Обзорная статья

DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-2-220-247

Е.В. Черняева, В.П. Викторов

Московский педагогический государственный университет, 119435 г. Москва, Российская Федерация

Аллелопатические взаимодействия: перспективы прикладных исследований

На основе анализа литературных источников преимущественно 2017-2021 гг. обсуждаются перспективы применения данных научных исследований и прикладных разработок в области аллелопатии для контроля сорных видов и инвазий. Экологизация и развитие органического сегмента сельскохозяйственного производства стимулируют исследования в области создания безопасных для окружающей среды методов защиты растений. Исследования аллелопатической активности ведущих зерновых культур обнаружили значительную гетерогенность по этому признаку у сортов, диких видов и предшественников культурных форм. Создание высокоурожайных сортов с аллелопатическими свойствами современными ускоренными методами селекции находится в стадии перспективных разработок. По моделям молекулярных структур экзометаболитов растений созданы первые органические (биорациональные) гербициды. В статье обсуждены недостатки и преимущества органических гербицидов, актуальные направления научного поиска в этой области. Успешность растительных инвазий в последнее время связывают с возможным аллелопатическим преимуществом видов-пришельцев. Научные разработки в области контроля инвазий включают индукцию биохимических защитных механизмов местной флоры, поиск аборигенных видов, устойчивых к химическим веществам инвайдеров, мониторинг баланса экзометаболитов в лесной подстилке, создание устойчивых к вселению пришельцев и сорных видов искусственных фитоценозов «растительный матрикс». В области инновационного городского озеленения на основе аллелопатии разработаны и апробированы методы создания устойчивых к вселению сорных видов насаждений.

Ключевые слова: аллелопатия, конкурентные признаки видов, борьба с сорными видами, растительные инвазии, экзометаболиты растений, растительный матрикс, биорациональные гербициды, озеленение

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Черняева Е.В., Викторов В.П. Аллелопатические взаимодействия: перспективы прикладных исследований // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 2. С. 220 – 247. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-2-220-247

Review article

DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-2-220-247

E.V. Chernyaeva, V.P. Viktorov

Moscow Pedagogical State University, Moscow, 129164, Russian Federation

Allelopathic interactions: Prospects of applied research

The article discusses the prospects of applying the scientific research and practical methods in the field of allelopathy for the weed control and combating the invasions based on the analysis of literary sources of 2017–2021. The development of the organic segment of agricultural production stimulates research in the field of environmentally friendly methods of plant protection. Studies of the allelopathic activity of grain crops have found significant heterogeneity on this basis in varieties, wild species and precursors of cultural forms. The creation of high-yielding varieties with allelopathic activity by modern accelerated breeding methods is at the stage of promising developments. The first organic (biorational) herbicides were created based on models of molecular structures of plant allelochemics. The article discusses the disadvantages and advantages of organic herbicides, current directions of scientific research in this field. The success of plant invasions has recently been associated with a possible allelopathic advantage of alien species. Scientific developments in the field of invasion control include the induction of biochemical protective mechanisms of local flora,

the search for native species resistant to invaders' allelochemics, monitoring the balance of exometabolites in the forest litter, the creation of "plant matrix" resistant to alien invasion and weed species attack. In the field of innovative urban landscaping based on allelopathy, methods for creating weed-resistant plantings have been developed and tested.

Key words: allelopathy, competitive traits, weed control, plant invasions, plant exometabolites, plant matrix, biorational herbicides, landscaping

FOR CITATION: Chernyaeva E.V., Viktorov V.P. Allelopathic interactions: Prospects of applied research. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 2. Pp. 220–247. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-2-220-247

Введение

Изучение аллелопатии активизировалось с середины 1990-х гг. в теоретическом и прикладном направлениях. Первое ставит целью изучение самого феномена, идентификацию физиологически активных экзометаболитов, раскрытие механизмов их накопления в различных органах растений, выделения в окружающую среду, преобразования под воздействием факторов окружающей среды, физиологической сущности воздействия на растения-акцепторы, биогеоценотической роли аллелопатии. Второе направлено на разработку, апробацию и внедрение технологий на основе аллелопатии в различные отрасли сельского хозяйства (агрономию, селекцию, лесоводство, биотехнологию, садоводство, ландшафтную архитектуру).

Прикладные исследования главным образом ориентированы на разработку методов контроля сорных и инвазивных видов в искусственных и естественных фитоценозах. При более детальном рассмотрении можно выделить ряд областей, где проблемы борьбы с сорной растительностью наиболее остры. Сложившаяся практика применения химических гербицидов в сельскохозяйственном производстве препятствует переходу от традиционной системы к органической [Narwal, 2010]. В городском озеленении экономические потери от борьбы с засорением насаждений сорными видами не столь масштабны, как в сельском хозяйстве, но значительны для дефицитных городских бюджетов. Аллелопатическое влияние инвазивных растений многие авторы рассматривают как ведущий фактор скорости их распростанения [Callaway, Ridenour, 2004; Кондратьев, Ларикова, 2018]. Мета-анализ глобальной библиотеки данных по аллелопатии показал, что большинство инвазивных видов обладают

аллелопатической активностью, а также она обнаружена у представителей 72% семейств высших растений [Kalisz, Kilvin, Bialic-Murphy, 2021].

Несмотря на неуклонный рост количества исследований, потенциал аллелопатии как инструмента решения агробиотехнических и экологических проблем еще не реализован. Целью работы является обобщение результатов перспективных исследований, апробаций и внедрения прикладных разработок с использованием аллелопатии, на основе литературных источников преимущественно 2017—2021 гг. Работа предназначена для специалистов в области изучения аллелопатии, аспирантов, магистрантов и студентов-биологов.

Контроль сорных видов в агрофитоценозах

В настоящее время в традиционной системе земледелия химические гербициды являются основным средством контроля сорной растительности¹. Благодаря химизации сельскохозяйственного производства за последние 50 лет удалось значительно повысить урожайность. Создание устойчивых к гербицидам трансгенных культур позволило применять сравнительно менее дорогие и более простые методы ведения сельского хозяйства. В то же время проблемы, связанные с резистентностью сорных видов к распространенным гербицидам, трудности искоренения многолетних видов, появление новых заносных сорных растений создают потребность в повышении эффективности стандартных подходов [Кондратенко, 1987]. На этом фоне все большую озабоченность общественности вызывает химическое загрязнение продуктов питания и окружающей среды, вызванное безконтрольным применением пестицидов. Социальной задачей органического земледелия является улучшение здоровья людей.

Развитие органического сегмента сельскохозяйственного производства подразумевает разработку региональных законодательных актов и единых стандартов органической продукции. Эту деятельность курирует Международная федерация движений за органическое сельское хозяйство (IFOAM). С 2018 г. законодательная основа органического земледелия создана и в нашей стране. 1 января 2020 года вступил в силу Федеральный закон от 3 августа 2018 г. № 280-ФЗ «Об органической продукции и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации», в том числе регламентирующий применение химических пестицидов в производстве продуктов питания. Внимание

 $^{^1}$ Agropages. National Bureau of Statistics of the People's Republic of China: Total output of chemical pesticides in China increased by 2.3% in 2015. 2015. URL: http://cn.agropages.com/News/NewsDetail-11158.htm

к проблеме на государственном уровне означает поддержку исследований по созданию безопасных для окружающей среды препаратов, разработке органических агротехнологий.

Альтернативой химическим гербицидам могут стать препараты и технологии, основанные на природных веществах растений, грибов и микроорганизмов, определяющих их аллелопатические свойства [Reigosa et al., 2001; Narwal, 2010]. Для разделения биогербицидов (микробных препаратов, вызывающих эпифитотии в популяциях сорных видов) и препаратов на основе вторичных метаболитов растений и фитотоксинов микроорганизмов (аллелохемиков) с гербицидными свойствами последние предложено назвать биорациональными [Берестецкий, 2017] или органическими гербицидами. К последней группе также относят синтетические химические гербициды, созданные по молекулярным моделям аллелохемиков. Разработки и апробации аллелопатических стратегий борьбы с сорными видами уже показали потенциальную эффективность при относительно низких затратах, но при этом остается много не решенных вопросов теоретического и прикладного характера.

Для борьбы с сорными видами может быть использована аллелопатическая активность культурных растений [Кондратьев, Демина, Ларикова, 2017]. Такая активность была обнаружена у большинства зерновых культур: ячменя (Hordeum vulgare) [Bouhaouel, 2015], ржи (Secale cereale) [Jabran, 2017], риса (Oryza sativa) [Kato-Noguchi, Ota, Ino, 2008], сорго (Andropogon sorghum) [Ashraf, Iqbal, 2006], подсолнечника (Helianthus annuus) [Soltys et al., 2013], пшеницы (Triticum vulgare) [Wu et al, 2001].

