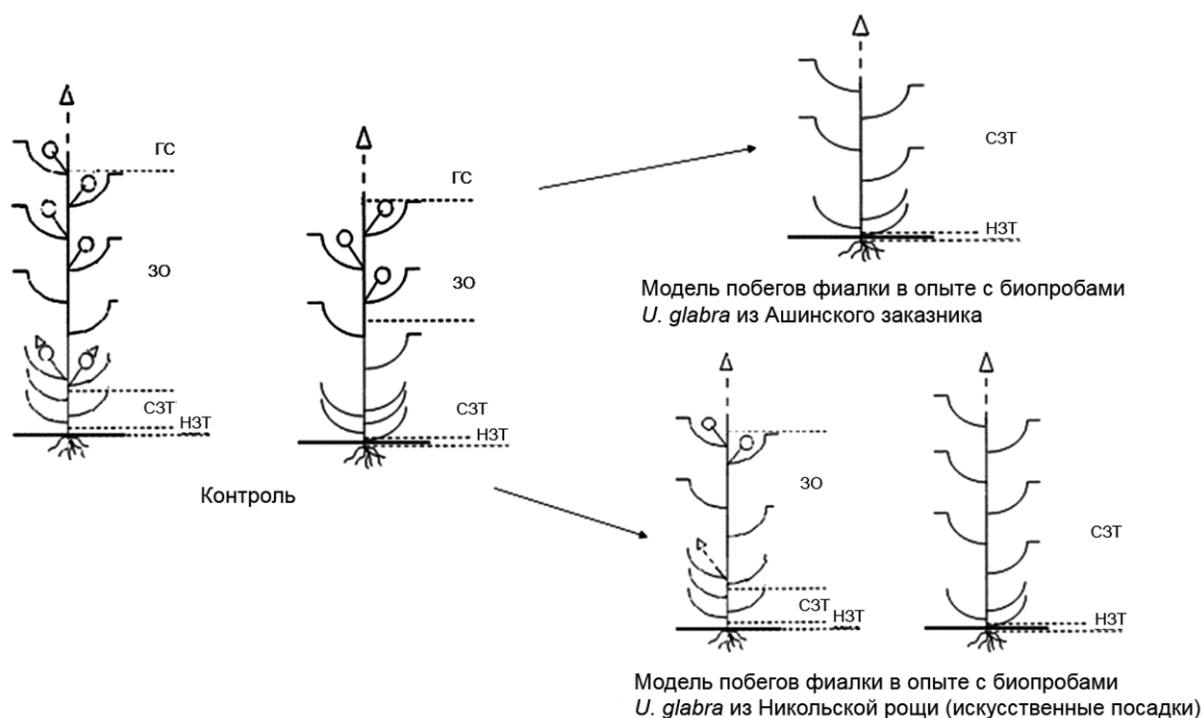


Рис. 6. Схема универсальных модулей побегов фиалки в опыте с биопробами *U. glabra*

### Заключение

Исследование хода индивидуального развития тест-объекта проведено в течение 60 суток, что соответствовало времени экспозиции лабораторного эксперимента. Отмечен разный темп развития особей *V. tricolor* (смещение сроков фенологических состояний), а также изменение структуры универсального модуля тест-объекта как результат мультивариантности и различного сочетания элементарных модулей под воздействием экзометаболитов видов-доноров из различных местообитаний. Таким образом, аллелохимикаты влияют не только на прорастание и скорость роста проростков вида-реципиента, но и на формирование его побеговой системы.

Полученные результаты отражают поливариантность развития, которая определяется структурными и ритмологическими особенностями разных возрастных состояний. Безусловно, изменение онтогенетической траектории есть результат совокупного действия факторов, но в представленном лабораторном эксперименте доминирующим явилось аллелопатическое действие почвы и смывов с листьев, так как остальные факторы унифицированы за исключением изначального химического состава почв. Последнее, вероятно, требует более детального исследования в дальнейшем. Однако однородность условий опыта, за исключением наличия аллелохимикатов, позволяет оценивать структуру побегов как компромисс между наследственным консерватизмом конструкции и адаптацией к комплексу эколого-ценотических условий местообитания в понимании В. Н. Голубева [4].

Приведенный подход, на наш взгляд, оправдан, поскольку опосредованное влияние аллелохимикатов подтверждено проведенными исследованиями [5—7; 11]. Выявленные структурные изменения в системе универсального модуля тест-объекта под влиянием экзометаболитов позволяют утверждать о возможности применения биоморфологического подхода для изучения аллелопатической активности.

