

Сумський державний педагогічний університет імені А. С. Макаренка

Природничо-географічний факультет

Кафедра біології та методики навчання біології

Москаленко М. П.

## **АЛЕЛОПАТІЯ**

Навчальний посібник

Суми – 2022

УДК: 58.072

Друкується згідно з рішенням вченої ради Сумського державного педагогічного університету імені А.С. Макаренка  
(протокол № 10 від 27 червня 2022 р.)

***Рецензенти:***

В.Г.Скляр, доктор біологічних наук, завідувач кафедри ботаніки та екології  
Сумського національного аграрного університету  
С.М. Панченко, доктор біологічних наук, доцент, начальник  
науково-дослідного відділу Гетьманського НПП

***Укладач:***

кандидат біологічних наук,  
М. П. Москаленко, доцент кафедри біології та методики навчання біології  
Сумського державного педагогічного університету  
імені А.С. Макаренка

**Алелопатія. Навчальний посібник розрахований для студентів закладів вищої освіти спеціальності 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) та 091 Біологія / укладач М. П. Москаленко. Суми: СумДПУ імені А. С. Макаренка, 2022. 130 с.**

Навчальний посібник складено у відповідності з програмою курсу алелопатії за спеціальністю 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) та 091 Біологія.

Москаленко М.П.  
СумДПУ імені А.С. Макаренка, 2022

## Передмова

Навчальний посібник з алелопатії пропонуються студентам спеціальності 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) та 091 «Біологія». Мета даного посібника: допомогти студентам оволодіти знаннями з алелопатії та навичками з виконання та оформлення експериментальних досліджень відповідної тематики. Викладений в посібнику матеріал включає необхідні розділи теоретичного курсу «Алелопатія», що відповідають програмі з даної навчальної дисципліни та має свою внутрішню логіку. Розглянуто місце алелопатії в системі біологічних наук, що вивчають фізіологічно активні речовини. Наголошено, що алелопатія належить до хімічного механізму саморегуляції фітоценозу та відіграє одну з ключових ролей у формуванні його видового складу та динамічних сукцесійних змінах. Підкреслено, що центральним питанням алелопатії є дослідження наявності, концентрації та хімічного складу колінів на всіх етапах кругообігу. Тому провідну роль в алелопатичних дослідженнях повинні відіграти методи ідентифікації та вивчення колінів. Відповідно логічним виглядає розділ посібника, який детально знайомить з методами досліджень хімічної взаємодії рослин як в польових, так і лабораторних умовах. В посібнику представлений аналіз відомих рослинних виділень з точки зору їх хімічної природи та біологічної дії. Даний розділ проілюстрований структурними формулами ідентифікованих органічних сполук. Схематично представлені основні способи синтезу різних груп алелопатично активних речовин. Надано відомості з видільних можливостей різних вегетативних і генеративних органів вищих рослин. В одному з розділів проаналізовано поняття алелопатична активність та алелопатична толерантність рослин. Наприкінці представлено результати досліджень автора в якості прикладу застосування основних методик експериментів з визначення алелопатичної активності рослин.

## ВСТУП

Алелопатія є взаємним впливом рослин на основі виділення ними хімічних речовин під час своєї життєдіяльності або посмертному розкладанні їх решток за участі мікроорганізмів. Фізіологічно активні речовини, завдяки яким реалізується явище алелопатії отримали назву «коліни».

Явище алелопатії фактично є одним з різновидів більш широкого поняття «антибіоз». Останнє в широкому сенсі означає пригнічення одними організмами росту та розвитку інших. Основна мета такого впливу - забезпечення власного існування.

Антибіоз ділять на:

- аменсалізм,
- хижацтво,
- конкуренцію,
- паразитизм.

Аменсалізм - форма антибіозу, при якій один із видів, що спільно мешкають, пригнічує інший, не отримуючи від цього ні користі, ні шкоди.

Алелопатія – один із прикладів аменсалізму. Найчастіше це явище проявляється у вигляді витіснення одного виду іншим із екосистеми. Тому алелопатія визначає швидкість проходження сукцесій асортимент видів у фітоценозі. Коліни можуть проявляти свою дію у двох напрямках: в одних випадках вони зменшують різноманітність рослин, в інших навпаки, підтримують значну видову різноманітність. Останнє можливе за рахунок адаптацій рослин.

Алелопатію можна визначити форму екологічної конкуренції між рослинами у фітоценозі. Фізіологічний вплив здійснюють не лише виділення листків. Дуже активні алелопатичні властивості притаманні виділенням коренів та іншим органам. Це доведено в досліджах із тестування витяжок з окремих органів рослин. Та все ж головним шляхом хімічної взаємодії рослин є участь кореневих систем та їх виділень і результатів деструкції рослинних залишків.

Треба зазначити, що взаємовідносини рослин у природних екосистемах не завжди зводяться до інгибування ростових процесів сусідів по фітоценозу. Зафіксовані також факти стимулювання росту та розвитку інших рослин власного виду або взагалі представників інших видів. Це також стає додатковим чинником, здатним впливати на видовий склад, структуру популяцій та продуктивність фітоценозів.

Хімічні речовини, які рослини виділяють у зовнішнє середовище, отримали від різних дослідників різноманітні назви (біоліни, фітоліни, фітонциди тощо). Але останнім часом найчастіше використовується термін коліни. Треба зазначити, що всі рослинні організми у природних та штучних екосистемах одночасно синтезують фізіологічно активні сполуки та споживають їх. Тобто виступають одночасно донорами та акцепторами колінів. Головні характеристики рослин з цієї точки зору виглядають наступним чином:

- алелопатична активність - здатність синтезувати та виділяти у середовище фізіологічно активні речовини коліни;
- алелопатична толерантність - здатність витримувати (бути толерантними) вплив власних виділень (ауто толерантність) або колінів рослин інших видів.

Одні й ті ж хімічні сполуки, що виділяють рослини, по різному діють на представників сусідніх видів у фітоценозі: одні до них байдужі, інші активізують свій обмін речовин під їх впливом, треті потрапляють під ігноруючу дію цих сполук, що приводе до гальмування процесів росту та розвитку.

Поглинання водорозчинних сполук ґрунту (невеликі органічні речовини), є фактично здатністю рослин до гетеротрофного типу живлення. Очевидно ця здатність виникла внаслідок тривалої взаємодії коренів рослин з органічними речовинами ґрунту. Після поглинання алелопатичних речовин відбуваються зміни у напрямках і швидкості метаболічних процесів рослини-акцептора. Це приводе до зміни фізіологічного стану рослинних клітин.

До основних завдань під час вивчення фізіологічної дії активних колінів належить з'ясування всіх етапів перетворення даних сполук у ланцюгу етапів від донора цих речовин до акцептора. Під час цього шляху обов'язково здійснюється участь мікрофлори ґунту. Її представники беруть участь у перетворенні фізіологічно активних сполук, які синтезують корені та, відповідно, впливають на інтенсивність виділення та поглинання колінів і ступінь їх участі в метаболізмі остаточної рослини-акцепторів.

Також для характеру хімічної взаємодії між рослинами важливими є чисельні екологічні фактори, що впливають на коліни та переводять їх у більш активний чи інертний стан. Алелопатичні сполуки змінюють свою концентрацію у ґрунті при значних атмосферних опадах, або можуть бути вимиті з ґрунту. Деякі з цих сполук під дією факторів зовнішнього середовища здатні переходити у газоподібний стан у газоподібний стан і дифундувати в атмосферу, де поглинаються листками рослин.

Активність речовин, що виділяються, також визначається фізіологічним станом рослини, її віком, видом, фазою розвитку тощо. Окрім цього розрізняють прижиттєві коліни та опаду різних органів, легкокорозчинні або важкорозчинні.

До активних водорозчинних виділень відносять екsudати, які активно виділяються рослинами в середовище. В свою чергу до пасивних виділень, дифузатів відносять речовини, які переходять у ґрунтовий розчин після вимивання із органів рослин, або їх ушкодження. Хімічно активні сполуки, що потрапляють в ґрунт після відмирання цілої рослини або її окремих органів називають сапролітами.

До летких хімічно активних речовин, здатних на алелопатичну дію відносять природні виділення живих рослин та їх органів (фітонциди). Якщо такі леткі речовини виділяються з мертвих рослин, то вони називаються міазмами.

Концентрація колінів у середовищі визначає напрямок їх дії – інгибуючу чи активуючу ріст і розвиток інших видів рослин, які акцептують речовини із середовища фітоценозу.

Під час проведення сільськогосподарських робіт фактично відбувається штучна регуляція рівня органічних речовин, в тому числі і колінів, різноманітними засобами та методами землеробства. Це оранка, меліорація, спалювання органічних решток, внесенням органічних добрив або сидератів тощо.

## РОЗДІЛ 1. ДОСЛІДЖЕННЯ АЛЕЛОПАТІЇ В УКРАЇНІ

Високий рівень навантаження на агрофітоценози спонукало вчених багатьох країн до збільшення наукових розробок щодо сільськогосподарських рослин, здатних протидіяти інвазії бур'янів у посіви. В Україні основні дослідження з питання взаємодії рослин здійснювали в Центральному республіканському ботанічному саду АН УРСР (нині Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України). Головний внесок в цю роботу зробив доктор біологічних наук, професор, академік АН УРСР А.М. Гродзинського.

Явище хімічної взаємодії рослин було виявлено випадково наприкінці 50-х, років минулого сторіччя. На польовій базі Інституту ботаніки у Феофанії проводили експерименти з порівняння фізіології степових рослин у природних умовах та під час лабораторних експериментів. Одним із завдань дослідників було пророщування насіння степових трав у експериментальних умовах. Випадково було зафіксовано, що коли до чашок Петрі потрапляло насіння катрану татарського, насіння інших видів рослин не проростало. У підсумку в стінках плоду катрану було ідентифіковано сполуку, яка здійснювала інгибуючий вплив на процес проростання насіння, ріст коренів та пагонів проростків. Після встановлення цього факту було здійснено велику серію дослідів з різними видами рослин на предмет виявлення

подібних ефектів взаємного впливу насіння одних рослин на проростання інших.

В результаті проведення широких експериментальних досліджень на розроблених біотестах було зроблено висновок, що алелопатія є поширеним явищем і притаманна практично всім рослинам. Було висловлено думку, що в хімічній взаємодії вищих рослин задіяні мікроорганізми. Також встановили низку закономірностей прояву алелопатії в різних фітоценозах. На сьогодні алелопатія є науковою дисципліною, що описує закономірності взаємодії рослин в різних екосистемах через кругообіг біологічно активних речовин.

Результатом першого етапу досліджень А.М. Гродзинського та його колег стала монографія «Алелопатія в житті растений и их сообществ», опублікована у 1965 році. На цю роботу у свій час посилались провідні вчені світу, зокрема професор Е.Райс з США, який визнав пріоритет А.М. Гродзинського в галузі хімічної взаємодії рослин.

Перша стаття українських вчених на цю тематику була опублікована у 1960 році. А.М. Гродзинський був переконаний, що алелопатично активних рослин є набагато більше, ніж було встановлено на той час. Під його керівництвом було перевірено сотні рослин з метою виявлення сполук інгібіторів у насінні. Об'єктами перевірки стало в основному насіння та інші органи рослин, а також рослинний опад, ґрунт з під рослин, леткі виділення тощо. Алелопатія - поширений у природі процес, притаманний багатьом рослинам і, за певних умов, коли речовини-інгібітори не руйнуються та нагромаджуються у ґрунті, кожна рослина здатна хімічно діяти на своїх сусідів і на саму себе.

З часом учні академіка А.М. Гродзинського створили його школу вчених із хімічної взаємодії рослин. Т.М. Філіпович довела, що кореневі виділення дуже впливають на процес надходження речовин до рослини, тому рослина, яка опиняється у оточенні чужих коренів живиться зовсім не так, як у власному одно видовому посіві. Н.І. Прутенська встановила, що

леткі фітонциди впливають на фотосинтез та дихання, а Л.Д. Юрчак – що рештки люпину, які мінералізуються в землі, діють спочатку токсично, а потім поступово виділяють речовини, які стимулюють ріст.

Алелопатичні дослідження в Україні спочатку не знайшли підтримки. Геоботаніки оцінювали сукцесії за результатами змін рослинного покриву, а А.М. Гродзинський намагався привернути їх увагу до причин, що викликали ці зміни, та механізмів взаємодії рослин, зокрема алелопатичного впливу. З 1965 року Гродзинський очолював Центральний республіканський ботанічний сад АН УРСР. За прикладом Г. Грюмера український вчений використовував для речовин з алелопатичною активністю назву «коліни». Хоча цей термін часто критикували та пропонували інші варіанти - «фітонциди», «фітоліни», «біоліни».