Сложности с практической реализацией данного подхода связаны с двумя обстоятельствами: лабораторная активность видов и сортов оказалась значительно выше полевой; активность, достаточную для подавления сорных видов, обнаружили у сортов со сравнительно низкой урожайностью. Скрининг сортов ячменя, риса, овса, озимой пшеницы, сорго на аллелопатическую активность позволил обнаружить значительную гетерогенность культур по этому признаку [Nicol et al., 1992; Dilday, Lin, Yan, 1994; Alsaadaw, Al-Ekelle, Al-Hamzawii, 2017]. Например, в биотестах различные сорта ячменя подавляли всхожесть семян сорных видов в диапазоне от 7% до 90% [Bertholdsson, 2007], аллелопатическая активность надземной массы разных видов и сортов овса различалась в два раза [Lemes et al., 2019]. Аллелопатическая активность обнаружена у древних видов и форм зерновых, у сортов народной селекции и диких предшественников культурных растений [Olofsdotter, 2001]. В мировой практике систематически близкие дикие виды или

виды – предшественники культурных форм с аллелопатической активностью предложено использовать в селекции урожайных и высокоэффективных в плане подавления сорных видов, сортов [Fang et al., 2019; Shrestha et al., 2020].

Применение молекулярных маркеров позволяет создавать новые сорта с необходимыми качествами всего за 3-5 лет. Потенциал диких видов зерновых использован в отечественной селекции для выведения альтернативы многолетним пшеницам. В 2020 г. в Госреестр включен уникальный крупнозерный, пригодный для органического земледелия, сорт пырея сизого Thinopyrum intermedium Сова, созданный в Омском государственном аграрном университете [Шаманин и др., 2021]. В описании сорта не упоминается аллелопатическая активность, в то время как у видов пырея она была обнаружена [Гродзинский, 1965]. Последующие исследования могли бы прояснить этот вопрос. Первоначально разработанные для повышения качества волокна трансгенные линии хлопка, содержащие 4% генома диких видов рода, тестировали на способность подавлять рост резистентного к широкому спектру химических гербицидов сорного вида амаранта Палмера (Amaranthus palmeri L.). Несколько линий вызвали достоверное снижение высоты растений и количества хлорофилла в листьях амаранта, что авторы связывают с влиянием генома диких видов с высокой конкурентностью и аллелопатической активностью [Fuller et al., 2021].

Кроме уже названных обстоятельств, выведение новых сортов осложняется тенденциями, сопровождавшими процесс селекции существующих высокоурожайных сортов, приведшими к снижению их конкурентности [Кошкин, 2016], в то время как конкурентность сорных видов осталась на высоком уровне. Некоторые сорные виды способны выделять аллелопатические вещества в окружающую среду путем экссудации, выщелачивания, разложения листьев, стеблей, корней, цветов [Рапфеу, Rao, 2010], что приводит к снижению объема и качества урожая. В условиях конкуренции, прежде всего за элементы питания и влагу, негативное воздействие аллелохимикалий сорных видов может усиливаться [Narwal, 2010].

Конкурентность культурных растений характеризуется эффективностью использования ресурсов среды для формирования урожая или подавления роста сорных видов. В связи с этим становится необходимой оценка не только аллелопатических эффектов и урожайности, но и конкурентности новых сортов по отношению к сорным видам [Holmgren, Scheffer, Huston, 1997]. Конкурентные способности культурных растений определяют генотипические признаки (высокая энергия

прорастания, распределение надземной и подземной биомассы, особенности корневой системы, эффективное использование ресурсов) и приемы выращивания (плотность и сроки посева, агрофон) [Кошкин, 2016]. Единственный признак, который определяет конкурентность, в том числе на генетическом уровне, к настоящему времени не обнаружен.

Для решения возникших вопросов необходимо оценить вклад аллелопатии в общее конкурентное взаимодействие растений. На первых этапах задача осложнялась отсутствием соответствующих методик и большим числом факторов, влияющих на данный процесс [Inderjit, del Moral, 1997]. На примере взаимодействия сосны обыкновенной (Pinus sylvestrys L.) и водяники гермафродитной Empetrum hermaphroditum Hagerup (Empetraceae) удалось показать, что аллелопатия и конкуренция могут быть не только разделены, но и количественно оценены [Nilsson, 2004]. В другой работе два сорта риса, один из которых обладал аллелопатической активностью, выращивали совместно с однолетним сорным видом ежовником обыкновенным Echinochloa crus-galli L. (Poaceae). Данные длины корней, высоты и сухого веса проростков ежовника показали, что с аллелопатией были связаны 35-40 и 9-12% от общего ингибирования ростовых процессов аллелопатичным и нейтральным сортами риса соответственно [He et al., 2012]. В полевом эксперименте исследовали вклад аллелопатии, обнаруженной при биотестировании дерена белого Cornus alba L. (Cornaceae) и спиреи ниппонской Spiraea nipponica Maxim. (Rosaceae), в ингибирование ростовых процессов тест-культуры незабудки лесной Myosotis sylvatica Ehrh. ex Hoffmann. в подкроновой области кустарников. Расчеты, выполненные на основе данных длины корней и массы особей тест-культуры, показали относительно малый вклад аллелопатического фактора вне зависимости от его направленности – 10% и 12% соответственно [Черняева, Викторов, 2014]. Совершенствование методик экспериментов позволило значительно продинуться в этой области исследований [Quasem, 2017; Liu et al., 2020], в результате сложилось достаточно единодушное мнение о сильной детерминированности аллелопатических эффектов от внешних условий и сравнительно небольшом вкладе аллелопатии в ингибирование целевых видов. Таким образом, сама по себе аллелопатия не может быть определяющим признаком конкурентности. По данным масштабного исследования аллелопатического взаимодействия древесных видов и напочвенного покрова, конкурентность вида или сорта повышается в ряду: аллелопатия < конкурентные признаки < аллелопатия + конкурентные признаки [Fernandez, 2016].

Сравнительное изучение 10 сортов древней зерновой культуры тефф *Eragrostis tef* (Zucc.) Trotter. показало, что конкурентность сортов по отношению к сорным видам определяет комплекс агрономических признаков — общая биомасса, срок от посева до появления всходов, высота растений, аллелопатическая активность. При этом в наибольшей степени густоту стояния сорных видов снижали высокоурожайные сорта, что подтвержает возможность экономически эффективного сочетания признаков [Gebrehivot et al., 2020].

Перечень вопросов, требующих решения в связи с перспективами селекции новых сортов, включает оценку возможной аутотоксичности и развития резистентности сорных видов при повторном культивировании сортов на тех же полях, поиск методов преодоления последствий накопления аллелохимикатов в почве [Gavazzi et al., 2010]. Актуальными представляются исследования по идентификации конкретных аллелохимических веществ и соответствующих генов, которые могут быть применимы в селекционных программах [Fang et al., 2019]. Альтернативные пути использования аллелопатии могут быть связаны, например, с индукцией аллелопатического потенциала урожайных сортов обработкой растворами аллелохимикатов или при воздействии корневых экссудатов сорных видов [Zhang et al., 2018].

Органические агротехнологии, а именно посев аллелопатически активных видов сидератов, обработка грубыми водными экстрактами и мульчирование полей пожнивными остатками аллелопатических видов, продуктами их переработки (растительная мука), отходами сельскохозяйственного и биотехнологического производства, уже довольно широко внедрены в практику современного сельскохозяйственного производства, главным образом для подавления весеннего отрастания сорных видов [Nagabushana, Worsham, Yenish, 2001; Urbano, Gonzalez, Ballesteros, 2006; Faroog et al., 2013]. В настоящее время вика мохнатая Vicia villosa Roth. и горох посевной Pizum sativum L. (Fabaceae) обладающие, кроме аллелопатии, комплексом конкурентных признаков, успешно применяются как покровные культуры («живая мульча») при выращивании риса и хлопка [Shekoofa et al., 2020]. Довольно широко применяется обработка посевов риса, хлопка, сои, пшеницы, кукурузы 10% водным экстрактом «Соргаб» зеленой биомассы сорго с действующим веществом сорголеон. При этом снижалась плотность сорных видов на 44%, а урожай зерна вырастал на 30–40% [Matos et al., 2021]. Экзометаболиты сорго также содержатся в его корневых экссудатах, поэтому культуру высаживают как предшественник для снижения плотности сорных видов, а также в смешаных посевах, для заполнения

междурядий. Эффективность сорголеона повышается при комплексном воздействии, в сочетании с боронованием, применением сниженных доз гербицидов, отсрочкой посева основной культуры.