### Список использованной литературы

1. Агроклиматические ресурсы Челябинской области. Л. : Гидрометеиздат, 1977. 120 с.
2. Барыкина Р. П. Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 3. С. 44—67.
3. Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М. : Прометей, 1994. С. 18—19.
4. Голубев В. Н. О вегетативном размножении калужницы болотной // Природа. 1957. № 12. С. 95—96.
5. Григорьева М. В. Фитонцидная активность древесно-кустарниковых пород зеленой зоны г. Воронежа // Лес и молодежь. Воронеж : Воронеж. гос. лесотехнический ун-т им. Г. Ф. Морозова, 2000. С. 18—24.
6. Гринюк Ю. Г. Аллелопатические взаимоотношения дуба обыкновенного с сопутствующими древесными породами : автореф. дис. ... канд. сельскохозяйств. наук. Львов, 1992. 20 с.
7. Демаков Ю. П., Исаев А. В., Таланцев В. И., Мальята О. В. Химическая и биологическая активность водных экстрактов лесных растений // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 2 (26). С. 57—76.
8. Кондратьев М. Н., Карпова Г. А., Ларикина Ю. С. Взаимосвязи и взаимоотношения в растительных сообществах : учеб. пособие. М. : Изд-во РГАУ—МСХА, 2014. 300 с.
9. Кондратьев М. Н., Ларикина Ю. С. Аллелопатия как механизм взаимодействия между растениями, растениями и насекомыми, растениями и микроорганизмами // Аграрная наука. 2019. № S2. С. 57—61. DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-57-61.
10. Лебедев В. М., Лебедев Е. В. Вопросы аллелопатии в лесных фитоценозах — состояние и перспективы // Агрехимия. 2015. № 4. С. 85—91.
11. Левченко П. В. Анализ методических подходов исследования аллелопатии // Экологическая безопасность, здоровье и образование : сб. статей XIII Всерос. науч.-практ. конф. мол. ученых, аспирантов и студентов. / под науч. ред. проф. З. И. Тюмасевой. Челябинск : Б-ка А. Миллера, 2020. С. 206—210.



12. Левченко П. В., Гетманец И. А., Викторов В. П. Результаты биотестирования эдафотопов некоторых видов широколиственных пород в Ашинском государственном природном биологическом заказнике (Челябинская область) // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2020. № 2 (58). С. 84—93.
13. Методы почвенной микробиологии и биохимии / В. И. Асеева [и др.] ; под ред. Д. Г. Звягинцева. 2-е изд. М. : Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
14. Миркин Б. М., Усманов И. Ю. Аллелопатия: состояние теории и методы изучения // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 5. С. 646—655.
15. Овчаренко А. А., Кузьмичев А. М. Роль биологически активных выделений древесных растений в формировании экологической среды фитоценозов Среднего Прихоперья // Вестник Тамбовского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. 2013. Т. 18, № 3. С. 822—825.
16. Онтогенетический атлас лекарственных растений : учеб. пособие / под ред. Л. А. Жуковой. Йошкар-Ола : Марийский гос. ун-т, 1997. 240 с.
17. Симагина Н. О. Аллелопатический потенциал древесных растений // Ученые записки Таврического национального университета имени В. И. Вернадского. Сер. Биология, химия. 2013. Т. 26 (65), № 1. С. 186—193.
18. Складорова Т. А., Золотухин А. И. Особенности динамики структуры агрофитоценозов в экотонных зонах лесных полос Саратовской области // Самарская Лука. 2007. Т. 16, № 4 (22). С. 817—827.
19. Современные подходы к описанию структуры растения / науч. ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Бобров. Киров : Вятский гос. гуманитарный ун-т, 2008. 355 с.
20. Черняева Е. В., Викторов В. П. Аллелопатический режим фитогенного поля спиреи ниппонской (*Spiraea nipponica* Maxim.) // Вестник Тамбовского университета. Сер. Естественные и технические науки. 2014. № 5. С. 1614—1617.
21. Aleem M. O., Alamu W., Olabode O. S. Allelopathic Effects of Some Selected Tree Species on the Germination and Growth of Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) // Open Journal of Forestry. 2014. Vol. 4, N 4. P. 310—315. DOI: 10.4236/ojf.2014.44037.
22. Beattie A., Lyons N. Seed Dispersal in *Viola* (Violaceae): Adaptations and Strategies // American Journal of Botany. 1975. Vol. 62, N 7. P. 714—722.
23. Blum U. Plant-Plant Allelopathic Interactions II: Laboratory Bioassays for Water-Soluble Compounds with an Emphasis on Phenolic Acids. Springer International Publishing, 2013. DOI: 10.1007/978-3-319-04732-4.
24. Blum U., Shafer S. R., Lehman M. E. Evidence for inhibitory allelopathic interactions involving phenolic acids in field soils: concepts vs. experimental model // Critical Reviews in Plant Sciences. 1999. Vol. 18, N 5. P. 673—693. DOI: 10.1080/07352689991309441.
25. Inderjit, del Moral R. Is separating resource competition from allelopathy realistic? // The Botanical Review. 1997. Vol. 63. P. 221—230. DOI: 10.1007/BF02857949.
26. Khare N., Marak A. D., Rout S. Allelopathic effect of *Leucaena leucocephala* on Pansy (*Viola tricolor* L.) // Journal of Applied and Natural Science. 2016. Vol. 8, N 2. P. 926—930. DOI: 10.31018/jans.v8i2.899.
27. Narwal S. S. Suggested methodology for allelopathy lab oratory bioassays // Allelopathy: Field Observations and Methodology / eds.: S. S. Narwal, P. Tauro. Jodhpur : Scientific Publishers, 1996. P. 255—266.
28. Weidenhamer J. D. Distinguishing resource competition and chemical interference, overcoming the methodological impasse // Agronomy Journal. 1996. Vol. 88, N 6. P. 866—875.