А.М. Гродзинський пропонував під колінами розуміти суміші фізіологічно активних речовин, які виділяються рослинами або утворюються у їх безпосередньому оточенні як результат дії гетеротрофних організмів чи різних фізико-хімічних факторів і викликають позитивний, чи негативний вплив на сусідні рослини (чи саму рослину, яка їх виділяє). Природа сполук, що входять до складу колінів, складна й мінлива, рослина-акцептор сприймає їх комплексно, не розділяючи, причому неактивні компоненти можуть в цій суміші підсилювати чи знижувати ефективність фізіологічно активних компонентів.

А.М. Гродзинський чітко визначив місце алелопатії в системі біологічних наук. Алелопатичні впливи було віднесено до фітоценології, при цьому він розширив коло питань і розглянув зв'язки алелопатії з фізіологією та біохімією рослин, ґрунтовою мікробіологією. А.М. Гродзинський показав алелопатію як кругообіг фізіологічно активних сполук, у біогеоценозах, який виконує роль внутрішнього і зовнішнього регулятора взаємозв'язків, що забезпечують рівновагу, стійкість і динамічні процеси в рослинних угрупованнях (рис. 1.1). У схемі виділено

такі основні класи сполук: фітогенні речовини, фітонциди, кореневі виділення, поживно-кореневі рештки.

Велика кількість активних компонентів фітоценозу веде, як правило, до зниження синергічного ефекту виділень рослин та навіть до переходу його в антагонізм. Зазначено також, що активність колінів у чистих посадках вища, ніж у змішаних. Враховуючи ці факти явище синергізму можна інтерпретувати як еволюційну адаптивну реакцію рослин.

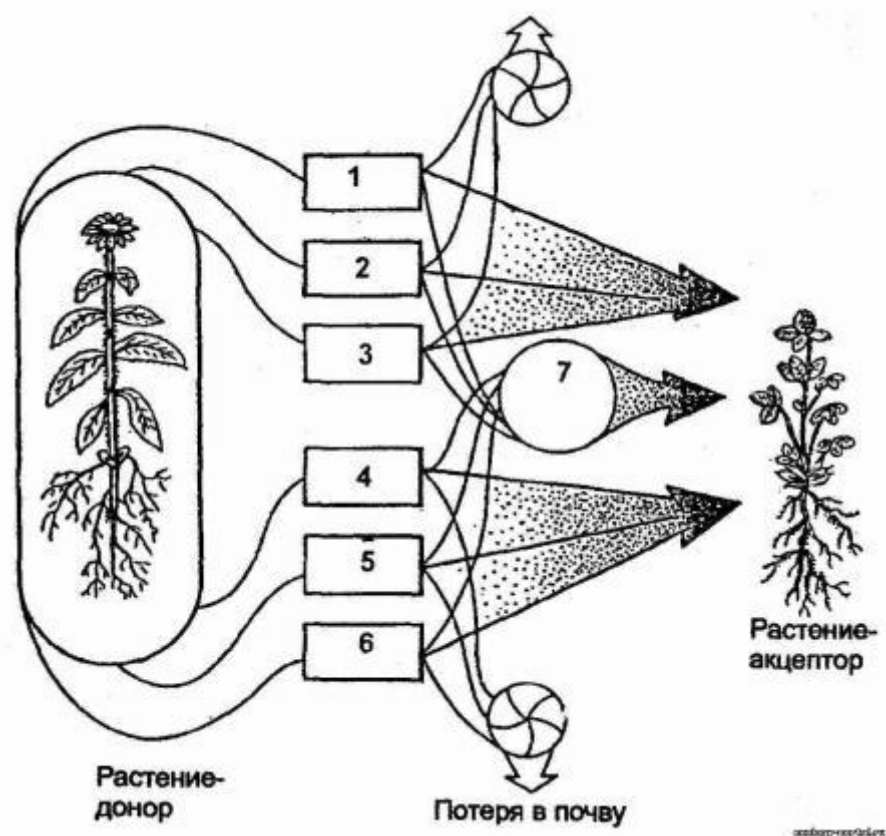


Рис. 1.1. Схема хімічної взаємодії рослин

1 – міазми, 2 – фітонцидні сполуки, 3 – фітогенні речовини, 4 – активні прижиттєві виділення, 5 – пасивні прижиттєві виділення, 6 – посмертні виділення, 7 – переробка гетеротрофними організмами.

А.М. Гродзинський запропонував біотести, які дають змогу оцінити алелопатичну активність речовин, котрі виділяють живі рослини та їх рештки, а також продуктів, що утворюються та накопичуються в ґрунті в процесі їх трансформації.

Вдалим і універсальним тестом можна вважати тест на проростання редису, результат якого можна отримати через 15-18 год. До біотесту було розроблено шкалу перерахунку даних стосовно сходу редиски в умовні одиниці, відповідно вмісту (у мг/л чи мг/кг) відомого інгібітору – кумарину, що спричиняє еквівалентний інгибуючий ефект біопроби. Це дає можливість оцінювати вміст колінів та співставляти їх рівні у біопробах.

А.М. Гродзинський зосередив свою увагу на виявленні діапазону явища алелопатії у біоценозах. Його експерименти моделювали природні екологічні умови. Наприклад для порівняння насіння замочували у дощовій воді та дистилаті в дослідних концентраціях. Вивчались також витяжки з опалого листя, підстилki (1:4), ґрунту (1:1, 1:1,5). Були протестовані роса, краплі гутації, змиви з листя, кореневі виділення, леткі виділення рослин з відповідними методиками їх отримання. На наявність інгібіторів було перевірено більше 800 видів рослин, із них 200 видів бур'янів з полів Київської області. Вченими з групи Гродзинського було визначено, що найбільш активними були витяжки з листків, менш активними зі стебел, плодів та нарешті насіння. Було також виявлено роль екологічних факторів, які можуть привести до зменшення алелопатичної дії або навпаки до максимальної дії у біоценозі.

Аналізуючи результати досліджень степового біоценозу, А.М. Гродзинський виділив три групи рослин залежно від їх алелопатичної властивості:

- активні види, що утворюють навколо себе алелопатичне поле, внаслідок чого вони пригнічують інші рослини, та навіть отруюють самі себе. Такі види ростуть поодинокі, ніколи не створюють суцільного травостою (тобто не можуть бути домінантами) і розмножуються насінням, яке поширюється вітром або тваринами;

- види середньої активності, які розмножуються вегетативним шляхом (у більшості кореневищем). Унаслідок відносно високої

алелопатичної активності такі рослини витісняють інші види та утворюють суцільні зарості. З часом, внаслідок самоотруєння, в середині цих заростей рослини зникають, і починає рости стійке до колінів різнотрав'я. Такі рослини можуть бути домінантами нетривалий час у фітоценозі під час проміжних стадій сукцесій;

- види невисокої активності – переважно домінанти фітоценозів. Вони утворюють певне алелопатичне оточення, яке протидіє проникненню непристосованих видів, але не викликає самоотруєння, і тому можуть тривалий час займати певну територію.

А.М. Гродзинський уперше ввів у фізіології рослин поняття донорно-акцепторної взаємодії рослин, зазначивши, що донор – рослина, про виділення якої йдеться, акцептор – рослина, яка сприймає сполуки, які виділяє у середовище донор. Відповідно до цього він розрізняв алелопатичну активність, тобто здатність створювати прямим чи непрямим шляхом захисну біологічну сферу, і алелопатичну толерантність, або комплексну витривалість рослин до колінів у середовищі. Ці дві властивості рослин дають змогу з'ясувати їх роль у природному угрупованні.

У монографії «Основи хімічної взаємодії рослин» А.М. Гродзинський висловив думку про те, що алелопатична активність є достатньо стабільною ознакою кожного виду рослин і, навіть сорту. Таким чином була оприлюднена думка про генетичну детермінацію ознаки та можливої селекції в цьому напрямку. На сьогодні цю ідею використали азійські вчені у виведенні сортів рису, вирощування яких дає змогу зменшити застосування гербіцидів. Також проводяться подібні експерименти з ячменем, огірком, вівсом, сорго, соняшником, тютюном, пшеницею.

У 70 роках минулого сторіччя в літературі висловлювали сумнів щодо існування алелопатичного впливу за посередництва ґрунту, через його адсорбційні властивості. Виявилось, що сумніви у можливості

алелопатії суперечать фактам. Група Гродзинського встановила, що 60-90% сумарного вмісту колінів на одиниці площі зосереджено в ґрунті. Саме завдяки адсорбційним властивостям ґрунту й можлива алелопатія. В протилежному випадку всі активні речовини розсіювалися б у атмосфері, або ж промивалися б у підґрунтовий шар і їхня концентрація ніколи б не досягла б рівня діючої речовини. Було з'ясовано також, що будь-який ґрунт у кожен конкретний момент уже насичений тими чи іншими рухливими органічними сполуками, отже, коли до нього надходять свіжі кореневі чи якісь інші виділення рослин, то раніше поглинуті речовини витісняються з поверхні твердої фази та здійснюють свій вплив на рослину. При цьому вплив може бути не тільки слабшим, але й сильнішим, ніж у свіжих виділень. Це поставило питання про дослідження алелопатичної ґрунтової фази. Отримані результати таких експериментів у різного типу агрофітоценозах дало основу для створення колективної монографії «Алелопатическое почвоутомление» (1979 р.).

Академіком Гродзинським розроблено оригінальні методи вивчення алелопатичної ґрунтової фази зокрема для вилучення фізіологічно активних речовин із ґрунту. Для цього було запропоновано використовувати іонообмінні смоли як аніоно та катіонопоглинувачі.

А.М. Гродзинський також приділяв увагу практичному застосуванню знань про алелопатію. Зокрема це роботи з дослідження ґрунтової фази, пов'язані з обґрунтуванням раціональних сівозмін, із насичення польових площ провідними культурами, із спеціалізацією та кооперацією рослинництва.

Також А.М. Гродзинський ініціював дослідження механізмів алелопатичної взаємодії. Тут розрізняв кілька рівнів: молекулярний або генетичний, точніше фенотипічний; клітинно-тканинний, або фізіолого-біохімічний та ценологічний, або екологічний. Із клітинного рівня цікаву ідею висловив Г.Г. Баранецький, який вважав, що алелопатично активні сполуки рослини-донора якимось чином впливають на реалізацію

спадкової інформації рослини-акцептора. При цьому під впливом донора акцептор виростає дещо іншим, ніж без такого впливу, або ж під дією різних донорів з одних і тих же акцепторів виростають різні за своїм фенотипом акцептори. Із фізіологічного рівня було вивчено такі алелопатичні механізми: вплив летких фітонцидів на фотосинтез, вплив корневих виділень на надходження поживних речовин через корені. Загалом групою Гродзинського було описано 15 різних механізмів впливу одних рослин на інші.

А.М. Гродзинський виділив три парадигми алелопатії в історичному аспекті. Перша парадигма подавала алелопатію в основному як шкідливий вплив одних рослин на інші, друга була присвячена ідеї, що алелопатично активною є вся сукупність корневих виділень та їхня дія є переважно неспецифічною. Третя парадигма розглядає алелопатичні чинники здебільшого як видоспецифічні сигнали, своєрідні «мініефектори», що здатні впливати на онтогенез рослин тією ж мірою, що і світло, волога, елементи мінерального живлення, симбіотична та ґрунтова мікрофлора.

## РОЗДІЛ 2. МІСЦЕ АЛЕЛОПАТІЇ В СИСТЕМІ БІОЛОГІЧНИХ НАУК

Рослина за допомогою різних регуляторних систем регулює свій власний розвиток від проростання до загибелі. До засобів внутрішньої регуляції належить ферментативна, генна мембранна, гормональна тощо. Рослина є суб'єктом, що продукує та виділяє чисельні фізіологічно активні сполуки, за допомогою яких здатна суттєво змінити характеристики середовища свого існування.

В системі біологічних наук алелопатію можна розглядати як розділ загальної теорії біологічно активних речовин. Останні мають різноманітну хімічну природу та здійснюють свою дію на всіх рівнях живого. Головною ознакою біологічно активних сполук є те, що вони діють в низьких концентраціях як сигнальні сполуки (ефектори), які несуть певну інформацію та ініціюють включення складних систем біологічної саморегуляції. Таким

чином алелопатія – наука, що вивчає роль активних речовин на рівні зв'язків між організмами в угрупованні, або перетворення та впливи активних речовин, що вільно циркулюють в межах фітоценозу (таблиця 2.1).

Носієм алелопатичної активності є фізіологічно активні сполуки – коліни, хімічна природа яких дуже різноманітна.

Термін «алелопатія», має наступні синоніми: хімічна взаємодія рослин, хімічний взаємовплив рослин, хімічна біоценологія, алелохімія, алелобіохімія.

Так само сполуки, що беруть участь в явищі алелопатії, в різних джерелах називають колінами, фітонцидами, рослинними виділеннями, біолінами, фітолінами, алелопатиками, фітогенними речовинами, телетоксинами, антибіотиками, інгібіторами тощо. До джерел алелопатично активних речовин відносять як прижиттєві виділення, так і відмерлі рештки рослин, хоча провести межу між цими джерелами таких сполук у екосистемі практично неможливо, тому для характеристики даного явища на сьогодні використовується термін «алелопатія».