Механизм действия некоторых известных аллелохимикалий аналогичен действию синтетических гербицидов [Reigosa et al., 2001]. Еще недостаточно изученное разнообразие вторичных метаболитов и поражаемых ими метаболических мишеней (в настоящее время выявлены более 30) в будущем может позволить более избирательно подходить к выбору препаратов и технологий обработки. Поиск веществ, поражающих иные метаболические мишени растений, чем уже известные химические препараты, необходим для борьбы с резистентными к ним сорными видами.

В работе швейцарских исследователей изучено действие синтезируемого эндофитной бактерией рода буркхольдерия Burkholderia sp., обитающей в листовых клубеньках тропического кустарника психотрия Кирки Psychotria kirkii Hiern., карбосахара (+)стрептол. Он вызывает у высших растений нарушения формирования клеточной стенки в тонких корнях на стадии перехода клеток к анизотропному удлиннению [Georgiou et al., 2021]. Глюкозидированная неактивная форма (+)стрептола транспортируется из листовых клубеньков в корни растения-хозяина с помощью, как полагают авторы, специфических переносчиков. В составе корневых экссудатов (+)стрептол попадает в почву и поражает корни растений – конкурентов Psychotria kirkii. Корни останавливаются в развитии, в растущих окончаниях деформируются и разрушаются клеточные стенки, прекращается поглощение воды и минеральных веществ, снижается резистентность к заражению патогенами. Психотрия Кирки является единственным видом среди высших растений, не чувствительным к воздействию (+)стрептола. Открытое вещество назвали «настоящим» (bona fide) аллелохемиком, поражающим только высшие растения при низких эффективных концентрациях. Его предложено использовать для создания новых биорациональных гербицидов и исследования процессов роста клеток, формирования тканей и органов растений.

Первоначально полагали, что неоспоримым преимуществом препаратов растительного и микробного происхождения является их деструкция под воздействием света, температуры или почвенными микроорганизмами без образования токсичных соединений, загрязняющих окружающую среду [Reigosa, 2001]. Парадоксально, но некоторые природные соединения и продукты их разложения могут быть токсичными для полезных насекомых, животных, человека [Берестецкий, 2017].

В связи с этим прегербициды, предполагающие промышленное производство и масштабное применение, должны проходить более строгий контроль на токсичность. Для этого выполняют скрининг воздействия препаратов на различные по систематическому положению виды растений, беспозвоночных, рыб, млекопитающих, культуры клеток человека [Georgiou et al., 2021].

Кроме этого, для итогов предварительного лабораторного тестирования прегербицидов важна адекватная оценка выживаемости тех или иных сорных видов и в связи с этим – выбор тест-культур. Ряд биогербицидов микробного происхождения специфичны к определенным сорным видам, спектр поражения фитопрепаратов более широк. Как правило, биотеститование аллелохемиков растительного происхождения проводили с кресс-салатом, однако в целевых исследованиях по разработке биорациональных гербицидов выбор тест-культур был более обоснованным. В связи с устойчивостью к основным механизмам гербицидного поражения «классических» препаратов (глифосат, клопиралид, атразин, сульфонилмочевина), амарант Палмера Amaranthus palmeri L., в числе других сорных видов, использовали для тестирования гербицида MBI-011 контактного действия компании Marrone Bio Innovations Inc. на основе амида сарментина из плодов перца длинного Piper longum L. В биотестах прогербицид сарментин подавлял на 80-100% прорастание семян ежовника обыкновенного Echinochloa crus-galli, амаранта Палмера Amaranthus palmeri, одуванчика лекарственного Taraxacum officinale, въюнка полевого Convolvulus arvensis, мятлика однолетнего Роа annua. Препарат зарегистрирован в США для контроля устойчивых к глифосату сорных видов [Marrone, 2020]. Сарментин эффективен в смеси с триазином, сульфанилмочевиной [Soltys et al., 2013], позволяя на треть снизить применение традиционных химических гербицидов. Виды амарантов, в том числе Amaranthus palmeri и щирица запрокинутая A. retroflexus L., являются репрезентативными тест-культурами для аллелопатических исследований в этой области. Также необходимо тестировать новые препараты на избирательность поражения двудольных и однодольных растений, зависимость эффекта от температуры, типа почвы, агрофона, определить длительность сохранения действующим веществом своих свойств в почве. Наконец, необходимо определить возможные способы промышленного производства препарата [Там же].

В листьях, коре, корнях, цветках спиреи Тунберга Spiraea thunbergii Sieb. ex Blume. (Rosaceae) обнаружили фитотоксичную для высших растений *cis*-коричную кислоту в свободной и глюкозидированной

формах, в количествах, достаточных для рентабельного промышленного производства [Hiradate et al., 2004]. Тем не менее, при промышленном выращивании количество конечного продукта может в значительной степени зависеть от внешних факторов. Совместное культивирование протопластов листьев спиреи и кресс-салата подтвердило высокую фитотоксичность низких концентраций двух изомеров, cis- и trans-коричной кислот, их воздействие на формирование клеточной стенки и деление протопластов тест-культуры [Shirashi, 2021]. Таким образом, культура растительных клеток в качестве источника действующего вещества может быть более производительной, контролируемой и рентабельной. Очищенные препараты коричной кислоты Spiraea thunbergii также исследовали с целью выявления участков молекулы, ответственных за гербицидную активность, поскольку строение молекул и механизмы действия природных соединений являются моделями для создания их синтетических аналогов [Wang et al., 2008]. Пеларгоновая, или п-нонановая, кислота из группы жирных кислот впервые была выделена из листьев пеларгонии розовой Pelargonium roseum [Ciriminna, 2019]. Были проведены лабораторные эксперименты и анализ аналогий строения молекул сарментина и нонановой кислоты. Это позволило объяснить фитотоксичность веществ разрушением кутикулы и деструкцией билипидных слоев клеточных мембран [Lebesque et al., 2019]. Видимые признаки поражения тканей растений нонановой кислотой проявляются уже через 30 минут после обработки, а побурение листьев наступает через несколько часов. Исходное вещество в полевых испытаниях было эффективным только при многократных обработках концентрированными водными растворами. Синтетические препараты контактного действия на основе нонановой кислоты и ее солей оказались более эффективными и уже применяются в Европе, США под торговой маркой Finalsan Weed Free Plus для борьбы с устойчивыми к глифосату сорными видами на приусадебных хозяйствах, в агроценозах, в том числе для предуборочной дессикации.

Нередко в качестве источника действующих веществ для биорациональных гербицидов используют лекарственные растения, поскольку они содержат широкий спектр биологически активных соединений, многие из которых имеют аллелопатическую природу. В свою очередь, скрининг большого количества видов локальной флоры на аллелопатическую активность позволил обнаружить перспективные виды [Begum et al., 2019; Isin Oskan et al., 2019]. Препараты, полученные из сырья лекарственных растений, в экспериментах оказывали угнетающее действие на сорные виды. Экстракты полыни горькой *Artemisia absinthium* и ромашки аптечной *Matricaria chamomilla* снижали биомассу и темп накопления хлорофилла звездчаткой средней *Stellaria media* [Кондратьев, Ларикова, Давыдова, 2016]. Водный экстракт полыни однолетней *Artemisia annua* L. артемизин применяют для послепосевной обработки посевов сои и пшеницы, он вызывает снижение плотности некоторых сорных видов на 40–66% [Soltys et al., 2013]. Аллелопатические вещества медуницы сахарной *Pulmonaria saccharata* Mill. значительно снижали всхожесть и скорость накопления сухого веса проростками клевера лугового *Trifolium pratense* L. и овсяницы тростниковой *Festuca arundinacea* Schreb. [Chernyaeva, Viktorov, 2020].

Подводя итоги раздела, необходимо отметить, что даже неоспоримые успехи в поиске и эффективном применении новых, экологически безопасных препаратов пока не позволяют надеяться на значительное снижение доли химических гербицидов в самом ближайшем будущем. Низкий молекулярный вес большинства вторичных метаболитов, гидрофильность, наличие стереоцентров способствуют ускоренной деградации, метаболизации, трансформации веществ в окружающей среде с потерей активности и эффективности [Blum, 1995]. Химические гербициды сохраняют свои свойства в почве более длительный срок и оправдывают затраты на производство, транспортировку, внесение. Они поражают определенные метаболические мишени растений, в то время как аллелохемики часто действуют разнонаправленно, повышая риск непредсказуемости воздействия на целевые и нецелевые растения. Поскольку аллелопатические вещества нередко действуют синергически с химическими гербицидами, более вероятным сценарием в обозримом будущем видится значительное снижение уровня применения последних при использовании смесей препаратов и сочетании различных технологий борьбы с сорными видами на основе аллелопатии [Lahmod, Alsaadawi, 2014; Scognamiglio, Schneider, 2020].