Поступила в редакцию 25.12.2020

**Гетманец Ирина Анатольевна**, доктор биологических наук, доцент  
Челябинский государственный университет  
Российская Федерация, 454001, г. Челябинск, ул. Братьев Кашириных, 129  
E-mail: [igetmanec@mail.ru](mailto:igetmanec@mail.ru)  
ORCID: 0000-0003-0370-2019

**Левченко Павел Владимирович**, соискатель  
Челябинский государственный университет  
Российская Федерация, 454001, г. Челябинск, ул. Братьев Кашириных, 129  
E-mail: [leopacha@mail.ru](mailto:leopacha@mail.ru)  
ORCID: 0000-0002-4467-8038

**Мальцева Татьяна Андреевна**, кандидат биологических наук, доцент  
Челябинский государственный университет

Российская Федерация, 454001, г. Челябинск, ул. Братьев Кашириных, 129  
 E-mail: oberemok2006@yandex.ru  
 ORCID: 0000-0001-8966-7386

UDC 581.5

**I. A. Getmanets**  
**P. V. Levchenko**  
**T. A. Maltseva**

**Biomorphological approach to the study of allelopathic effects of *Quercus robur* L.,  
*Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds.**

The allelopathic effects of broadleaf species were evaluated in an original laboratory experiment using *Viola tricolor* L. as a test object. The influence of exometabolites of donor species *Q. robur*, *A. platanoides*, and *U. glabra* on the formation of the monocarpic shoot system of the acceptor species was shown. Structural-biological units of different levels of subordination and different functional loads, which make up the shoot body of an acceptor plant, were used as a tool for shoot analysis. It was revealed that under the influence of allelopathic secretions, changes occur in the structure of the universal module of the test object, due to the multivariance and various combinations of elementary modules.

**Key words:** allelopathy, elementary module, universal module, test-object.

**Getmanets Irina Anatolyevna**, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor  
 Chelyabinsk State University  
 Russian Federation, 454001, Chelyabinsk, ul. Brat'ev Kashirinykh, 129  
 E-mail: igetmanec@mail.ru  
 ORCID: 0000-0003-0370-2019

**Levchenko Pavel Vladimirovich**, Candidate for a Degree  
 Chelyabinsk State University  
 Russian Federation, 454001, Chelyabinsk, ul. Brat'ev Kashirinykh, 129  
 E-mail: leopacha@mail.ru  
 ORCID: 0000-0002-4467-8038

**Maltseva Tatyana Andreevna**, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor  
 Chelyabinsk State University  
 Russian Federation, 454001, Chelyabinsk, ul. Brat'ev Kashirinykh, 129  
 E-mail: oberemok2006@yandex.ru  
 ORCID: 0000-0001-8966-7386