Алелопатична дія не обмежується тільки вегетаційним періодом – вона триває стільки, скільки зберігається в ценозі характерний колін. Недоліком даного визначення алелопатії є те, що в ньому не позначено вибірковість дії колінів, а також те, що не проводиться межа між алелопатично активними сполуками, гумусовими речовинами ґрунту та метаболітами мікроорганізмів. Суть алелопатії доцільно розглядати під кутом загальних взаємозв'язків і механізмів регуляції, що існують в екосистемі.

Таблиця 2.1

### Місце алелопатії в системі біологічних наук

Рівень організації живої системи, де функціонують речовини	Хімічна сполука – ефектор	Об'єкти зв'язку	Наукова область
Від біологічної макромолекули	Специфічні метаболіти,	В середовищі клітини	Молекулярна біологія

до органели клітини	транспортна РНК, ферменти, репресори		
Від клітини до тканини, до органа	Ферменти, вітаміни	Між клітинами й тканинами	Біохімія
Від органа до цілого організму	Фітогормони, ауксини, інгібітори, ретарданти	Між органами	Фізіологія
Фітоценоз	Коліни, антибіотики, фітонциди, телергони, телетоксини	Між організмами	Алелопатія

Будь-які живі системи здатні до саморегуляції. Для живих систем важливим регуляторним механізмом є спільне використання ресурсів середовища, які в геоботаніці дістали назви конкуренції та коменсалізму. Регуляція здійснюється при цьому за наступною схемою: збільшення абсолютного значення позитивного фактора прямо впливає на прискорення росту біомаси, що приводе до підвищення рівня споживання даного фактору (ресурсу) та, відповідно, зменшення його рівня в екосистемі. Це, в свою чергу, внаслідок зворотного зв'язку веде до скорочення росту та споживання тощо, і, зрештою через певний час, встановлюється певна динамічна рівновага між дією фактора та біомасою організмів у ценозі.

Іще один варіант регуляції здійснюється за допомогою біофізичних явищ, головним чином електричних. Для підтримки більш високого рівня організації в порівнянні із зовнішнім середовищем всі живі системи здійснюють процес поглинання речовин із середовища проти градієнту концентрації. Так як навіть молекули, що вважаються електронейтральними, мають мінімальний електричний заряд, це приводе до появи різниці потенціалів та електричних полів. Наприклад, зміна часу дня приводить до періодичної зміни інтенсивності фотосинтезу, що супроводжується відновленням окислених сполук за участі світла та вивільненням молекулярного кисню є джерелом електричних потенціалів у хлоропласті

(електрохімічний градієнт). Так можна говорити і про процес дихання, в результаті якого кисень поглинається, а органічні сполуки окислюються, також є постійним джерелом електричних потенціалів у рослині, в електронтранспортному ланцюгу мітохондрій. Прикладів зміни потенціалів в окремих частинах живих систем або в різні періоди їх існування можна навести дуже багато. Реакції цього типу відносяться до електрофізіологічних механізмів регуляції, але є мало специфічними.

Третя система регуляції – хімічна, яка включає в себе конкуренцію за ті чи інші хімічні сполуки (в тому числі у фітоценозах - за коліни). Цей спосіб регуляції має високу ступінь специфічності. Приклади хімічної саморегуляції різного рівня складності: взаємодія репресору та оперону під час синтезу білку в клітині (генна регуляція), взаємодія ауксинів, ауксиноксидази та інгібіторів цього ферменту в процесі апікального домінування (гормональна регуляція), та дія колінів на рослинність фітоценозу. Суть регуляції в цих випадках полягає у встановленні прямих або зворотних негативних і позитивних зв'язків, що регулюють нагромадження та витрачання у вищезгаданих прикладах матричної ДНК, ауксину або колінів.

Алелопатичні явища належать до хімічного способу саморегулювання ценозу, більш того, ці два поняття співпадають, тому що хімічна взаємодія є не що інше, як закріплений в ході еволюції спосіб регулювання продуктивності, видового складу та інших характеристик рослинного угруповання.

Хімічна регуляція у фітоценозі полягає в наступному. Кожна рослина нагромаджує коліни та створює навколо себе алелопатичну сферу. Такі сфери рослин ценозу об'єднуються, утворюючи певний рівень колінів. Чим вище цей рівень, тим гірше ростимуть представники флори рослинного угруповання; в свою чергу, повільний ріст і нагромадження біомаси приведе до зниження продукції колінів. У такий спосіб встановлюється характерний для даного фітоценозу рівень колінів, який є регулятором накопичення

біомаси, бо чим більше маса рослин, тим більше продукується колінів, які затримують подальше наростання маси. Зменшення рівня колінів стимулює ріст. З часом у фітоценозі встановлюється певний асортимент та концентрація алелопатично активних сполук, до яких рослини даного ценозу більш адаптовані, ніж чужі види. Так фітоценоз алелопатично захищається від проникнення чужих видів.

Коли ж баланс колінів порушується, наприклад їх кількість весь час зростає, фітоценоз деградує внаслідок самоотруєння. Якщо ж кількість колінів буде низькою, перешкод для проникнення чужих видів не буде, що також приведе до заміни фітоценозу.

Виходячи із сказаного вище можна запропонувати наступне визначення: алелопатія – кругообіг фізіологічно активних сполук, що відіграють роль регулятора внутрішніх і зовнішніх взаємовідношень, поновлення, розвитку та зміни рослинного покриву в біоценозі.

Дане визначення є досить загальним. Не вірно обмежитись у його формулюванні лише прижиттєвими виділеннями рослин, тому що в багатьох випадках фізіологічно активні сполуки потрапляють в середовище після відмирання окремих органів або цілих рослин. Також в природних умовах практично неможливо відокремити виділення рослин від метаболітів мікрофлори, розділити сполуки за їх часом потрапляння в ґрунт, виділення даної рослини – від виділень сусідніх без серйозного порушення життєдіяльності піддослідних об'єктів. Тому коліни потрібно сприймати як певний пул речовин різного походження, який є у фітоценозі та потребує окремого вивчення.

Центральним питанням алелопатії є дослідження наявності, концентрації, асортименту та хімічного складу колінів на всіх етапах кругообігу (в рослині-донорі, в її виділеннях і опаді, в середовищі, в сусідніх рослинах, в ризосферній мікрофлорі), фізіологічної активності та алелопатичної ролі в фітоценозах. Тому провідну роль в алелопатичних дослідженнях повинні відіграти методи визначення та вивчення колінів.

Кругообіг колінів відбувається за схемою «рослина-донор – середовище ценозу – рослина-акцептор» (рис. 2.1).

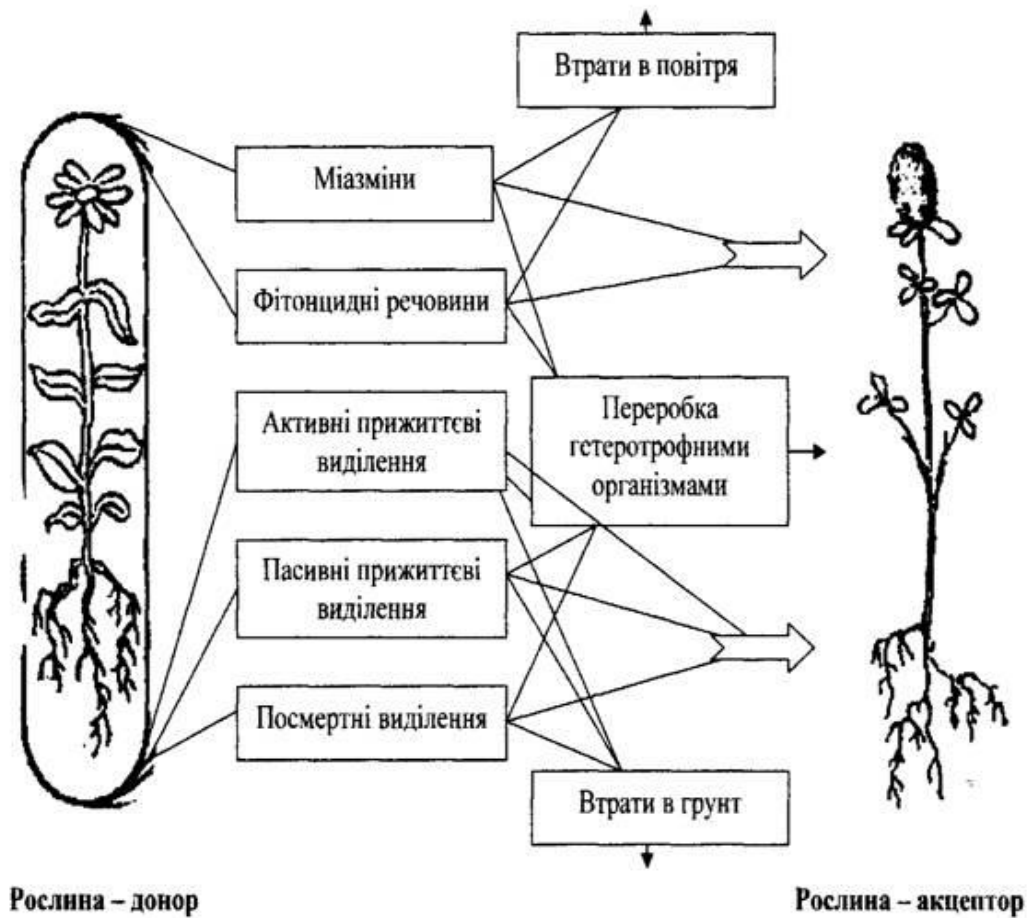


Рис. 2.1 Схема кругообігу аллопатично активних сполук у фітоценозі  
Кожна рослина фітоценозу є одночасно продуцентом і споживачем цих фізіологічно активних речовин. Тому кожен рослин можна характеризувати двома головними властивостями з точки зору її аллопатичних властивостей:

- аллопатичною активністю, тобто здатністю створювати та виділяти в середовище фізіологічно активні сполуки та створювати умови, які сприяють нагромадженню їх у середовищі;
- аллопатичною толерантністю, або здатністю витримувати агресивну дію виділень інших рослин чи своїх власних (ауто толерантність) та потребою певного вмісту колінів у середовищі.

### РОЗДІЛ 3. АЛЕЛОПАТІЯ ТА ІНШІ ФОРМИ ВЗАЄМОДІЇ РОСЛИН

Взаємодія рослин здійснюється різноманітними шляхами. Адже у фітоценозі взаємодіють рослини одного та різних видів між собою, молоді та зрілі екземпляри, безпосередньо або через супутню мікрофлору тощо, змінюючи умови середовища.

Взаємодія здійснюється також на різному екологічному фоні, який накладає свій відбиток. І, нарешті, особливо важко врахувати впливи організмів, які існували раніше в фітоценозі, а під час проведення спостережень зникли, хоча ефект їх залишився.

Для розуміння таких складних взаємовідносин між рослинами необхідно розглянути найбільш загальні їх особливості. Якщо не рахувати вельми специфічних форм відношень, таких як паразитизм і симбіоз (який є не чим іншим, як добре врегульованим паразитизмом), всі звичайні типи взаємовідносин між рослинами можна умовно розділити на дві основні групи:

**1. Взаємовідношення під час сумісного використання абіотичних факторів середовища, так званого коменсалізму** – причому рослини поглинають потрібні їм речовини незалежно одна від одної, як самостійні одиниці, - або ж конкуренція за простір та фактори середовища. Оскільки мова йде про фактори, які окрема рослина не здатна цілеспрямовано змінювати «під себе», адаптивні можливості рослин при таких формах взаємодії носять здебільшого характер пасивного «пережидання» періоду несприятливих умов – недоліку освітлення, водопостачання чи живлення. Рослина при цьому переносить, переживає, «обходить» несприятливе сполучення умов, гальмуючи прояви життя та відновлюючи повноцінні процеси життєдіяльності після припинення дії несприятливого фактора.

У рослини виникли чисельні адаптації для перенесення несприятливої конкуренції з боку сусідів. Наприклад, у випадку конкуренції за світло вони проявляються у відмиранні нижніх голок і витягуванні стебел, у виникненні витких і повзучих форм, у зміні сезонного ритму розвитку тощо. Активно

використовуючи ті чи інші фактори середовища, рослина частково змінює їх зміст та інтенсивність, тим самим виступає як чинник зміни середовища.

**2. Взаємовідношення активного впливу рослин шляхом виділення фізіологічно активних сполук у середовище.** Такі сполуки повинні транспортуватися від рослини до рослини, тому можуть діяти в основному у водорозчинній або леткій формі. Завдяки своїм виділенням рослина створює біля себе біохімічну захисну сферу, це визначає її імунітет і взаємовідношення з сусідніми вищими рослинами та мікроорганізмами.

Особливості обміну речовин рослин при взаємодіях першого типу (конкуренції), це головним чином фізіологія стійкості рослин до несприятливих умов, які виникають при існуванні в тих чи інших середовищах і знаходять свій вияв у зміні темпів і швидкості росту, розвитку рослин, у появі спеціальних морфологічних і фізіологічних адаптацій.