С развитием органического сегмента земледелия перспективность рынка препаратов и технологий на основе аллелопатии в России будет расти [Берестецкий, 2017]. Актуальными задачами на современном этапе являются создание новых конкурентных сортов культурных растений с аллелопатическими свойствами, применение чередования в севооборотах или смешаных посевах нейтральных и аллелопатических культур, мульчирование, внесение экстрактов, создание эффективных смесей биорациональных гербицидов и химических препаратов, до того времени, пока на основе феномена аллелопататии не будут разработаны новые, более эффективные препараты и технологии. Научные исследования в этом направлении рекомендуется сконцентрировать

на поиске устойчивых в окружающей среде, нетоксичных, эффективных против высших растений в диапазоне 10^{-5} – 10^{-7} М аллелохемиков узконаправленного физиологического действия и разработке рентабельных агротехнологий с применением аллелопатических эффектов [Soltys et al., 2013].

Аллелопатия и контроль сорных видов в зеленых насаждениях

Агроценозы занимают 35% площади суши, а урбанизированные территории – до 3% [Agropages..., 2015]. Однако, без ложного преувеличения, зеленые насаждения формируют среду обитания современного человека и напрямую влияют на ее качество, в наибольшей степени – в условиях городской застройки. Городские зеленые насаждения находятся в условиях химического, температурного, водного стресса [Карписонова и др., 2017]. Конкуренция с сорными видами приводит к снижению жизненности и общей декративности насаждений, нарушает средопреобразующую функцию растений. Борьба с нежелательной растительностью в городском зеленом фонде приводит к значительным экономическим потерям, необходимости прибегать к ручной прополке в связи со спецификой структуры насаждений, высокими требованиями к содержанию объектов городского хозяйства и регламентацией применения химических гербицидов Государственным каталогом пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению в РФ, и СанПиН 1.2.2584-10. Ручная прополка, кроме того, опасна, например, развитием дерматита у работников в результате токсического поражения соком инвазивного Heracleum sosnowskyi, активно осваивающего среднерусские, в том числе городские, ландшафты. В сравнительно ограниченном объеме ландшафтного строительства внедрение органических технологий может происходить более интенсивно, чем в сельском хозяйстве, и способствовать прогрессу этого направления в целом.

Самыми проблемными участками городского благоустройства во всем мире, в том числе в России, являются придорожные полосы вдоль транспортных магистралей, тротуаров, автостоянок, суммарная площадь которых постоянно растет и составляет в отдельных городах четвертую часть от площади всех городских объектов озеленения [Еот, Yang, Weston, 2006; Тлустая, Шкурко, 2017]. Под влиянием автомобильного загрязнения присходят деградация газонных покрытий и экспансия сорных видов, развивается почвенная эрозия. Акцент на разработку альтернативных, нехимических стратегий борьбы с засорением насаждений в США и Новой Зеландии, лидирующих в данном направлении, вызвал

появление долговременных исследовательских проектов по изучению и апробации почвопокровных растений с аллелопатической активностью [Eom et al., 2005; Chin, 2012] для озеленения придорожных полос. К почвопокровным растениям традиционно относят травянистые многолетники с преимущественным вегетативным размножением, активно захватывающие и длительно удерживающие территорию с помощью подземных корневищ и надземных столонов.

Конкурентность природных видов сформировалась в процессе их эволюционного развития. Экологическая (органическая) концепция озеленения рассматривает естественную конкурентоспособность растений как ценный экономический ресурс и предполагает преимущественное использование аборигенных природных видов, или устойчивых интродуцентов [Карписонова и др., 2017]. Данные скрининга аллелопатической активности растений позволяют находить перспективные виды для дальнейшего изучения и апробации в качестве почвопокровных культур. При более подробном изучении ряд почвопокровных видов, помимо аллелопатии, характеризовался высокими индексами скорости роста и фотосинтетической продуктивности, т.е. физиологическими критериями конкурентности [Shirashi et al., 2002; Weston, 2008]. Долговременное удержание территории в большой степени обеспечивала способность к самоподдержанию за счет высокопродуктивного вегетативного размножения. Плотный полог листвы, снижающий интенсивность проникновения лучей красной части спектра, значительная надземная биомасса также способствовали эффективному угнетению сорных видов [Еот, Yang, Weston, 2006].

С. Еом с соавторами провел двухлетние полевые испытания пятнадцати видов почвопокровных растений. Полностью подавляли рост проростков сорных видов растения с аллелопатической активностью котовник Фассена Nepeta × faasenni Berg., овсяница красная Festuca rubra, чабрец ползучий Thymus serpillum L., золотарник опаленный Solidago sphacelata Raf. (низкорослая форма). Помимо аллелопатии, раннее начало вегетации и ускоренное формирование плотного полога листвы отмечены как наиболее важные характеристики почвопокровных видов, способных подавлять весенний максимум отрастания сорной растительности [Еот et al., 2005]. Таким образом, конкурентоспособность видов оценивали по комплексу значимых критериев, а не только по степени фитотоксичности. В свою очередь, рассмотрение аллелопатиии в отрыве от всего комплекса адаптивных стратегий вида не раскрывает истинные механизмы его конкурентоспособности и может привести к ложным заключениям.

Часто внимание практиков привлекают виды, показавшие в лабораторных биотестах так называемую «высокую» активность, о которой судят по 80–100-процентному ингибированию прорастания семян тест-культур. Вопрос оценки интенсивности или силы аллелопатического воздействия начиная с самых ранних исследовательских работ по аллелопатии представлялся чрезвычайно важным для сопоставления, анализа и интерпретации данных [Гродзинский, 1965; Liui, An, Wu, 2007].

А.М. Гродзинский связывал интенсивность аллелопатической активности вида с его фитоценотической стратегией и выделил по этому признаку три группы растений. К первой группе он отнес виды с высокой активностью, легко внедряющиеся в фитоценозы, но не способные в силу аутоинтоксикации долго произрастать на одном месте. Ко второй – виды с невысокой активностью, часто способные к вегетативному разрастанию, временному доминированию в ценозах, вытеснению конкурентов, если внешние условия препятствуют накоплению аллелохимикатов выше токсичного для них уровня. В третью группу были включены виды со слабой аллелопатической активностью, преимущественно доминанты и эдификаторы фитоценозов, десятки и сотни лет удерживающие свои позиции. Создаваемый ими аллелопатический фон не препятствует произрастанию адаптированных к нему видов [Гродзинский, 1965]. Принимая во внимание, что аллелохимикалии в большинстве случаев представляют собой комплекс из нескольких веществ с аддитивным, синергическим или антагонистическим взаимодействием, затрудняющим реалистичную оценку интенсивности физиологической реакции акцепторов, такая классификация представляется весьма функциональной.

В связи с возможной аутоинтоксикацией видов с сильной аллелопатией и возможной угрозой инвазии, более перспективными для озеленения представляются виды и сорта с относительно невысокой аллелопатической активностью. Стрессовые условия городской среды могут изменять аллелопатическую активность растений. Адаптация видов к факторам, ответственным за городской стресс (антропогенный химический фон, дефицит влаги, температурные аномалии, деградированные почвы) проявлялась на уровне морфологических и физиологических изменений, напрямую влияющих на конкурентность: снижались высота стеблей, площадь листьев, число рамет, темпы ростовых процессов, интенсивность фотосинтеза [Chin, 2012]. Как следствие, возможно снижение темпов образования экзометаболитов. Почвопокровный вид медуница сахарная *Pulmonaria saccharata* Mill. с относительно

невысокой аллелопатической активностью в биотестах, в насаждениях на территории г. Москва, полностью подавлял сорные виды. При сравнении аллелопатической активности особей идентичных клоновых популяций, произраставших в городе и в сельской местности, оказалось, что количество аллелохимикалий в листьях медуницы городской популяции, и соответственно аллелопатическая активность в биотестах, были ниже. Однако это не повлияло на гербицидную способность растений, т.к. порог эффективной концентрации и дозы аллелохимикалий был низким [Chernyaeva, Viktorov, 2020]. С другой стороны, одним из компенсаторных механизмов в ответ на стрессовое воздействие может быть индукция аллелопатическо потенциала как культурных, так и сорных видов [Zhiang et al., 2018; Wu et al., 2020]. Мы не обнаружили в литературе упоминаний о связи синантропности с аллелопатией, однако, по нашему мнению, это явление также может быть рассмотрено как индукция городским химическим фоном, своеобразным аналогом аллелопатического фона, фитохимических адаптаций растений.