**References**

1. *Agroklimaticheskie resursy Chelyabinskoi oblasti* [Agroclimatic resources of the Chelyabinsk region]. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1977. 120 p. (In Russian)
2. Barykina R. P. Morfologo-ekologicheskie zakonomernosti somaticheskoi evolyutsii v semeistve lyutikovykh (Ranunculaceae Juss.) [Morphological and ecological patterns of somatic evolution in the buttercup family (Ranunculaceae Juss.)]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otd. biol. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 2005, vol. 110, is. 3, pp. 44—67. (In Russian)
3. Gattsuk L. E. Ierarkhicheskaya sistema strukturno-biologicheskikh edinit rastitel'nogo organizma, vydelennykh na makromorfologicheskom urovne [Hierarchical system of structural and biological units of a plant organism, isolated at the macromorphological level]. *Uspexhi ekologicheskoi morfologii i ee vliyanie na smezhnye nauki* [Advances in ecological morphology and its influence on related sciences]. Moscow, Prometei Publ., 1994, pp. 18—19. (In Russian)
4. Golubev V. N. O vegetativnom razmnozhenii kaluzhnitsy bolotnoi [About vegetative propagation of *Caltha palustris* L.]. *Priroda*, 1957, no. 12, pp. 95—96. (In Russian)

5. Grigor'eva M. V. Fitontsidnaya aktivnost' drevesno-kustarnikovykh porod zelenoi zony g. Voronezha [Phytocidal activity of tree and shrub species of the green zone of Voronezh]. *Les i molodezh'* [Forest and Youth]. Voronezh, Voronezh. gos. lesotekhnicheskii un-t im. G. F. Morozova Publ., 2000, pp. 18—24. (In Russian)
6. Grinyuk Yu. G. *Allelopaticheskie vzaimootnosheniya duba obyknovennogo s soputstvuyushchimi drevesnymi porodami: avtoref. dis. ... kand. sel'skokhoz. nauk* [Allelopathic relationships of common oak with accompanying tree species. Abstr. Cand. Dis.]. Lvov, 1992. 20 p. (In Russian)
7. Demakov Yu. P., Isaev A. V., Talantsev V. I., Malyuta O. V. Khimicheskaya i biologicheskaya aktivnost' vodnykh ekstraktov lesnykh rastenii [Chemical and biological activity of woody plants water extracts]. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Ser. Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie — Vestnik of Mari State Technical University. Ser. Forest. Ecology. Nature management*, 2015, no. 2 (26), pp. 57—76. (In Russian)
8. Kondrat'ev M. N., Karpova G. A., Larikova Yu. S. *Vzaimosvyazi i vzaimootnosheniya v rastitel'nykh soobshchestvakh* [Relationships in plant communities]. Moscow, Izd-vo RGAU—MSKhA Publ., 2014. 300 p. (In Russian)
9. Kondrat'ev M. N., Larikova Yu. S. Allelopatiya kak mekhanizm vzaimodeistviya mezhdru rasteniyami, rasteniyami i nasekomymi, rasteniyami i mikroorganizmami [Allelopathy as a mechanism of interaction plants and plants, plants and insects, plants and microorganisms]. *Agrarnaya nauka — Agrarian Science*, 2019, no. S2, pp. 57—61. DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-57-61. (In Russian)
10. Lebedev V. M., Lebedev E. V. Voprosy allelopatrii v lesnykh fitotsenozakh — sostoyanie i perspektivy [Questions of allelopathy in forest phytocenoses — state and prospects]. *Agrokimiya*, 2015, no. 4, pp. 85—91. (In Russian)
11. Levchenko P. V. Analiz metodicheskikh podkhodov issledovaniya allelopatrii [Analysis of methodological approaches to the study of allelopathy]. *Ekologicheskaya bezopasnost', zdorov'e i obrazovanie: sbornik statei XIII Vseros. nauch.-prakt. konf. mol. uchenykh, aspir. i stud.* [Environmental safety, health and education. Proceed. of the XIII All-Russia sci.-pract. conf. young scientists, postgraduates and students]. Chelyabinsk, B-ka A. Millera Publ., 2020, pp. 206—210. (In Russian)
12. Levchenko P. V., Getmanets I. A., Viktorov V. P. Rezul'taty biotestirovaniya edafotopov nekotorykh vidov shirokolistvennykh porod v Ashinskom gosudarstvennom prirodnom biologicheskom zakaznike (Chelyabinskaya oblast') [Biotesting the edafotopes of some species of broad-leaved trees in Ashinskiy state natural biological reserve (Chelyabinsk region)]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya*, 2020, no. 2 (58), pp. 84—93. (In Russian)
13. Aseeva V. I. (et al.) *Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii. 2-e izd.* [Methods of soil microbiology and biochemistry. 2<sup>nd</sup> ed.]. Moscow, MGU Publ., 1991. 304 p. (In Russian)
14. Mirkin B. M., Usmanov I. Yu. Allelopatiya: sostoyanie teorii i metody izucheniya [Allelopathy: the state of the theory and methods of study]. *Zhurnal obshchei biologii*, 1991, vol. 52, no. 5, pp. 646—655. (In Russian)
15. Ovcharenko A. A., Kuz'michev A. M. Rol' biologicheskii aktivnykh vydelenii drevesnykh rastenii v formirovaniy ekologicheskoi sredy fitotsenozov Srednego Prikhoper'ya [Role of biologically active selection of woody plants in the formation of ecological environment of phytocenosis of Middle Prikhoperye]. *Vestnik Tambovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki — Tambov University Reports. Series Natural and Technical Sciences*, 2013, vol. 18, no. 3, pp. 822—825. (In Russian)
16. *Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii* [Ontogenetic Atlas of Medicinal Plants]. Ioshkar-Ola, Mariiskii gos. un-t Publ., 1997. 240 p. (In Russian)
17. Simagina N. O. Allelopaticheskii potentsial drevesnykh rastenii [Allelopathic potential of woody plants]. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Ser. Biologiya, khimiya*, 2013, vol. 26 (65), no. 1, pp. 186—193. (In Russian)
18. Sklyarova T. A., Zolotukhin A. I. Osobennosti dinamiki struktury agrofytotsenozov v ekotonnykh zonakh lesnykh polos Saratovskoi oblasti [Features of the dynamics of the structure of agrophytocenoses in the ecotone zones of the forest belts of the Saratov region]. *Samarskaya Luka*, 2007, vol. 16, no. 4 (22), pp. 817—827. (In Russian)
19. *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya* [Modern approaches to describing the structure of a plant]. Kirov, Vyatskii gos. humanitarnyi un-t Publ., 2008. 355 p. (In Russian)
20. Chernyaeva E. V., Viktorov V. P. Allelopaticheskii rezhim fitogenno polya spirei nipponskoi (*Spiraea nipponica* Maxim.) [Allelopathic regime of phytogenic field of *Spiraea nipponica* (*Spiraea nipponica* Maxim.)]. *Vestnik Tambovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki — Tambov University Reports. Series Natural and Technical Sciences*, 2014, no. 5, pp. 1614—1617. (In Russian)
21. Aleem M. O., Alamu W., Olabode O. S. Allelopathic Effects of Some Selected Tree Species on the Germination and Growth of Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). *Open Journal of Forestry*, 2014, vol. 4, no. 4, pp. 310—315. DOI: 10.4236/ojf.2014.44037.