Проблема хімічної взаємодії рослин належить до компетенції розділу фізіології рослин, яка вивчає фізіологічно активні сполуки. В тій чи іншій мірі обидва типи взаємовідношень дотичні до інших розділів фізіології рослин - мінерального живлення, водного режиму, фотосинтезу, дихання тощо.

Поділ взаємодії між рослинами на дві групи за наявністю адаптивних ознак – пасивне перенесення несприятливих умов, що виникають внаслідок споживання ресурсів середовища сусідніми організмами, та активний, спрямований на вплив на сусідні рослини не виключають переходів між ними.

Конкуренція - поняття, яке по різному формулюється екологами, геоботаніками, агрономами, генетиками, фізіологами. Найбільш поширеним є визначення конкуренції, коли її характеризують як ситуацію, при якій два (або більше) організмів використовують один ресурс, обмежений так, щоб задовольнити потреби обох (або всіх) організмів.

При цьому між організмами, що конкурують немає прямих зв'язків; вони просто взаємодіють незалежно один від одного через цей проміжний

ресурс. Регуляція тут відбувається шляхом прямого й зворотного зв'язку, коли прогресуючий дефіцит актуального фактора автоматично зменшує ріст споживаючих організмів, що приводить до наступного відновлення фактора тощо.

Важливо розуміти співвідношення понять конкуренція та алелопатія. Поняття конкуренції зводиться до констатації кінцевих наслідків пригнічення одних організмів іншими або переваг організмів, більш стійких до певних екологічних умов середовища. Натомість відсутні аналізи причинних механізмів цього явища, а сама конкуренція сприймається як очевидний факт. Інколи замість терміну «конкуренція» вживають термін «інтерференція», що перекладається як взаємне перешкоджання. Рослини насправді взаємно перешкоджають одна одній, і таке розуміння більш правильно, мабуть, відбиває сутність того, що звичайно розуміють під конкуренцією.

Вивчення конкурентних взаємовідносин рослин необхідне для розуміння можливостей їх виживання в тих чи інших фітоценозах. Для характеристики здатності рослин до конкуренції, очевидно, необхідно визначати їх потенційну здатність витримувати нестачу світла, потенціальну посухостійкість, здатність обходитись низькими кількостями сполук для живлення тощо. Тобто на перший план виходять поняття стійкості до різних несприятливих факторів середовища.

Все життя рослин в екосистемі пов'язане з різними сторонами кругообігу фізіологічно активних сполук у фітоценозі. Рослинне угруповання слід розглядати як складну саморегульовану систему, що складається з багатьох мінливих компонентів. Фітоценоз фактично це не проста сукупність рослин, а складна система, закономірне явище, результат тривалої взаємодії його компонентів у часі і просторі.

Також для рослинних угруповань винятково велике значення має водний режим середовища існування, який визначає набір видів рослин,

зміну аспектів протягом сезону, продуктивність і тривалість існування фітоценозів.

У зв'язку з цим постає питання про роль фізіологічно активних сполук у боротьбі за водні ресурси та їх участь у механізмах витрат води рослинами. Сьогодні можна стверджувати, що зв'язок між цими явищами існує. Під час посухи посилюється виділення рослинами амінокислот та деяких інших речовин. Грунтова вода завжди містить ту чи іншу кількість органічних колінів – продуктів життєдіяльності вищих рослин і мікроорганізмів. Відомо також, що дія фітонцидів та водорозчинних колінів призводить до зав'ядання рослин, що мають достатньо види, тобто до порушення їх водного балансу.

**Рослинні виділення діють на фотосинтез, дихання, активність ферментів тощо.** Тому й інші форми використання ресурсів середовища – поглинання вуглекислоти, світла, кисню, вплив реакції середовища та будь-яких інших факторів – пов'язані з алелопатією в тому розумінні, що реакція рослин змінюється, зростає або гальмується. Існують так звані аутокологічні та синекологічні оптимуми процесів росту і розвитку рослин в штучному одновидовому посіві та в природному фітоценозі.

Щодо алелопатії в таких взаємодіях рослин як паразитизм та симбіоз, то вона тут присутня цілком яскраво виражено. Оскільки кожна зелена рослина здатна до гетеротрофного живлення (мінерального живлення), то в результаті регресивної еволюції вона може дійти до напівпаразитичного або напівпаразитичного існування. Цьому сприяє обмін активними органічними речовинами між організмами. Для справжніх паразитів важливою є наявність виділень майбутнього господаря в середовищі. Так, наприклад, насіння заразики може багато років лежати в ґрунті але проростає лише під впливом корневих виділень рослини-господаря (кукурудзи). Отже в основі зародження та розвитку паразитизму лежать ті самі принципи, які функціонують в алелопатії.

Симбіотичні відношення існують як добре врегульований паразитизм. У випадку порушення симбіотичної рівноваги один із симбіонтів стає

справжнім паразитом і існує за рахунок свого партнера. Сутність симбіозу полягає в обміні продуктами життєдіяльності та дуже часто у безпосередньому хімічному взаємовпливі метаболітами, що є типовим проявом алелопатії.

Отже явище алелопатії присутнє у всіх проявах взаємодії рослин. Хоча абіотичні екологічні умови відіграють первинну роль в житті фітоценозів, алелопатія накладає надзвичайно сильний відбиток на ступінь впливу цих факторів. Часто дія екологічних умов реалізується через саме через алелопатію.

Можна навести багато прикладів прекрасного розвитку рослин на одних територіях і повної відсутності цих же рослин в сусідніх, які віддалені всього на декілька метрів, хоча відміни у температурному, водному та інших режимах не дозволяють встановити будь-які істотні екологічні відмінності між цими місцями зростаннями. Багато рослин при штучному посіві дуже добре розвиваються від екватора до полярного кола, проте їх природні ареали мають значно менші розміри. Тобто рослина ніби «впізнає», «відрізняє» придатну та непридатну для неї фітоценотичну обстановку.

Залежно від умов, що складаються, алелопатія може відігравати незначну роль або навпаки, вирішальну. Тому не можна визначати її роль як велику або малу. Алелопатія виникає пізніше, ніж взаємовідношення, що виникають внаслідок змагання за ресурси середовища, але вона тісно з ними пов'язана та є однією з найбільш поширених і важливих форм відношень між рослинами.

#### РОЗДІЛ 4. МЕТОДИ АЛЕЛОПАТІЇ

Застосування різноманітних методів алелопатичних досліджень завжди починається із засобів фіксації, вивільнення колінів із сфери їх дії в природних умовах та переведення в зручній для наступних аналізів стан. Майже кожне алелопатичне дослідження розпочинається спробами ізолювати фізіологічно активну речовину, яку виділяють рослини в

середовище. При цьому, зрозуміло, потрібно домагатися того, щоб хімічний склад колінів не зазнав змін, а їх концентрація була б відомою. Оскільки в природних умовах коліни можуть пересуватися в розчиненому стані, або в газоподібній формі, то й методи вловлювання колінів зводяться або до одержання водного розчину, або до ізоляції цих сполук у герметичному посуді, або до їх виділення у вигляді твердого нелеткого залишку, або, нарешті, до поглинання адсорбентами.

**Одержання водних розчинів.** Найпростіше, мабуть, здійснювати вивільнення колінів з опалих листків підстилки, окремих відмерлих тканин, пелюсток, опалих оплоднів тощо. Завдання полягає у тому, щоб отримати розчини концентрацій, які можуть існувати в природі, наприклад після дощу, без механічного пошкодження зразків. До наважки сухого або звичайного матеріалу (але, бажано, не під час дощу чи роси) додається дистильована вода у таких співвідношеннях:

- мертвий опад, лісова чи степова підстилка, які знаходились під впливом атмосферних опадів - 1:4;
- відмерлі листки, стерня, солома, пелюстки, оплодні та інше, щойно зібрані, без вилуговування опадами - 1:10.

Екстрагування продовжується добу при кімнатній температурі, причому екстрагований матеріал потрібно зберігати в тому вигляді, в якому він є у фітоценозі, тобто не подрібнювати, не змішувати з реактивами. Можливо лише, в разі потреби, відсорткування решток різних видів для окремого вивчення.

Витяжки з відмерлих листків, оцвітини, оплодня, стебел, які не знаходились під впливом опадів, можуть містити дуже багато екстрагованих активних речовин і повністю гальмувати ріст біотестів, що не дають змоги виявити їх відносну алелопатичну активність. Такі витяжки необхідно досліджувати при більших розведеннях (1:100, 1:1000). Ці пропорції рекомендуються лише для одержання в дослідах результатів, які можна було б порівнювати між собою. В природних умовах для такого типу колінів

немає постійних розведень. Так, коли починається дощ, перші краплини, які просочуються через шар опалих листків, практично повністю насичуються водорозчинними речовинами. Наступні порції води будуть містити все менші кількості колінів.

Одноразова екстракція, звичайно, не є повною. При повторних екстрагуваннях можна отримати додаткові порції колінів, приблизно до 30% першої екстракції. Також в рослинних зразках під час зволоження починаються процеси гідролізу та мацерації тканин або набухання білків відбувається повільно, тоді в повторних витяжках може бути більше колінів; з мертвого добре вилуженого матеріалу всі коліни екстрагуються практично за один раз. Для порівняльних досліджень зазвичай дослідники обмежуються одноразовим екстрагуванням.

Водорозчинні коліни ґрунту вивільняються також шляхом однодобового екстрагування водою у вагово-об'ємному співвідношенні 1:1,5 та 1:1. В останньому випадку вода майже повністю утримується ґрунтом в адсорбованому стані. Під час фільтрації через ґрунт витяжок з опалих листків чи інших розчинів органічних речовин внаслідок обмінної адсорбції з ґрунту вилучаються досить активні сполуки, які чистою водою не вилуговуються. Тому, очевидно потрібно шукати методи елюювання колінів з ґрунту за допомогою інших розчинників, ніж чиста вода. Але тоді постає проблема впливу на ростові процеси вихідного розчину певних органічних чи інших сполук, які використовуються для отримання витяжки колінів із ґрунту.

Ґрунти дуже різняться за здатністю утримувати воду залежно від механічного складу та вмісту гумусу. Тому більш правильним є доводити ґрунт до повного насичення водою, а потім відокремлювати воду під тиском, який дорівнює всисній силі коренів досліджуваних видів. При цьому концентрація колінів була б більш високою, ніж при настоюванні в співвідношенні 1:1 або 1:1,5 і більш близькою до тієї, яка існує у екосистемі.

Багато труднощів виникає перед дослідниками під час гутаційних виділень рослин. Рідину збирають, розміщуючи надземні частини молодих рослин в скляні посудини (колби, пробірки) так, щоб краплини стікали на дно, не омиваючи частин рослин. Гутаційні краплини можна збирати у фітоценозі вивареними тампонами з вати і марлі, які потім віджимають над збірниками.

Збирання пасивних виділень з поверхні листків, які можуть бути вилужені дощем або росою, проводять різними способами. Так занурюють невідокремлені від рослини листки на добу в добре аеровану дистильовану воду, яка майже безперервно аерується потоком дрібних пухирців повітря. Цей метод дає змогу вивільнити великі кількості речовини.

Є більш м'який спосіб одержання змивів з листів, які імітують дію невеликого дощу. 100 грамів цілих листків, зрізаних так, щоб площа ушкодженої поверхні була мінімальною, не щільно розміщують у широкогорлу колбу ємкістю 0,5 літра, заливають 25 мл дистильованої (дощової) води. Колбу закривають і, обережно повертаючи, змочують всі листки водою. Цю операцію повторюють кожні 5 хв і через 30 хвилин зливають змиви у вимірювальний циліндр. Листя за час змиву певну частину води поглинає, отже об'єм води в циліндрі зменшився. Кількість води, якої не вистачає до 25 мл, за допомогою іншого циліндра доливають у колбу і, сполоснувши листки два рази, з'єднують з рештою змивів, щоб в результаті одержати всього 25 мл. рідини.

Певний інтерес становить збирання дощових крапель безпосередньо під деревами та осторонь від них. Це зручно робити за допомогою великих конусів із поліетиленової плівки, розтягнутої на каркасі. Під низькими трав'янистими рослинами можна закопати колбу та вставити в неї звичайну хімічну лійку. Для збирання дощової води, що просочується скрізь лісову або степову підстилку, можна використовувати вегетаційні посудини з піддонниками. В ценозі роблять невеликий шурф з вертикальною стінкою. В ній вирізують нішу для посудини так, щоб не пошкодити шар підстилки, і

встановлюють посудину. Періодично піддонник виймають і виливають з нього розчин. З таким устаткуванням можна влаштувати штучний дощ із дистильованої води різної тривалості та сили, щоб не залежати від природнього дощу.

Кореневі виділення одержують за допомогою низки методів, кожен з яких має свої недоліки.