Использование в озеленении почвопокровных видов, но при этом недостаточно эффективных в подавлении сорной растительности, в ряде случаев может сопровождаться применением гербицидов с меньшей интенсивностью, как по дозе, так и по количеству обработок. Вид-интродуцент вероника нитевидная Veronica filiformis Sm. с высокой аллелопатической активностью и устойчивостью к широкому спектру гербицидов в средней полосе России на газонах вытесняет злаки и классические сорные виды в локациях с достаточным увлажнением. В ряде европейских стран этот вид признан инвазивным [Sera, Kobes, 2016], поэтому рекомендовать его для озеленения придорожных полос в России не представляется возможным без дополнительных исследований. По аналогичной причине угрозы инвазии и резистентности к широкому спектру гербицидов интродуцированную в Новую Зеландию веронику тимьянолистную V. serpillifolia L. не рекомендовали для озеленения придорожных полос [Chin, 2012]. В России, где V. serpillifolia является аборигенным видом, он перспективен в связи с возможностью периодической обработки насаждений гербицидами.

Органические материалы для мульчирования почвы в приствольных кругах, под пологом древесных групп, в цветниках и цветочных контейнерах (щепа, кора) тестировали на аллелопатическую активность [Saha, Marble, Pearson, 2018]. Хотя растительная биомасса ряда видов деревьев, кустарников показала достаточно высокую активность, к этой идее следует отнестись с осторожностью. Большой обьем мульчи (эффективный слой составляет 10–12 см) и одномоментное высвобождение

высоких концентрации аллелохимикалий в ограниченном объеме почвы может вызвать серьезные фитохимические повреждения соседних растений, газонов. Необходимы предварительные исследования, разработка эффективных биотехнологий мульчирования с применением аллелопатического эффекта.

Для создания эффективных стратегий борьбы с сорными видами в городском озеленении необходимо всестороннее понимание влияния аллеопатически активных растений на окружающую среду (почву, соседние растения), а также влияние антропогенного фактора на состояние зеленых насаждений. В городском зеленом строительстве успех определяет комплекс мер с учетом биологии сорных видов: особенностей размножения, устойчивости к различным факторам среды, в том числе конкурентности по отношению к почвопокровным видам.

Контроль инвазий и инвазибельность сообществ

В нашем обзоре мы сделали акцент на практических методах контроля, разработанных к настоящему времени, поскольку аллелопатии отводится важная роль как в возникновении инвазий, так и в борьбе с ними. В мета-анализе 2020 г. данных исследований аллелопатии отмечено, что экзометаболиты чужеродных, в том числе инвазивных видов, подавляли физиологические процессы у аборигенных видов чаще и сильнее, чем другие аборигенные виды с аллелопатической активностью [Zhang et al., 2020].

Несмотря на предпринимаемые усилия в борьбе с инвазиями, многие подходы оказались неэффективными [Sera, Kobes, 2016]. Механическое уничтожение требует огромных трудовых затрат, химический контроль является дорогостоящим и может привести к загрязнению окружающей среды, и поэтому разработке экологических методов контроля уделяется большое внимание [Виноградова, Майоров, Хорун, 2009].

Предотвращать инвазии и минимизировать экологический ущерб в ряде исследований предполагается с помощью устойчивых аборигенных видов, или видов с аллелопатической активностью, к которой чувствительны инвазионные виды [Cheng, Peng, 2017]. Получены данные, что после контакта с видом-пришельцем некоторые местные виды вырабатывали адаптации к фитохимическим веществам интродуцента и в биотестах демонстрировали большую устойчивость к его аллелохимическому воздействию, чем особи, никогда не контактировавшие с ним. В дальнейшем вид, способный к такой адаптивной реакции, может быть эффективным экологическим «оружием» для сдерживания растительной экспансии. Проект подавления распространения

инвазивного вида предполагает ускоренное размножение особей, получивших фитохимический «иммунитет» против инвайдеров и последующую реинтродукцию их потомства в фитоценоз. Потомство таких растений, по сообщениям [Callaway et al., 2005], также обладало большей резистентностью к влиянию инвазивного вида. Со временем в атакованном пришельцами сообществе могут преобладать особи, не чувствительные к аллелохимикалиям захватчика и способные эффективно конкурировать с ним.

Существенному прогрессу в разработке методов контроля инвазий способствовало накопление данных об аллелопатических свойствах аборигенных видов, в том числе доминант и эдификаторов сообществ. Фитоценотическая функция «слабой» аллелопатии реализуется в условиях биологического разнообразия в ценозах, при участии почвенной биоты. Аллелопатию такого типа называют косвенной. Экзометаболиты в составе смывов с листьев, корневых экссудатов, опада, подстилки преобразуются почвенными микроорганизмами, разлагаются под влиянием света, температуры, кислорода, а также вступают в реакции с органическими соединениями почвы [Blum, 1995]. Косвенная аллелопатия обычно проявляется как слабое угнетение или небольшая стимуляция ростовых процессов, обычно не превышающих 5–15%. А.М. Гродзинский отмечал, что слабую аллелопатию лесной подстилки, корневых выделений растений нельзя недооценивать в связи с ее фитоценотическим масштабом и длительностью воздействия [Гродзинский, 1965, с. 110].

В практике борьбы с сорными, в том числе инвазивными видами большую роль сыграла гипотеза Ч. Элтон меньшей инвазибельности полночленных многовидовых сообществ с устойчивыми межвидовыми взаимодействиями [Elton, 1958]. Ряд научных работ в целом подтвердили ее при условии полидоминантности фитоценозов [Виноградова, Майоров, Хорун, 2009]. Гипотеза послужила отправной точкой для разработки проектов искусственных растительных сообществ или «растительного матрикса» с относительно высоким видовым разнообразием, контролируемой структурой, акцентированной естественной декоративностью для применения в инновационном городском озеленении и восстановлении растительного покрова при рекультивации промзон, нарушенных территорий.

Термин «матрикс» был предложен английским ботаником, многолетним главой отдела физиологии растений Королевского ботанического сада в Кью (Великобритания) Петером Томпсоном в 2007 г. для обозначения надземной и подземной частей растительного сообщества,

основанного на конкурентных отношениях между различными слагающими его видами [Thompson, 2007]. В отечественной литературе близким, но не идентичным, является понятие комплексного фитогенного поля, введенное в 1965 году А.А. Урановым [Черняева, Викторов, 2016]. Несмотря на то, что в популярных практических руководствах новая концепция изложена «вне научной проблематики и терминологии», при ее разработке учтены основные положения фитоценологии и экологии растений, в том числе аллелопатические взаимодействия.

П. Томпсон предложил в качестве образцов искусственные сообщества, построенные на моделях многоярусных лесов Новой Зеландии, лесных фитоценозов северного полушария, сообществ степей, полупустынь, лугов и прерий. В ландшафтных композициях такого типа в качестве доминант и эдификаторов высаживают аборигенные деревья, кустарники, злаки со слабой аллелопатической активностью. Под пологом эдификаторов, в созданной ими конкурентной, в том числе аллелопатической среде, размещают тщательно подобранные виды ассектаторов (аборигенных и интродуцированных видов). Выбор видов учитывает экологические условия локации, поскольку сила функциональных связей между видами детерминирована большим количеством внешних факторов. Матрикс представлял собой комбинацию около десятка или более видов различных экоценотических групп и экологических стратегий, образующих непрерывное общее фитогенное поле. Кустарники, многолетники, почвопокровные виды, злаки, многолетники распределяют по площади насаждения, имитируя способы их естественного распространения, т.е. одиночно, небольшими группами, пятнами, массивами. В некоторых крупномасштабных насаждениях проектировали «сукцессионные» процессы – постепенное вытеснение одних видов многолетних трав другими.

В конкурентном поле эдификаторов у видов-ассектаторов синхронизируется фенология, замедляются темпы роста и онтогенеза. По мере разрастания растений увеличиваются объемы опада, корневых экссудатов, смывов, активизировалась почвенная биота. Эти процессы обеспечивают поддержание аллелопатического фона искусственного сообщества в состоянии устойчивого динамического баланса. Слабая аллелопатия может иметь избирательный видоспецифичный характер, активизируя адаптивную селекцию видов в фитогенном поле эдификатора [Черняева, Викторов, 2014]. На фоне преобладающего прессинга корневой конкуренции аллелохимикалии выполняют сигнальную функцию, объединяют функциональные компоненты фитоценоза, мобилизуют

его защитные механизмы против вселения сорных, нежелательных и инвазивных видов. С помощью системы агротехнического контроля можно повысить резистентность искусственных растительных конструкций к вселению нежелательных видов, например, моделируя почвенные условия или устанавливая запрет на уборку листового опада.