22. Beattie A., Lyons N. Seed Dispersal in Viola (Violaceae): Adaptations and Strategies. *American Journal of Botany*, 1975, vol. 62, no. 7, pp. 714—722.
23. Blum U. *Plant-Plant Allelopathic Interactions II: Laboratory Bioassays for Water-Soluble Compounds with an Emphasis on Phenolic Acids*. Springer International Publishing, 2013. DOI: 10.1007/978-3-319-04732-4.
24. Blum U., Shafer S. R., Lehman M. E. Evidence for inhibitory allelopathic interactions involving phenolic acids in field soils: concepts vs. experimental model. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1999, vol. 18, no. 5, pp. 673—693. DOI: 10.1080/07352689991309441.
25. Inderjit, del Moral R. Is separating resource competition from allelopathy realistic? *The Botanical Review*, 1997, vol. 63, pp. 221—230. DOI: 10.1007/BF02857949.
26. Khare N., Marak A. D., Rout S. Allelopathic effect of *Leucaena leucocephala* on Pansy (*Viola tricolor* L.). *Journal of Applied and Natural Science*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 926—930. DOI: 10.31018/jans.v8i2.899.
27. Narwal S. S. Suggested methodology for allelopathy laboratory bioassays // *Allelopathy: Field Observations and Methodology*. Eds.: S. S. Narwal, P. Tauro. Jodhpur, Scientific Publishers, 1996. P. 255—266.
28. Weidenhamer J. D. Distinguishing resource competition and chemical interference, overcoming the methodological impasse. *Agronomy Journal*, 1996, vol. 88, no. 6, pp. 866—875.