**Культура ізольованих коренів.** В культурі ізольованих коренів в першу чергу вивчають процес екскреції речовин коренями. В культурі ізольованих коренів цей процес буде значно відрізнятися від такого процесу в природних умовах при існуванні коренів у складі цілої рослини. І в цьому головна проблема використання методики вивчення культури ізольованих коренів.

Тривале існування культури ізольованих коренів є важким завданням через ряд особливостей метаболізму цих органів рослин. Для їх нормального розвитку необхідні стерильні умови поживного водного середовища, так як корені легко пошкоджуються, починається процес гниття. В такому середовищі мікроорганізми розвиваються дуже швидко. На сьогоднішній день експериментально встановлено приблизний склад поживного середовища, який використовують для культури корневих систем. Успішними можна вважати досліди із культури ізольованих коренів деревних культур (сосни, шовковиці, дуба). Не вдалося до сьогодні започаткувати життєздатну культуру коренів більшості однодольних рослин за винятком пшениці та жита.

**Вирощування рослин у стерильних умовах на агаризованому середовищі.** Це вирощування проростків рослин на поживному середовищі із зануренням коренів у агар. Перевагою такого методу є те, що ризик ушкодження коренів мінімальний і вони легко виймаються із агарного середовища. Окрім цього таке середовище можна легко розділити по зонам коренів, що дозволяє виявити роль кожної ділянки у переміщенні колінів. Також агар дозволяє маніпулювати з концентрацією корневих виділень. Для

цього агар заморожують, а потім поступово відтаюють. Перші порції води від танення містять практично всі кореневі виділення.

До недоліків цього методу треба віднести відмінність щільності агару від щільності природного ґрунту, це не є звичним для коренів середовищем. Також подібне середовище відрізняється дуже низьким газообміном із повітрям, що також неприродно по відношенню до існування коренів у ґрунті. Агаризоване середовище це фактично розчин агару, випаровування води приводе до суттєвого зниження його вихідного об'єму. Такі зміни об'єму середовища існування також є неприродним для коренів.

**Стерильні та напівстерильні культури цілих рослин.** Даний метод фактично є модифікацією методу стерильних ізольованих коренів. Відмінність полягає в тому, що культивуються цілі рослини. Із самого визначення стає зрозумілим, наскільки складніше виростити цілу рослину у стерильних умовах в порівнянні із окремими коренями. Найважче забезпечити стерильні умови для надземної частини рослин. Для цього потрібно створити не лише асептичні умови заміни поживних сумішей для коренів, а й продувати стерильне повітря, що потребує спеціальної лабораторної техніки.

**Водні культури на проточному поживному розчині.** Основна ідея цього методу полягає у циркуляції поживної суміші. Рослини в посудинах для водних культур розташовуються одна над одною. Система створена таким чином, щоб поживний розчин перетікав із вищої посудини до нижчої, а потім іще нижче у спеціальну посудину із насосом, який знову піднімає розчин знову вгору. Таким чином здійснюється постійна циркуляція середовища водної культури. Необхідно кожні 2-4 дні компенсувати втрату елементів живлення для того щоб уникнути конкуренції за його елементи. Також здійснюється періодичний контроль рН середовища, щоб виключити вплив різких коливань цього показника на стан рослин.

Для визначення впливу одних рослин на інші необхідне одночасне здійснення трьох паралельних варіантів: дві чисті культури двох різних видів

та варіант сумісного використання поживної суміші водної культури. Саме останній варіант і демонструє вплив корневих виділень одних рослин на стан інших рослин через поглинання колінів із спільного загального середовища повної поживної суміші.

Недоліком такої методики є нестерильні умови та багатофакторність досліду, що може сприяти спотворенню взаємодії рослин за участі колінів.

**Аeropоніка.** Цей метод передбачає вирощування рослин у посудинах, які насичені парами водної поживної суміші де самі рослини механічно прикріплені до стінок або субстрату. Також можливе періодичне обприскування рослини або тимчасове короткострокове zalивання поживною сумішшю. Із середовища періодично беруть проби для вивчення можливої алелопатичної дії на інші рослини. Недоліком є те, що під час обприскування рослин відбувається поглинання речовин листками, що не є основною функцією даних органів у природному середовищі.

Перевагою такої методики є зручність обслуговування рослин через менші об'єми поживних сумішей. В той же час створене насичене парою середовище не є характерним для існування більшості рослин.

**Одержання корневих виділень від рослин, що ростуть у природних екосистемах.** Ця методика передбачає перенесення рослин із природної екосистеми шляхом їх викопування. Корені відмивають від ґрунту і рослину перетворюють на водну культуру. Спочатку корені промивають дистильованою водою і розміщують у повному поживному розчині. Об'єм останнього розраховують приблизно у 10 разів більше об'єму коренів. В попередніх експериментах доведено, що протягом 1-2 діб фізіологічна активність коренів зберігається на рівні природної, тому кількість колінів у розчині утримується приблизно на одному рівні. Надалі відбувається зниження їх вмісту в середовищі водної культури через розвиток мікрофлори, яка руйнує кореневі виділення. До недоліків даного методу можна віднести втрату певної частини активних дрібних коренів під вилучення рослини із ґрунту та промивання від його механічних часток.

Також вода здійснює вилуговування речовин, невластивих для набору колінів у едафічному природному середовищі. Корені також можна тримати і на дистильованій воді, але це іще більш віддаляє умови експерименту від природних умов існування рослин.

#### **Вирощування рослин у гідропонних умовах на промитому піску.**

Роль піску полягає у створенні механічних умов вирощування рослин, максимально наближених до природних умов існування. В таких експериментах через пісок просочується вода із кореневими виділеннями, яку беруть на проби для визначення алелопатичної активності коренів. Недолік, це неможливість регулювати вміст речовин у піску, адже його адсорбційна здатність дуже мала. Також поживні речовини швидко вимиваються із піску.

**Вирощування рослин у гідропонних умовах з використанням ґрунтового субстрату.** Умови зростання рослин-донорів активних сполук практично ідентичні природним, однак поглинання колінів ґрунтом проконтролювати неможливо. Це приводить до різкої зміни концентрації даних сполук і викривлення реальної картини. Окрім цього ґрунт за рахунок катіоннообмінної ємкості обернено повертає до коренів рослин катіони. Це також створює труднощі точної інтерпретації результатів експерименту.

**Метод відбитків на фільтрувальному папері.** Під час використання даної методики базовою є водна культура дослідних рослин. Корені таких рослин, не відокремлюючи від стебла, на декілька годин вносять у вологу камеру, а потім притискають до вологого фільтрувального паперу (хроматографічного). Після його висушування та випаровування води можна хроматографічними засобами виділити в чистому вигляді речовини з паперу та визначити їх алелопатичну активність. Також цей метод дає можливість визначити зони кореню, які є найбільш активними в розумінні синтезу колінів. Недолік методу: не придатний для визначення кількісних характеристик процесу синтезу фізіологічно активних речовин коренями рослин.

**Метод Ванчури.** Даний метод полягає у висіванні стерилізованого насіння зернових культур у такий же стерилізований пісок. Через сім діб пісок підсушують і разом з рослинами переносять у спеціальні лійки, де знову зволожують дистильованою водою. Зібрану рідину випарюють і отримують осад, який аналізують на наявність активних сполук. Даний метод дозволяє одержати більші кількості речовин, ніж, наприклад, при вирощуванні у водній або ґрунтовій культурі, однак він не передбачає усунення речовин, які виділяє насіння до початку проростання.

**Вирощування рослин на активованому вугіллі.** Суть метода полягає в наступному. Стерилізоване активоване вугілля розкладають у чашки стерилізатори тонким шаром. Зверху розкладають також стерилізоване насіння. Чашки поливають стерильною дистильованою водою. Після проростання корені відокремлюють від активованого вугілля. Останнє екстрагують приблизно 2 доби 70% розчином метанолу. Одержаний екстракт аналізують на наявність алелопатично активних колінів.

**Збирання корневих виділень у природних умовах.** В дерев розкопують частину кореню та вміщують її у поліетиленовий пакет або у скляну посудину, яку повертають і закопують назад у ґрунт. Через кілька днів в посудині збирається невелика кількість ексудату, який аналізують на вміст алелопатичних сполук.

Ефективність кожного наведеного методу різко підвищується, якщо рослини містять радіоактивними ізотопами карбону або інших елементів.

Система методів для вивчення хімічних взаємодій між рослинами у більшості випадків результат спроби адаптувати вже існуючі методи вивчення рослин до конкретних завдань алелопатичних експериментів.

**Одержання летких виділень.** Леткі виділення легше отримати без ушкодження рослини, але їх важче утримати і зберегти.

**Метод Прутенської.** В чашках Петрі чи Коха в фарфоровій чашці чи тигелі в центрі розміщується наважка рослинного матеріалу, що виділяє леткі речовини. На решті площі дна розташовуються тест-об'єкти. Висота

фарфорової чашки або тігеля повинна бути не більше  $\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{3}$  висоти чашки Петрі, щоб не утруднювати дифузію летких речовин.

**Визначення летких речовин ґрунту.** В чашках Петрі на гумових або скляних підставках на висоті біля 5 мм розташовуються скляні пластинки 4,5 на 6 см. На них насипається наважка ґрунту 2 г, яка зволожується 1 мл дистильованої води. Тест-об'єкти розкладаються на вологий фільтрувальний папір до установки платівок.

**Метод Моліша.** Джерело летких речовин, наприклад плоди, ґрунт, листки тощо розміщують під скляний ковпак з дослідними об'єктами у вигляді зрізаних гілок або вирощених в невеликих посудинах рослини.

**Метод Холодного.** Джерело летких речовин розміщується у широкогорлій посудині, розташованій на боку, горизонтально. Тест-об'єкти – відрізані корені проростків кукурудзи, соняшника, білого люпину або мікроорганізми – знаходяться на предметних скельцях, розташованих горизонтально на внутрішній поверхні посудини. Отвір закривають скляною пластинкою. Один-два рази на день банки провітрюють, наслідки дії летких речовин враховують через два-чотири дні.

**Метод Браунер-Букач.** Матеріал, що виділяє леткі речовини, розміщують на дні широкогорлих посудин. В посудину опускають на нитці кульку з вати насичену водою та обліплена насінням тестової культури.

**Метод Колесниченко.** Розміщення джерела летких виділень (наприклад, фітонцидів) в одну кліматичну камеру з рослинами, на яких вивчається процес фотосинтезу або поглинання речовин за допомогою методу мічених атомів.

**Вловлювання летких виділень водою.** Навіть погано розчинні в воді сполуки, наприклад терпени, при продуванні їх парів через поглинач з водою, поглинаються нею. В дослідах, де пропускали повітря через камеру з листками шавлії білої, а потім через поглинач з водою, отримана вода різко пригнічувала окисну здатність мітохондрій різних рослин.

**Збирання транспіраційного конденсату.** Під час транспірації рослини випаровують не лише воду. В конденсаті, який збирається на стінках камери містяться високоактивні речовини. Конденсати можна збирати природних фітоценозах, розміщуючи листки, квітки, гілки в колби так, щоб краплини не торкались рослин.

Також застосовують метод вловлювання летких речовин з повітря при його охолодження до низьких температур. За методом Скворцова під час ліофілізації збирається лід, який містить леткі продукти. Використовують установки з циркуляцією повітря від джерела колінів до тест-об'єкта. Вловлюють також леткі речовини в природних умовах за допомогою стружок з парафіну з наступним виділенням терпенів з неї хімічним шляхом.

**Методи визначення колінів.** Найважливішим при проведенні алелопатичних досліджень є хімічне визначення колінів – водорозчинних і летких активних сполук, що присутні в рослинних виділеннях. Об'єктивну і точну оцінку могли б дати фізико-хімічні та хімічні методи. Проте коліни завжди становлять складну суміш різних речовин, які взаємодіють між собою. Тому, навіть знаючи точно склад такого розчину, не завжди можливо передбачити його дію.

Часто єдиним в алелопатії є метод біологічних проб. Особливість метода біопроб в тому, що він поруч з позитивними характеристиками – простотою, високою продуктивністю, добрим відтворюванням результатів – має один істотний недолік: він недостатньо точно відтворює істинні співвідношення вмісту колінів, які є в природі, в умовах природних фітоценозів. Нерідко виявлений в біопробі інгібітор у природі є активатором; дуже активні в біотесті речовини в природі швидко розсіюються або розкладаються і не діють так, як в експерименті з тестовими культурами. Даний недолік зумовлений тим, що в умовах короткочасного лабораторного дослідження важко або взагалі неможливо врахувати вплив наступних факторів:

- 1) вибірковість дії колінів на біотест і природний об'єкт;

2) зміни колінів під впливом специфічної мікрофлори ґрунту, реакції середовища, адсорбції, температури, світла, вологи, кисню та інших умов, які відрізняються від лабораторних;

3) взаємодії дослідних колінів з іншими активними сполуками, які є у фітоценозах.

Через це не можна надавати абсолютного значення результатам застосування біотестів та короткочасних лабораторних дослідів і переносити їх без перевірки на співвідношення колінів, які реально існують в природних ценозах. Крім того, бажано не обмежуватись одним біотестом, а застосувати систему біопроб, в основі яких лежали б різні фізіологічні процеси.