Ряд научных исследований в этом направлении раскрывает механизмы формирования защитного аллелопатического барьера в естественных сообществах. В лесах Южного Китая обнаружили накопление лесной подстилкой и почвой абсцизовой кислоты, выщелачиваемой осадками из листьев доминантных древесных видов [Liu, Chen, Peng, 2015]. Экстракты оказывали слабое ингибирующее действие на аборигенные виды и значительно угнетали ростовые процессы инвазивных видов. Принимая во внимание быструю деградацию абсцизовой кислоты под влиянием температуры, света, почвенных микроорганизмов, был сделан вывод о потенциальной роли динамического баланса абсцизовой кислоты почвы и подстилки в устойчивости лесных сообществ к вселению пришельцев. В том же направлении выполнена работа российских исследователей по сравнительному анализу аллелопатической активности лесной подстилки, почвы, смывов с листьев видов-эдификаторов в реликтовых сообществах и искусственных лесонасаждениях Южного Урала, в которой обнаружена более высокая активность образцов из реликтовых лесов [Левченко, Гетманец, Викторов, 2020].

Следует различать ландшафтные композиции, визуально имитирующие естественную растительность, и искусственные фитоценозы с предполагаемой функциональной структурой. Как и все подобные инновации, концепция растительного матрикса требует научной проверки. В этом смысле практическое применение концептуальных посадок в озеленении является масштабным долговременным экспериментом.

В связи с необходимостью научного обоснования, реализацию крупных флагманских проектов доверили специалистам с профильной подготовкой по фитоценологии и экологии растений, например, английскому дизайнеру Дану Пирсону (Dan Pearson). В 1999–2001 гг. им были созданы крупный ландшафтный парк «Tokachi Millenium Forest» (о. Хоккайдо, Япония), инновационное озеленение набережных, бульваров, площадей, территорий при общественных зданиях Лондона в 2011–2019 гг.²

 $^{^{2}}$ Butter S. Planting for future: Dan Pearson designing London's Garden Bridge. $\it Evening Standart. 6.12.2013.$

[Butter, 2013; Pearson, Shintani, 2021]. В настоящее время ландшафтную концепцию, основанную на конкуренции и аллелопатии, популяризируют при поддержке экологов, СМИ, природохранных организаций, поскольку она превносит в ландшафтное строительство принципы органического земледелия — снижение химического загрязнения, экономию ресурсов, сохранение биоразнообразия.

Таким образом, экологический контроль инвазий предполагает восстановление или моделирование естественных защитных механизмов фитоценозов. Для манипулирования индуцированным фитохимическим иммунитетом аборигенных видов и мониторинга процессов, влияющих на формирование защитных свойств ценозов, необходимы дальнейшие исследования по поиску, выделению, идентификации аллелохимикалиев аборигенных и интродуцированных видов, путей их экскреции, преобразования в окружающей среде, накопления в почве и подстилке, раскрытию физиологических механизмов их действия.

Заключение

В настоящее время количество зарегистрированных и успешно коммерциализированных биорациональных гербицидов в мире исчисляется единицами, новые сорта зерновых культур с аллелопатической активностью находятся в стадии разработки.

Несмотря на значительную детерминированность аллелопатических эффектов от внешних и внутренних факторов, примеры успешной реализации практических разработок вселяют надежду на устойчивый прогресс в развитии этого направления науки. В нашей стране ведутся научные исследования в этой области. В сотрудничестве с зарубежными ландшафтными архитекторами и под научным руководством специалистов Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН и Ботанического сада МГУ им. М.В. Ломоносова, выполнено растительное оформление инновационного парка Зарядье. В Институте биологии и химии МПГУ автором статьи разработана программа дисциплины «Экологические основы ландшафтного дизайна», которая реализуется на постоянной основе с 2009 г. по настоящее время; бакалавры и магистры выполняют выпускные квалифиционные работы по этой тематике.

Подводя итоги обзора литературы, нужно отметить возрастающую востребованность безопасных для окружающей среды способов контроля нежелательных видов на фоне общего тренда на экологизацию сельскохозяйственного производства, ландшафтного строительства и методов охраны биоразнообразия.

Библиографический список / References

Берестецкий А.О. Перспективы разработки биологических и биорациональных гербицидов // Вестник защиты растений. 2017. Вып. 1 (91). С. 5–12. [Beresteczkij A.O. Prospects for the development of biological and biorational herbicides. *Plant Protection News.* 2017. No. 1 (91). Pp. 5–12. (In Rus.)]

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М., 2009. [Vinogradova Yu.K., Majorov S.R., Xorun L.V. Chernaya kniga flory Sredney Rossii (Chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii) [The Black Book of the flora of Central Russia (Alien plant species in the ecosystems of Central Russia)]. Moscow, 2009.]

Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, 1965. [Grodzinskij A.M. Allelopatiya v zhizni rasteniy i ikh soobshchestv [Allelopathy in the life of plants and their communities]. Kyiv, 1965.]

Кондратенко В.И., Воеводин А.В. О резистентности сорных растений к гербицидам // Сельскохозяйственная биология. 1987. № 5. С. 64. [Kondratenko V.I., Voevodin A.V. On the resistance of weeds to herbicides. *Selskokhozyaystvennaya biologiya*. 1987. No. 5. P. 64. (In Rus.)]

Кондратьев, М.Н., Ларикова А.Н., Давыдова А.Н. Потенциальные биогербицидные свойства некоторых лекарственных растений // Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. 2016. № 6. С. 62–66. [Kondratyev M.N., Larikova A.N., Davydova A.N. Potential bio-herbicidal properties of some medicinal plants. *Problems of Biological, Medical and Pharmaceutical Chemistry*. 2016. No. 6. Pp. 62–66. (In Rus.)]

Кондратьев М.Н., Демина О.С., Ларикова Ю.С. Эффект корневых выделений культурных растений на рост сорных видов. Требования к методике проводимых экспериментов // Научная жизнь. 2017. № 9. С. 14–21. [Kondratyev M.N., Demina O.S., Larikova Yu.S. The effect of root secretions of cultivated plants on the growth of weed species. Requirements for the methodology of conducted experiments. *Nauchnaya zhizn*. 2017. No. 9. Pp. 14–21. (In Rus.)]

Кошкин Е.И. К проблеме конкуренции культурных и сорных растений в агорофитоценозе // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2016. Вып. 4. С. 53–65. [Koshkin E.I. On the problem of competition of cultivated and weed plants in agrophytocenosis. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy (TAA)*. 2016. No. 4. Pp. 53–65. (In Rus.)]

Крупнозерный сорт пырея сизого (*Thynopypum intermedium*) Сова как альтернатива многолетней пшенице / Шаманин В.П., Моргунов А.И., Айдаров А.Н. и др. // Сельскохозяйственная биология. 2021. Т. 56. № 3. С. 450–464. DOI: 10.15389/agrobiology.2021.3.450rus [Shamanin V.P., Morgunov A.I., Ajdarov A.N. et al. Coarse-grained variety of gray wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) Sova as an alternative to perennial wheat. *Agricultural Biology*. 2021. Vol. 56. No. 3. Pp. 450–464. (In Rus.) DOI: 10.15389/agrobiology.2021.3.450rus]

Левченко П.В., Гетманец И.А., Викторов В.П. Аллелопатический эффект на прорастание семян *Linum sativa* L. вытяжек листового опада из естественных

и искусственных сообществ некоторых широколиственных пород // Ученые записки Челябинского отделения Русского ботанического общества: Сб. ст. Челябинск, 2020. С. 29–34. [Levchenko P.V., Getmanecz I.A., Viktorov V.P. Allelopathic effect on germination of *Linum sativa* L. seeds extracts of leaf litter from natural and artificial communities of some broad-leaved species. *Uchenye zapiski Chelyabinskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshhestva*. Chelyabinsk, 2020. Pp. 29–34. (In Rus.)]

Тлустая С.Е., Шкурко О.А. Принципы озеленения транспортных площадей города Владивостока // international Scientific Review. 2017. С. 109–112. [Tlustaya S.E., Shkurko O.A. Principles of landscaping of transport areas of Vladivostok. *International Scientific Review*. 2017. Pp. 109–112. (In Rus.)]

Черняева Е.В., Викторов В.П. Влияние фитогенных полей *Cornus alba* L. и *Physocarpus opulifolius* (L.) Махіт. на состояние напочвенного покрова // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2014. Т. 19. № 5. С. 1618–1621. [Chernyaeva E.V., Viktorov V.P. Influence of phytogenic fields of *Cornus alba* L. and *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. on the characteristics of ground cover. *Tambov University Review. Series: Natural and Technical Sciences*. 2014. Vol. 19. No. 5. Pp. 1618–1621. (In Rus.)]