**Біопроба на проростання насіння.** Це підрахунок числа пророслого насіння на дослідному розчині порівняно з проростанням на дистилаті. За дослідний об'єкт беруть, наприклад, насіння редису, оскільки воно проростає найбільш швидко і дружно.

Зазвичай у редиски при температурі 26<sup>0</sup>С за 12 годин проростає 50% насіння, а потім решта. Висока енергія проростання бажана, бо чим активніше відбуваються обмінні процеси, тим більш чутливий організм до зовнішніх впливів (це – загальне правило, обов'язкове для всіх біологічних тестів). Також чим менша тривалість дослідів, тим менша небезпека мікробіальних змін у середовищі. Пророщування редиски відбувається в чашках Петрі на фільтрувальному папері. При цьому в чашку висівають одну або дві сотні насінин.

Оптимальне зволоження досягається при додаванні в чашку 5 мл води або досліджуваного розчину. Після цього висівають редиску, як правило у три чашки на варіант (300 або 600 насінин). Просіяна в чашках редиска знаходиться в темноті при температурі 26<sup>0</sup>С 11-12 годин, потім здійснюють перші підрахунки схожості. Якщо умови не дозволяють підтримувати таку температуру і пророщування відбувається при кімнатній, термін перших підрахунків відкладається на декілька годин. Потрібно домагатися, щоб

підрахунок схожості припав на момент, коли в контрольних чашках проросте точно 50% насіння.

Пророслою вважається насінина, у якої корінь прорвав насінневу оболонку. Потім вираховують середню схожість редиски по варіантах і виражають її у відсотках до відповідної схожості на дистилляті, яка приймається за 100%. Умовно називають такі дані «схожість при  $K=50\%$ ». Таку величину контролю взято для того, щоб виявити не лише інгібуючий, а й стимулюючий ефект. В момент, коли проростає половина насіння, активність процесу проростання досягає максимальної швидкості і, отже, максимальної чутливості до речовин, які впливають на ростові процеси.

В результаті розрахунків кожен варіант характеризується однією цифрою, а саме схожістю насіння в той момент, коли на контролі проросло точно 50% всього посіяного насіння. Такий спосіб математичного вираження концентрації активних речовин у водному розчині дозволяє уніфікувати результати в порівнювати між собою дані різних дослідів, проведених у різний час і при різних умовах, але у цього способу також є недоліки. Оскільки хімічна природа колінів різноманітна та невизначена, активність досліджуваних розчинів виражають в умовних одиницях, а саме міліграмах на літр кумарину – відомого інгібітора, прийнятого за стандарт. Розроблену шкалу для перерахунку схожості редиски при  $K=50\%$  в умовні кумаринові одиниці (УКО) показано на рисунку 4.1.

Визначення летких активних речовин за допомогою цього біотесту проводиться так само, тільки в чашки наливають чисту воду, а джерело летких речовин розташовують на підставці так, щоб контакт здійснювався лише через повітря.

Біопроби на насіння є досить надійними і стабільними; вони дають стандартні результати навіть у різних умовах здійснення. Завдяки наступним перерахункам схожості редиски при  $K=50\%$  вплив коливань температури та інших умов значною мірою нівелюється. Повторні випробування однакових

втяжок у різні пори року на насінні редиски різного походження давало тотожні результати.

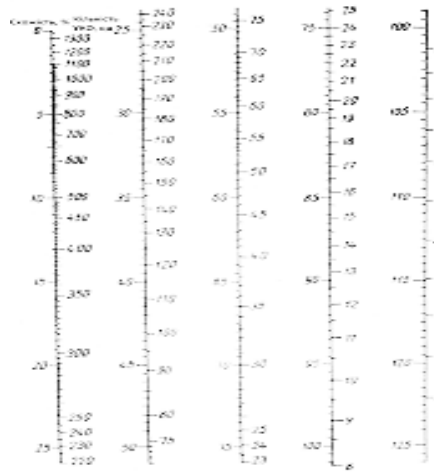


Рис. 4.1. Шкала для переводу даних (%) про схожість редиски (зліва) в умовні кумаринові одиниці (УКО) (справа) за А. М. Гродзинським

Вищесказане дає підставу використовувати описані біотести не лише для фізіологічних, а й для експериментально-геоботанічних досліджень. Також їх можна застосовувати для визначення колінів у плодах і насінні, ґрунті, післяжнивних рештках тощо.

Відомі досліді із використання біотестів на проростання редиски для визначення дії шкідливих промислових газів. Ці тести виявилися більш надійними для алелопатичних досліджень, ніж відомі біотести на відрізках колеоптелів, коренів тощо (на коренях крес-салату, висічках з листків, відрізках кореневищ пирію, коренях люпину білого, біопроби на леткі речовини за Г. Молішем).

**Визначення динаміки колінів у фітоценозі.** Найбільш надійним способом вивчення алелопатичних взаємовідношень є визначення колінів у безпосередньому оточенні рослин. Найбільш прямий і вірний шлях це вивчення нагромадження колінів у ґрунті або воді, якщо йдеться про водні рослини. Лише прямі докази нагромадження в ґрунті колінів можуть довести, що тут, можливо, проявляється алелопатичний вплив. Оскільки наявність колінів значно залежить від чинників середовища та змінюється протягом року, характеризувати наявність колінів в один якийсь період буде

недостатньо. Необхідно досліджувати їх динаміку та спів ставляти з динамікою росту.

Визначення вмісту колінів у ґрунті можна провадити такими способами:

1. Виготовлення витяжок та їх випробування на біот естах.

2. Визначення токсичності ґрунту шляхом посіву в чашках Петрі вівса, пшениці, тощо. Ґрунт можна наполовину змішати з піском, щоб він не злипався при зрошуванні. За контроль тут буде зразок ґрунту, взятий в безпосередньому сусідстві з дослідним.

3. Постановка вегетаційних дослідів на ґрунті, взятому безпосередньо з під рослин, які можуть накопичувати коліни.

Алелопатія здійснюється на фоні інших форм взаємодії рослин, тому, навіть маючи дані про динаміку колінів у тих чи інших точках фітоценозу, потрібно іще мати відомості про наявність речовин, вологість ґрунту тощо, щоб можна було зробити висновок про відносну роль хімічної взаємодії рослин.

Іще більш чіткі висновки можуть дати досліди, в яких вивчається алелопатична дія нерівноцінних за масою компонентів, наприклад дерев і трав (рис. 4.2).

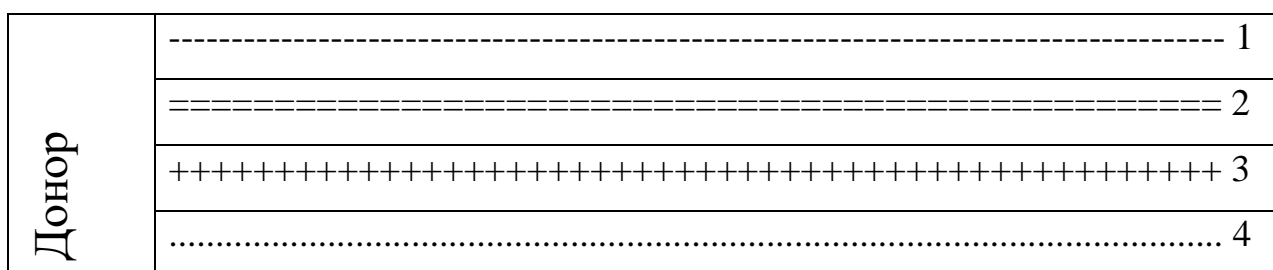


Рис. 4.2 Схема розташування посівів дослідних рослин (1, 2, 3, 4) по відношенню до донора (лісосмуги)

Донор, дерево, або знаходиться в центрі або висаджений у вигляді лісосмуги. Кожна ділянка з трав'янистими акцепторами є водночас і дослідною і контрольною. При наявності алелопатичного ефекту дослідні рослини, розташовані поблизу донора, будуть пригнічені; в міру віддалення їх ріст поліпшуватиметься. Нарешті, на певній відстані, де концентрація

колінів досягає оптимальних значень, має бути стимуляція росту дослідної культури. Це і буде найкращим доказом алелопатії, бо конкуренція за фактори життя дуже рідко може викликати стимуляцію росту.

**Взаємовплив насіння в чашках Петрі.** Методика таких дослідів проста і зручна. На вологому фільтрувальному папері розкладають насіння: одного виду – контроль, в різних сполученнях з іншим насінням – дослід. Проте результати використання такої методики дає мало корисної інформації. Справа в тому, що виділення насіння в умовах ґрунту швидко поглинаються й інактивуються; кількість насіння, яке потрапляє в ґрунт, здебільшого зовсім недостатня, щоб спричинити серйозний алелопатичний ефект. Також такі досліди в чашці Петрі не дає можливості прогнозування можливого польового ефекту. Для дослідів з визначення хімічної активності насіння чисто з науковою метою краще виготовити витяжку з нього, причому буде відома концентрація, і випробувати її на одній із біопроб.

**Вегетаційні досліди з колінами.** Ставлять вегетаційні досліди, в яких вивчають вплив опадів, зібраного в природному ценозі і розкладеного на поверхні вегетаційної посудини, або кореневих виділень, або ґрунтового фільтрату, або водних витяжок з листків чи інших частин рослин-донорів на ріст рослин-акцепторів і перебіг фізіологічних процесів в них. Подібні досліди є продовженням біопроб і дають дуже цінну інформацію, оскільки наближаються до природних умов більше, ніж останні. Але і результати подібних вегетаційних дослідів не можна беззастережно переносити на природні комплекси.

Представлені вище методи алелопатичних досліджень не можуть задовольнити вимоги глибоких досліджень. Дані методики є лише адаптовані традиційні методи під потреби вивчення алелопатичної взаємодії рослин. Існує очевидна необхідність створення спеціальних алелопатичних методик. Оскільки кожна екосистема становить складну динамічну систему з великою кількістю змінних компонентів, то в основі алелопатичних методик повинні лежати високотехнологічні комп'ютерні розробки.

## РОЗДІЛ 5. ХІМІЧНА ПРИРОДА РОСЛИННИХ ВИДІЛЕНЬ

Рослина, як і будь-який живий організм, веде безперервний обмін речовин з навколишнім середовищем. В період інтенсивного росту баланс цього обміну складається на користь рослини – вона втрачає менше, ніж поглинає через корені або засвоює в процесі фотосинтезу, вага її безперервно зростає. Проте навіть у цей період існують зустрічні потоки речовин. Вдень поглинається вуглекислий газ і виділяється кисень; вночі відбувається протилежний процес.

Те саме і при кореновому живленні: значна частина поглинутих іонів обмінюється на іони водню та органічних кислот; поглинання азоту, фосфору, сірки коренями відбувається одночасно з їх виділенням у вигляді мінеральних сполук.

Рослина являє собою електричну систему. Для підтримки внутрішньої рівноваги та вирівнювання потенціалів з навколишнім середовищем рослина виділяє іони, найчастіше аніони кислот, внаслідок чого кореневі виділення мають здебільшого кислий характер. Це один із механізмів виділення речовин рослиною.

Для здійснення процесів поглинання води й поживних речовин рослина змушена створювати велетенську поглинальну поверхню, яка є фактично незахищеною протоплазмою корневих волосків для максимально щільного контакту з водною фазою ґрунту, його газами та твердими частками. Це неминуче приводить до дифузії за межі рослин різних сполук за градієнтом концентрації. Тобто між рослиною та ґрунтом існують протилежно спрямовані потоки речовин.

Леткі речовини при нагріванні листків сонячними променями, певно просто випаровуються. Переповнені смоляні ходи перегріваються і виливаються назовні.

Під час старіння рослин знижується в'язкість цитоплазми та її вибіркова здатність, тому з віком знижується інтенсивність ростових

процесів та посилюється лізис і втрати речовин. Баланс складається вже не на користь рослин; вони втрачають органічні компоненти клітин і тканин.

Також існує спеціальне виділення через гідатоци, нектарники, залозисті волосини.

В певні періоди великих розмірів набуває виділення органічних речовин, обумовлене діяльністю комах, фітопатогенних збудників або несприятливих зовнішніх факторів («падь» на листках, витікання камеді тощо).

Важливо накопичувати дані про залежність видільної діяльності рослин від їх видових особливостей, віку, фізіологічного стану, навколишніх умов. На початку розвитку (гетеротрофна фаза) та перед відмиранням рослини відносна кількість виділень зростає. Екскрецію у рослин посилюють посуха, анаеробні умови, приморозки, отрути та інші шкідливі фактори. Екскреція летких речовин відбувається лише на світлі за винятком виділень квіток, які за власним фотоперіодизмом розпускаються вночі.

Зараз без відповіді залишається важливе питання: виділення рослин відбуваються спонтанно, незалежно, чи це реакція на появу у фітоценозі бажаних чи небажаних сусідів.

Всі типи виділень доцільно поділяти на активні, що відбуваються в результаті нормального фізіологічного процесу (наприклад гутація, виділення нектару, ароматичних речовин квітками) і пасивні, які спричиняються дією зовнішніх факторів (вилуговування речовин опадами, випаровування ефірних олій при нагріванні, виливання живиці, падь і т.п.).

Хімічна взаємодія рослин в просторі і в часі здійснюється різними способами при участі також різних гетеротрофних організмів, ґрунту, і багатьох інших факторів. Майже всі відомі на даний час екологічні механізми алелопатії зводяться в кінцевому рахунку до накопичення в ґрунті фізіологічно активних продуктів – колінів.

Хімічна регуляція в фітоценозі: кожна рослина створює навколо себе алелопатичну сферу, тобто нагромаджує коліни. Алелопатичні сфери всіх

рослин ценозу об'єднуються, утворюючи певний рівень колінів. Чим вищий цей рівень, тим гірше взагалі ростимуть компоненти ценозу; чим слабкіший ріст і нагромадження біомаси, тим менша продукція колінів.

У такий спосіб встановлюється певний характерний для даного ценозу рівень колінів, який є регулятором нагромадження біомаси, бо чим більша маса, тим більше продукується колінів, які затримують даліше наростання маси; зменшення рівня колінів не гальмує ріст, навіть стимулює його тощо. Далі, для певного фітоценозу разом з гетеротрофною частиною характерні коліни певного складу, до яких компоненти цього фітоценозу більш пристосовані, ніж чужі види. Цим самим алелопатично ценоз захищається від проникнення чужих видів.

Е.Л.Райс ділить інгібітори рослин на 15 груп:

- прості водорозчинні органічні кислоти, спирти з нерозгалуженим ланцюгом, аліфатичні альдегіди і кетони;
- прості ненасичені лактони;
- жирні кислоти з довгим ланцюгом;
- нафтохітони, антрохітони і комплексні хітони;
- терпеноїди і стероїди;
- прості феноли, бензойна кислота і похідні;
- корична кислота і похідні;
- кумарини;
- флавоноїди;
- таніни (гідроізолювані і конденсовані);
- амінокислоти і поліпептиди;
- алкалоїди і ціаногідрини;
- сульфідні і глікозидні в гірчичних маслах;
- сурини і нуклеозиди;
- різні (сполуки, які мають право бути одразу в двох чи трьох вищеназваних групах або, навпаки, які не ввійшли ні в одну з них, наприклад, етилен).

Виходячи із сучасних уявлень про механізми алелопатичної дії, ми можемо виділити такі головні групи колінів.

- Фенольні похідні (феноли, хінони, фенольні кислоти), які утворюються з листків і коріння і попадають в середовище ценозу при вилужуванні осадами, активному виділенні і, особливо, при мікробіальному розкладі відмерлих частинок і опавших листків рослин. Ці речовини в ґрунті як попередники гумінових кислот міняються в напрямку все більшого ускладнення і поляризації їх молекул з одночасним зменшенням фізіологічної активності.

- Продукти білкового розпаду – порівняно недовговічні в середовищі.

- Спирти, альдегіди, органічні кислоти, оксикислоти – утворюються в ґрунті при анаеробіозі.

- Мікробні метаболіти – олігодинамічні речовини, схожі на гібберелін, маразіїн, патулін, мольформін, антибіотики і інші, складної природи, діють при винятково слабких концентраціях.

- Терпени і інші жиророзчинні речовини, які синтезуються в групі “агрицер” або “петріхор”.

Рослини виділяють в зовнішнє середовище як специфічні речовини, властиві певному виду, так і неспецифічні, котрі, накопичуючись в великих кількостях, можуть володіти алелопатичною активністю. Продукти життєдіяльності рослин разом з метаболітами попутної мікрофлори утворюють в середовищі ценозу алелопатичну напругу.

В літературі відмічені факти стимулювання росту за рахунок дії фізіологічно активних речовин рослинного і мікробного походження. Дослідники вважають, що найбільшою алелопатичною активністю володіють фенольні сполуки, Е.Райс відмітив, що речовини саме цієї групи, які синтезуються вищими рослинами, є найбільш поширеними токсинами, що визначає їх участь в алелопатичній взаємодії.

Хімічна природа органічних речовин, які потрапляють в ґрунт у вигляді корневих виділень, післяживних залишків, які розкладаються

мікроорганізмами та їх метаболітів, визначається складом рослинного ценозу і сумою зовнішніх факторів, які впливають на процеси хімічних перетворень. Біохімічні засоби атаккування рослин працюють насамперед тоді, коли рослини одного виду знаходяться в конкурентних відносинах із рослинами іншого (наприклад конкуренція чагарників із травами). Водночас можлива хімічна взаємодія між представниками одного виду (аутоксичність або аутоалелопатія).

До фізіологічно активних сполук можна визначити такі групи сполук, що синтезуються в організмі рослини або є продуктами перетворення під час метаболізму ґрунтових сапротрофів, які живляться рештками рослинної органіки (табл. 5.1).

Таблиця 5.1.

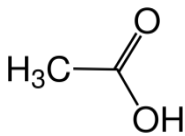
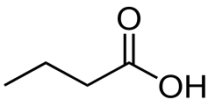
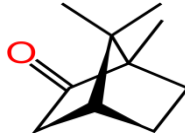
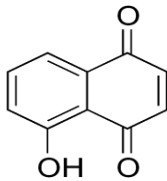
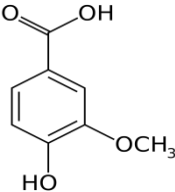
### Шляхи виникнення алелопатичних речовин

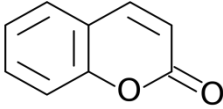
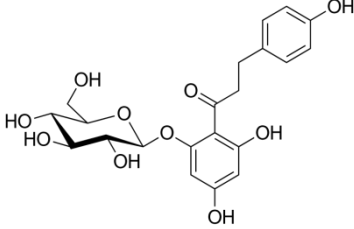
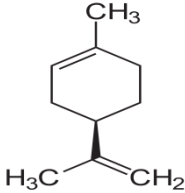
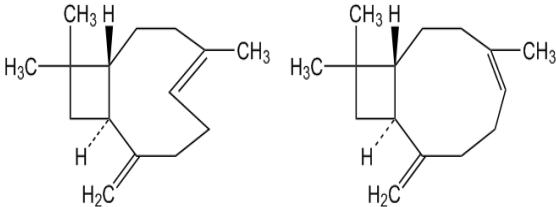
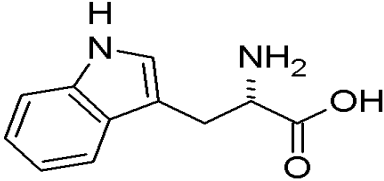
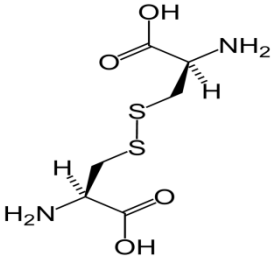
Джерело алелопатичних сполук	Шляхи синтезу
Речовини, синтезовані в рослинному організмі	Леткі речовини, що випаровуються з поверхні наземних частин рослин; сполуки, які виділяються корінням (ексуданти); змиви з листової поверхні; атмосферні змиви з опадів листя
Продукти біологічного перетворення речовин рослин	Продукти біотрансформації сполук зі складу опаду листя та інших наземних органів, які розкладаються; продукти розпаду корневих виділень
Метаболіти сапрофітних мікроорганізмів (бактерій, грибів), ризоплани ризосфери тощо	Токсини; стимулятори росту; інші чисельні фізіологічно активні сполуки

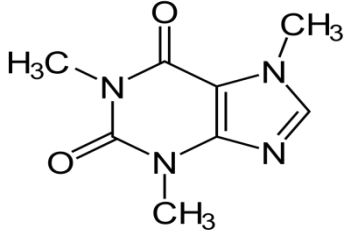
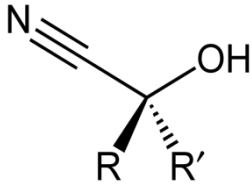
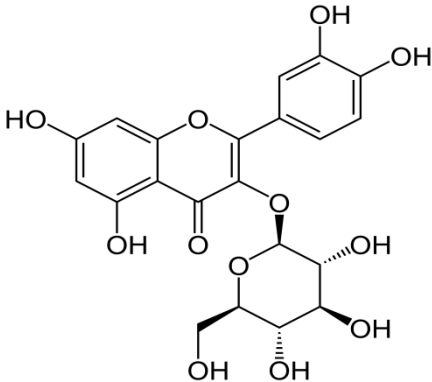
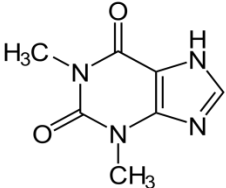
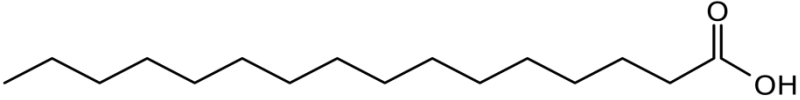
Основні групи сполук з алелопатичною активністю, які на сьогодні ідентифіковані під час алелопатичних досліджень в різноманітних фітоценозах та структурні формули деяких з них наведено в таблиці 5.2.

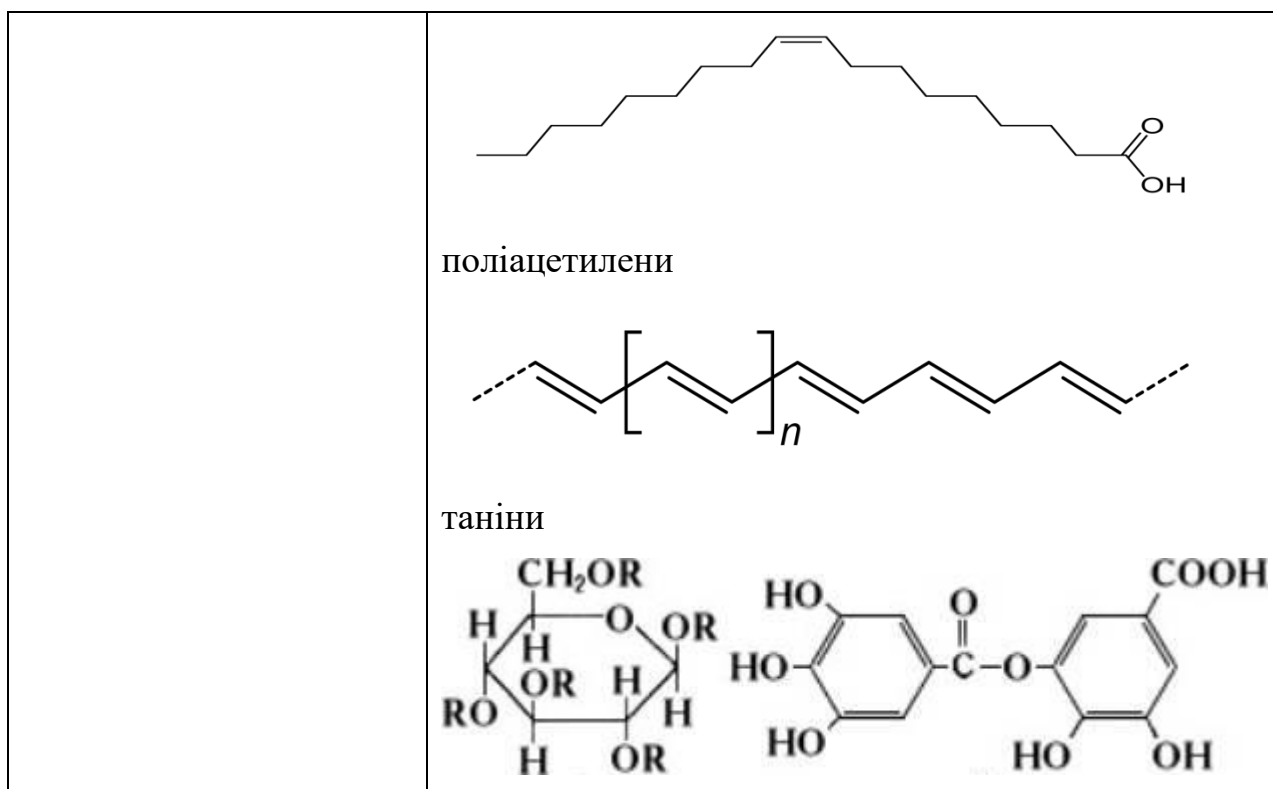
Таблиця 5.2.