Черняева Е.В, Викторов В.П. История и современное состояние изучения фитогенных полей // Социально-экологические технологии. 2016. № 1. С. 69–103. [Chernyaeva E.V, Viktorov V.P. History and current state of the study of phytogenic fields. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2016. No. 1. Pp. 69–103. (In Rus.)]

Экологическое обоснование отбора декоративных многолетников для городского озеленения / Карписонова Р.А., Бондорина И.А., Кабанов А.В. и др. // Hortus botanicus. 2017. № 12. С. 356–360. [Karpisonova R.A., Bondorina I.A., Kabanov A.V. et al. Ecological justification of selection of ornamental perennials for urban landscaping. *Hortus botanicus*. 2017. No. 12. Pp. 356–360. (In Rus.)]

Alsaadaw S., Al-Ekelle M.C.S., Al-Hamzawii M.K. Differential allelopathic potential of grain sorghum genotypes to weeds. *Allelopathy Journal*. 2017. Vol. 19. No. 1. Pp. 153–159.

Ashraf M., Iqbal Z. Allelopathic effects of sorghum herbage mulch and sorghum herbage water extract on weeds suppression and grain yield of wheat. *Sarhad Journal of Agriculture*. 2006. Vol. 22. Pp. 667–672.

Begum K., Shammi M., Hasan N. et al. Potential allelopathic candidates for land use and possible sustainable weed management in South Asian ecosystem. *Sustainability*. 2019. Vol. 11 (9). P. 2649. DOI: 10.3390/su11092649

Bertholdsson N.-O. Variation in allelopathic activity over 100 years of barley selection and breeding. *Weed Research*. 2007. Vol. 44. Pp. 78–86.

Blum U. The value of model plant-microbe-soil system for understanding processes assotiated with allelopathyc interaction between plants. *Allelopathy*. 1995. Pp. 127–131. DOI: 10.1021/BK-1995-0582.CH009

Bouhaouel I. Allelopathic and autotoxicity effects of barley (Hordeum vulgare ssp. vulgare) root exudates. *BioControl*. 2015. Vol. 60. Pp. 425–436.

Callaway R., Ridenour W. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Ecol. Environ.* 2004. Vol. 2 (8). Pp. 436–443. DOI: 10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2

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

Ciriminna R., Fidalgo A., Ilhario L.M., Pagliaro M. Herbicides based on pelargonic acid: Herbicides of the bioeconomy. *Biofuels Bioproducts and Biorefining*. 2019. Vol. 13 (1). Pp. 1476–1482. DOI: 10.1002/bbb.2046

Chen B-M., Liao H., Chen W-B. Role of allelopathy in plant invasion and control of invasive plants. *Allelopathy Journal*. 2017. Vol. 41 (2). Pp. 155–166.

Chernyaeva E.V., Viktorov V.P. New bioassay method to study allelopathic activity of sugar langwort *Pulmonaria saccharata* Mill. *Allelopathy Journal*. 2020. No. 51 (1). Pp. 93–112. DOI: 10.26651/allelo.j/2020-51-1-1293

Chin L.F. Ground cover plants for weed control in amenity horticulture. PhD thesis. Massey University, New Zeland. 2012.

Cummings J.A., Parker I.M., Gilbert G.S. Allelopathy: A tool for weed management in forest restoration. *Plant Ecology*. 2012. Vol. 213. Pp. 1975–1989.

Da Salva E.R., Overbeck G.E., Soares G.L.G. Something old, something new in allelopathy review: What grassland ecosystem tell us. *Chemoecology*. 2017. Vol. 27. Pp. 217–231. DOI: 10.1007/s00049-017-0249-x

Dilday R.H, Lin J., Yan W. Identification of allelopathy in the USDA-ARS rice germplasm collection. *Australian Journal Experimental Agriculture*. 1994. Vol. 34. Pp. 907–910.

Eom S., Yang H.S., Weston L.A. An evaluation of the allelopathic potential of selected perennial groundcovers: Foliar volatiles of catmint (*Nepeta* × *faassenii*) inhibit seedling growth. *Journal of Chemical Ecology*. 2006. Vol. 32 (8). Pp. 1835–1848. DOI: 10.1007/s10886-006-9112-1

Eom S., Senesac A.F., Tsontakis-Bradley L., Weston L.A. Evaluation of herbaceous perennials as weed suppressive groundcovers for use along roadsides or in landscapes. *Journal Environment Horticulture*. 2005. Vol. 23. Pp. 198–203.

Faroog M., Bajwa A., Alam S., Cheema Z.A. Application of allelopathy in crop production. *Int. J. of Agr. and Biol.* 2013. Vol. 15 (6). Pp. 1367–1378.

Fang C-X., Yang L., Chen W. et al. OsMYB57 transcriptionally regulates OsMAPK11 to interact with OsPAL2;3 and modulate rice allelopathy. *Journal of Experimental Botany*. 2019. Vol. 71 (6). Pp. 2127–2142. DOI: 10:10.1093/jxb/erz540

Fernandez C., Monnier Y., Santonja M. et al. The impact of competition and allelopathy on the trade-off between plant defense and growth in two contrasting plant species. *Front Plant Sci.* 2016. Vol. 7. Pp. 594.

Fujii Y. Toxic chemicals from invasive alien plants. *Plant Toxins*. 2017. Vol. 17. Pp. 25–36. DOI: 10.1007/978-94-007-6464-4

Fuller M.G., Saha S., Stelly D.M. et al. Assesing the weed-supressing potential of cotton chromosome substitution lines using the stair-step assay. *Plants.* 2021. Vol. 10 (11). P. 2450. DOI: 10.3390/plants10112450

Gavazzi C., Shulz A., Marocco A., Tabaglio V. Sustainable weed control by allelochemicals from rye cover crops: From the greenhouse to field evidence. *Allelopathy Journal*. 2010. Vol. 25 (1). Pp. 259–273.

Gebrehivot H., Aune J., Eklo O. et al. Allelopathic potential of teff varieties and effect on weed growth. *Agronomy*. 2020. Vol. 10 (6). P. 854. DOI: 10.3390/agronomy10060854

Georgiou A., Sieber S., Hsiao C-C. et al. Leaf nodule endosymbiotic *Burkholderia* confer tardgeted allelopathy to their *Psychotria* hosts. *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. P. 22465. DOI: 10.1038/s41598-021-01867-2

He H.B., Wang H.B., Fang C.X. et al. Separation of Allelopathy from resource competition using rice/barnyardgrass mixed-cultures. *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7 (5). e37201. DOI: 10.1371/journal.pone.0037201

Hiradate S., Morita S., Sugie H. et al. Phytotoxic cis-cinnamoyl glucosides from *Spiraea thunbergia*. *Phytochemistry*. 2004. Vol. 65. Pp. 731–739. DOI: 10.1016/j. phytochem.2004.01.010

Holmgren M., Scheffer M., Huston M.A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*. 1997. Vol. 78. Pp. 1966–1975. DOI: 10.1890/0012-9858(1997)078

Inderjit, del Moral R. Is separating resource competition from allelopathy realistic? *Bot. Rev.* 1997. Vol. 63. Pp. 221–230.

Isin Ozkan T.G., Urusak E.A., Appiah K.S., Fujii Y. First broad screening of allelopathic potential of wild and cultivated plants in Turkey. *Plants*. 2019. Vol. 8. Pp. 1–12. DOI: 10.3390/plants8120532

Jabran K. Rye allelopathy for weed control. *Manipulation of allelopathic crops for weed control*. Springer Int. Pub. AG, 2017. Pp. 49–56. DOI: 10.1007/978-3-319-53186-1_6

Kato-Noguchi H., Ota K., Ino T. Release of momilactone A and B from rice plants into the rhizosphere and its bioactivities. *Allelopathy Journal*. 2008. Vol. 22 (2). Pp. 321–328.

Kalisz S., Kilvin S., Bialic-Murphy L. Allelopathy is pervasive in invasive plants. *Biol. Invas.* 2021. Vol. 23. Pp. 367–371. DOI: 10.1007/s10530-020-02383-6

Liu C., Bu Z-J., Mallik A.U. et al. Resource competition and allelopathy in two peat mosses: Implication for niche differentiation. *Plant and Soil.* 2020. Vol. 446. Pp. 229–242. DOI: 10.1007/s11104-019-04350-0

Liu J-G., Chen B-M., Peng S-L. Abscisic acid contributes to the invasion resistance of native forest community. *Allelopathy Journal*. 2015. Vol. 36 (2). Pp. 247–256.

Lebesque S., Lins L., Dayan F., Fauconnier M-L. Interaction between natural herbicides and lipid bilayers mimicking the plant plasma membrane. *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. Pp. 1–11. DOI: 10.3389/fpls.2019.00329

Lemes C.F.C., Scheffer-Bosso B., Deuner C., Bergham S. Analysis of genotypic variability in Avena spp. Regarding allelopathic potenciality. *Planta Daninha*. 2019. Vol. 37. e019191107. DOI: 10.1590/s0100-83582019370100100

Lahmod N.R., Alsaadawi I.S. Weed control in wheat using sorghum residues and less herbicide. *Allelopathy Journal*. 2014. Vol. 34. Pp. 277–286.

Liui D.L., An M., Wu H. Implementation of WESIA: Whole-range evaluation of the strength of inhibition in allelopathic-bioassay. Allelopathy Journal. 2007. Vol. 19 (1). Pp. 203–213.

Marrone P.G. The role of industrial biotechnology in sustainable agriculture. Industrial Biotechnology. 2020. Vol. 16 (4). Pp. 211-212. DOI: 10.1089/ ind.2020.29221.pma

Matos F.S., Furtado B.N., dos Santos M.R. et al. Biorational agriculture: Herbicidal activity of sorghum extract in control of Cyperus rotundus L. Magistra. 2021. Vol. 31. Pp. 675-682.

Molisch H. Der Einfluss einer Pflanze auf die andere Allelopathie. Jena, 1937.

Nagabushana G.G., Worsham A.D., Yenish J.P. Allelopathic cover crops to reduce herbicide use in sustainable agricultural systems. Allelopathy Journal. 2001. Vol. 8 (2). Pp. 133-146.

Nicol D., Copaja S.V., Wratten S.D., Niemeyer H.M. A screening of world wide wheat cultivars for hydroxamic acid levels and aphid antixenosis. Annals of Applied Biology. 1992. Vol. 121. Pp. 11–18.

Narwal S.S. Allelopathy in ecological sustainable organic agriculture. *Allelopathy* Journal. 2010. Vol. 25 (1). Pp. 51-72.

Nilsson M. Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. *Oecologia*. 2004. Vol. 98. Pp. 1–7.

Olofsdotter M. Rice – a step toward use of allelopathy. *Agronomy Journal*. 2001. Vol. 93. Pp. 3-8.

Pandey S.N., Rao P.B. Allelopathic effects of weed species extracts on some physiological parameters of wheat varieties. Indian Journal of Plant Physiology. 2010. Vol. 15. Pp. 310-318.

Pearson D., Shintani M. Tokachi Millenium forest. Shimizu, 2021.

Quasem J.R. A new technology separating allelopathy from competition in pot experiments. Int. J. of Agr. Sci. and Food Tec. 2017. Vol. 3 (1). Pp. 19–25.

Reigosa M.J., Gonsalez L., Sanches-Moreiras A. et al. Comparison of physiological effects of allelochemicals and commercial herbicides. Allelopathy Journal. 2001. Vol. 8 (2). Pp. 211–220.

Saha D., Marble S.C., Pearson B.J. Allelopathic effect of common landscape and nursery mulch materials on weed control. Front. Plant Sci. 2018. DOI: 10.3380/ fpls.2018.00733

Sera B., Kobes M. How the management may affect dispersal of slender speedwell (Veronica filiformis Smith) in meadows and pastures. Acta Environmentalica Universitatis Comenianae. 2016. Vol. 24. Pp. 32–40. DOI: 10.1515/aeuc-2016-0010

Shrestha S., Sharma G., Burgos N.R., T-H Tseng. Competetive ability of weedy rice: Toward breeding weed-supressive rice cultivars. Journal of Crop Improvement. 2020. Vol. 34. Pp. 455–469. DOI: 10.21162/PAKJAS/18.5059

Singh A.K., Kumar R., Parthore N. et al. Allelopathy: It's interface in tree-crop assotiation. Hort Flora Research Spectrum. 2012. Vol. 1 (2). Pp. 97–102.

Scognamiglio M., Schneider B. Identification of potential allelochemicals from donor plants and their synergistic effects on the metabolom of Aegilops geniculate. Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 1. Art. 1046. DOI: 10.3389/fpls.2020.101046

Shekoofa A., Saphikhan S., Raper T.B., Butler S. Allelopathic impacts of cover species and timing on cotton germination and seedlings growth. *Agronomy*. 2020. Vol. 10 (5). No. 638. Pp. 1–9. DOI: 10.3390/agronomy 10050638

Shirashi S., Watanabe I., Kuno K., Fujii Y. Allelopathic activity of leaching from dry leaves and exudates from roots of groundcover plants assayed on agar. *Weed Biol. Manage*. 2002. Vol. 2. Pp. 133–142. DOI: 10.1046/j.1445-6664.2002.00063.x

Soltys D., Krasaska U., Bogatek R., Gniasdovska A. Allelochemicals as bioherbicides – present and perspectives. *Herbicides – current research and case studies in use.* 2013. Vol. 20. A. Price, J.A. Kelton (eds.). Pp. 517–542. DOI: 10.5772/56185

Suzuki S., Kimura M., Yasuda R. et al. Strong allelopathic activities of leaves and cultured cells of *Spiraea thunbergia* assayed by the protoplast co-culture method with digital image analysis: Evaluation of *cis*- and *trans*-cinnamic acid as allelochemicals. *American Journal of Plant Sciences*. 2021. Vol. 12. Pp. 1673–1690. DOI: 10.4236/ajps.2021.1211117

Thompson P. A self-sustaining garden: A gardener's guide to matrix planting. Timber Press, 2007.

Urbano B., Gonzalez A.F., Ballesteros A. Allelopathic potential of cover crops to control weeds in barley. *Allelopathy Journal*. 2006. Vol. 17 (1). Pp. 63–64.

Webber III C.L., Shrefler J.W., Brandenberger L.P. Organic weed control. *Herbicides: Environmental Impact Studies and Management Approach.* 2012. Pp. 185–198. DOI: 10.5772/32539

Wu R., Wu B., Cheng H. et al. Drough enchanced the allelopathy of goldenrod on the seed germination and seedling growth perfomance of lettuce. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2020. Vol. 30 (1). Pp. 423–432. DOI: 10.15244/pjoes/122691

Weston L.A., Eom S.H. Utilization of stress tolerant, weed suppressive groundcovers for low maintenance landscape settings. *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. R.S. Zeng, A.U. Mallik, S.M. Luo (eds.). New York, 2008. DOI: 10.1007/978-0-387-77337-7_18

Wu H.W., Haig T., Pratley J. et al. Allelochemicals in wheat (*Triticum aestivum* L.): Production and exudation of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one. *Journal of Chemical Ecology*. 2001. Vol. 27. Pp. 1691–1700.

Wang H.Q., Wu Z.B., Zhang S.H. et al. Relationship between the allelopathic activity and molecular structure of hydroxyl derivatives of benzoic acid and their effects on cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Allelopathy Journal*. 2008. Vol. 22 (1). Pp. 205–212.

Zhang Q., Li L., Li J. et al. Increasing rice allelopathy by induction of barnyard grass (*Echinochloa crus-galli*) root exudates. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2018. Vol. 37. Pp. 745–754. DOI: 10.1007/s00344-017-9770-y

Zhang Z., Liu Y., Weber E. et al. Effect of allelopathy on plant performance: A meta-analysis. *Ecol. Let.* 2020. Vol. 24 (2). Pp. 348–362. DOI: 10.1101/2020.05.14.095190

Статья поступила в редакцию 15.12.2021, принята к публикации 10.02.2022 The article was received on 15.12.2021, accepted for publication 10.02.2022

Сведения об авторах / About the authors

Черняева Екатерина Вадимовна – кандидат биологических наук; доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет,

Ekaterina V. Chernyaeva – PhD in Biology; Associate Professor at the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russian Federation

ORCID: https://orcid.org/0000-0002-2998-9751

E-mail: ev.chernyaeva@mpgu.su

Викторов Владимир Павлович – доктор биологических наук, профессор; заведующий кафедрой ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Vladimir P. Viktorov – Dr. Biol. Hab.; Head at the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russian Federation

ORCID: https://orcid.org/0000-0002-4100-6578

E-mail: vpviktorov@mail.ru

Заявленный вклад авторов

Е.В. Черняева – анализ данных, написание текста статьи

В.П. Викторов – редактирование текста статьи

Contribution of the authors

E.V. Chernyaeva – data analysis, writing the text of the article

V.P. Viktorov – editing the text of the article

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи All authors have read and approved the final manuscript