**Класи хімічних речовин, до яких відносяться природні алелопатично активні сполуки**

Клас речовин	Алелопатичні речовини
Органічні кислоти	<p>Оцтова кислота</p>  <p>масляна кислота</p>  <p>солі оцтової, масляної та пропіонової кислот</p>
Прості лактони	<p>Протоанемонін, близький за будовою до</p>  <p>камфори</p>
Хінони	<p>Юглон</p>  <p>плюмбагін</p>
Прості феноли, фенольні сполуки	<p>Ванілінова кислота</p>  <p>n-Оксибензойна, n-кумарова, ферулова кислоти</p>
Кумарини	Кумарин

	 <p>ескулин, псоралени, умбеліферон, скополетин</p>
Флавоноїди	<p>Флоридзин</p>  <p>кварцетин</p>
Терпеноїди	<p>Монотерпени: лімонен</p>  <p><math>\alpha</math>-лінен та ін.;</p> <p>сесквитерпени: каріофілен</p> 
Амінокислоти	<p>Триптофан</p>  <p>Цистин</p> 

Алкалоїди	<p>Кофеїн</p> 
Ціангідрини	<p>Ацетонціангідрин</p> 
Глікозиди	<p>Глікозиди гірчичних олій</p> 
Пурини	<p>Теофелін</p>  <p>параксантин, теобрамін</p>
Інші	<p>Жирні кислоти:</p> <p>насичені (пальмітинова)</p>  <p>Ненасичені (олеїнова)</p>



Одна із відомих рослин, що здійснює ярко виражений фізіологічний вплив на інші види, це європейський чорний горіх *Tuglans regia*. Зазвичай зона дії речовин, які він виділяє листям, визначається загальним розміром площі крони дерева, в межах якої змиваються дані сполуки. В той же час, дана зона може бути збільшена з урахуванням довжини коренів горіха за рахунок кореневого виділення ними різноманітних хімічних токсичних сполук.

Встановлено, що горіх виділяє 4-глюкозид-1,4,5-тригідрокси-нафталін, який під час гідролізу перетворюється в юглон. Ця сполука відноситься до водорозчинних пігментів, які зумовлюють коричневий колір рук після тривалої роботи з оплоднем горіхів. Але її синтез відбувається лише в зелених органах рослин горіхів і вона зникає в зрілих плодах.

Юглон загалом виступає не лише інгібітором ростових процесів у дорослих рослин, а й проростання насіння. Даний інгібітор знаходиться в рослинних тканинах в безпечній нетоксичній попередній хімічній формі та лише в ґрунті перетворюється в активну форму з інгібуючими алелопатичними властивостями. Очевидно таке перетворення

відбувається під дією мікрофлори ґрунту, тому ця токсична сполука здатна знаходитись в ґрунтовому розчині навколо дерева-донора. Токсин юглон продукується практично всіма видами горіхів.

Юглон діє як інгібітор ростових процесів для більшості видів, які конкурують один з одним, але не для всіх. Більшість широколистяних трав страждає від юглону але види роду *Rubus* і лучний тонконіг *Poa pratensis* можуть існувати під деревами горіхів.

Існує ряд сполук, які набувають алелопатичних властивостей в результаті своєї трансформації в ґрунті (табл. 5.3).

Таблиця 5.3

**Речовини, що набувають алелопатичних властивостей внаслідок перетворення в активну форму з нейтрального попередника**

Рослина	Попередник	Реакція в біотрансформації	Алелопатично більш активний продукт
Сорго	Дурин	Ферментативний гідроліз	HCN, n-оксибензальдегід Ads by optAd360
Пшениця	Ферулова кислота	Декарбоксілювання	2-Метил-4-етинил-фенол
Персик	Амігдалін	Ферментативний гідроліз	HCN, бензальдегід

Основні шляхи синтезу різних груп алелопатично активних речовин представлені на рисунку 5.1.

Іще один приклад алелопатичних взаємовідносин - пригнічення кущами трав'янистих рослин в кліматичних зонах з дефіцитом вологи. Це так званий чапараль (ісп. *chaparral*, англ *chapparal*) - рослинне угруповання колючих чагарників, поширене перш за все в Каліфорнії, яке характеризується середземноморським кліматом (м'які, вологі зими та жаркі сухі літа) і відповідною флорою та фауною. Слово «чапарель» походить

іспанської мови, від слова *chaparro*, яке означає невеликий або карликовий вічнозелений дуб.



Рис. 5. 1 Основні напрямки синтезу різних груп колінів у рослинному організмі

Подібні рослинні угруповання знайдені також в п'яти інших регіонах з середземноморським кліматом у всьому світі, зокрема у басейні Середземного моря (де воно відоме як маквис), центральному Чилі (чилійський маторраль), Південній Африці (відоме як фінбош), та Австралії (Західний і Південній).

Однією з представниць подібних рослин є енцелія біла (*Enceslia farinosa*), що існує в пустелі Мохаве в Центральній Каліфорнії. Отруйна речовина, яка викликає обумовлює летальність однорічних рослин під кроною цього чагарнику, виділяється в середовище листям даного чагарнику, це 3-ацетил-6-метоксибензальдегід. Інший представник північноамериканських чагарників з родини складноцвітих – каучуконіс

гваюла (*Parthenium argentatum*), який виділяє коричну кислоту, що аналогічно діє на однорічні рослини, розташовані поруч.

Гальмування ростових процесів та загибель рослин, що обумовлені кореневими токсинами, спостерігається в даній місцевості також в каучуконоса гваюли сріблястої - *Parthenium argentatum*. Коріння представника флори даної місцевості виділяє сильний токсин - коричну кислоту (рис. 5.2), яка є автоалелопатичною речовиною.

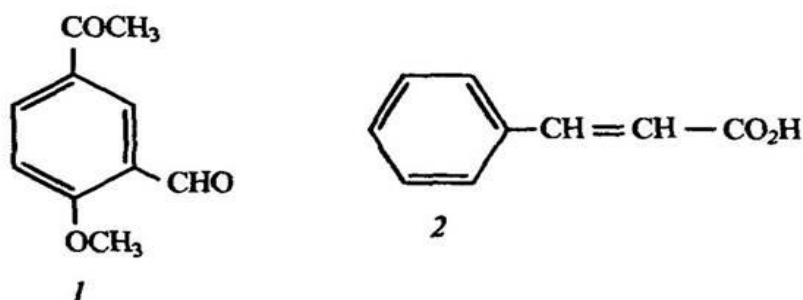


Рис. 5.2 Токсини пустельних чагарників: 1 - 3-ацетил-6-метоксибензальдегід *Euclesia farinosa*; 2 - корична кислота *Parthenium argentatum*

Дослідними спостереженнями показано, *Franseria dumosa* та *Thamnosma montana*, які вважають двома самими посухостійкими кущами Північної Америки, виділяють водорозчинні токсини, що не проявляють алелопатичну дію на сусідні однолітні рослини. Можливо токсини розкладаються мікроорганізмами ґрунту, а токсини *Euclesia farinosa* стійкіші до цієї дії.

Поширеними чагарниками чапаралія, який становить собою велику зону рослинності з малою кількістю атмосферних опадів уздовж вузької берегової смуги, є шавлія *Salvia leucophylla* та полин *Artemisia californica*. Біля кожної рослини цих видів або групи існує зона ґрунту від 1 м до 2 м завширшки, на якій нічого не росте. Далі зона пригніченого росту, де можна зрідка зустріти лише невелику кількість трав. І лише за нею починається зона лук з типовою для них флорою.

На сьогодні дослідженнями зафіксовано, що чагарники чапаралю виділяють леткі терпенові токсини, до яких належить також камфора (рис. 5.3).

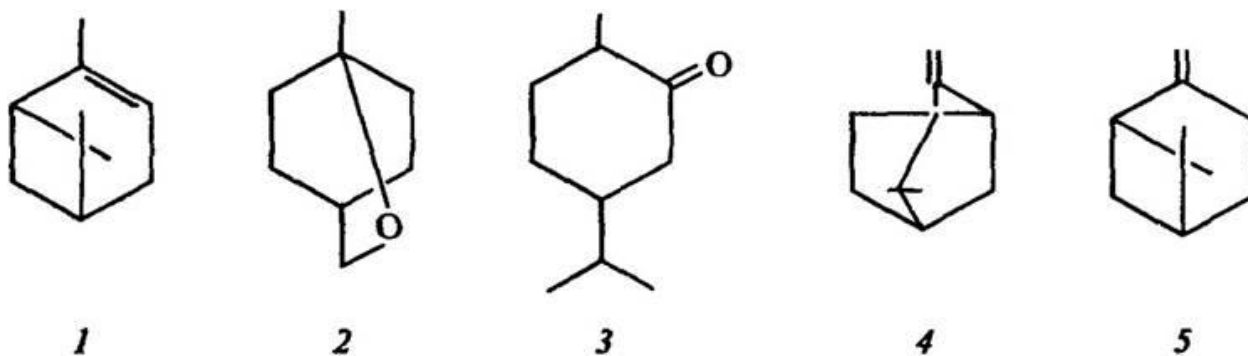


Рис. 5.3 Структура летких алелопатичних терпенів: 1 -  $\alpha$ -пінен; 2 - 1,8-цинеол; 3 - туйон; 4 - камфен; 5 -  $\beta$ -пінен

В куртинах терпени синтезуються в листі та випаровуються в атмосферу. Вони з часом осідають на навколишній ґрунт і залишаються там доти, доки атмосферні опади не активують ґрунтові мікроорганізми, які їх трансформують для своїх потреб. Ці терпени здатні навіть потрапити в тканини рослинного організму через воскові покриви коренів і насіння.

У шавлії *Salvia leucorhyla* серед різних терпенів найефективнішим є 1,8-цинеол і камфора, придатні також  $\alpha$ - і  $\beta$ -пінени, камфен. У полину *Artemisia californica* токсинами є 1,8-цинеол і камфора, містяться також туйон, ізотуйон та артемізакетон. Сесквитерпенові інгібітори р-кариофілен, бісаболен і хамазулен продукуються іще одним видом полину - *Artemisia absinthium*.

Цинеол,  $\alpha$ -феландрен,  $\alpha$ - і  $\beta$ -пінен виділяє також евкالیпт камальдульський (*Eucalyptus camaldulensis*), найбільше розповсюджений вид роду евкالیпт. Походженням він з Австралії, де росте на берегах річок, болотистих рівнинах, руслах пересихаючих річок. Наразі культивується по всьому світу.

Альтернарієва кислота, це токсин, який продукується *Altemaria solani* (факультативний паразит, гриб роду *Altemaria*) і спричиняє бурю альтернаріозну плямистість (некроз) пасльонових. Хвороба проявляється на

листяках за 15–20 днів до цвітіння. Втрати врожаю від шкодочинності альтернаріозу можуть сягати до 30–40 %.

До домінуючих в Каліфорнії чагарників в біомі чапаралю відносять також аденостому (*Adenostoma fasciculatum*), вічнозелений чагарник заввишки до 4 м. Листя дрібне, 4–10 мм завдовжки і 1 мм завширшки із загостреною вершиною, покрите легкозаймистими маслами, особливо у теплу погоду.

Ще один представник чапаралю - *Arctostaphylos glandulosa*, ендемік Каліфорнії, росте у чапаралі, листяних та хвойних лісах помірного кліматичного поясу на гранітних та піщаних ґрунтах. Це прямостоячий кущ, який досягає понад два метри у висоту. Стовбур нерівний і залозистий, виділяє липкі смоли.

Обидва вказані види кущів теж здатні впливати алелопатичним шляхом на трави. Листки даних видів не містить великої кількості терпенів. Водночас в них синтезується значна кількість водорозчинних фенольних сполук. В ряду цих інгібіторів найефективнішими и проростання трав'янистих рослин є похідні фенолу гідроксибензойна та гідроксикорична кислоти (рис. 5.4).

До стероїдів з алелопатичною та антибіотичною дією відносять дигітоксигенин - аглікан дигаланидів А, В і С, що синтезується в тканинах наперстянки пурпурової (*Digitalis purpurea*), і строфантин - аглікан конвалотоксин, який синтезується конвалією травневою (*Convallaria majalis*). Ці сполуки з класу, які синтезуються в клітинах рослин, утворюються з мевалонової кислоти або її попередника, є насправді лише деякими представниками із великого ряду сполук, що проявляють алелопатичну дію в природній екосистемі.

Для океанічного клімату Каліфорнії характерні тривалі берегові тумани, які викликають випадання конденсованої вологи на листя чагарників і в навколишній ґрунт. Такі умови сприяють ефективному перенесенню водорозчинних алелопатичних речовин у ценозі.

Алелопатичні сполуки, які у водорозчинному стані рухаються у фітоценозі, було виявлено в інших видах рослин різних районів Землі. У дерев дубу *Quercus falcata* та ликвідамбару смолоносного, або амбрового дерева *Liquidambar styraciflua*, які ростуть у Південній Каліфорнії та теплому помірному кліматі східного узбережжя Північної Америки, ідентифіковано токсини (зокрема, саліцилова кислота), що гальмують ріст підліска в місцях стікання атмосферної води з крон м місцевих дерев.

В тканинах папороті орляка звичайного (*Pteridium aquilinum*) синтезуються водорозчинні феноли (зокрема, кавова та ферулова кислоти), які пригнічують ріст трав. У даного виду рослин спостерігається також ефекти автоалелопатії, тобто пригнічення росту рослин цього самого виду.

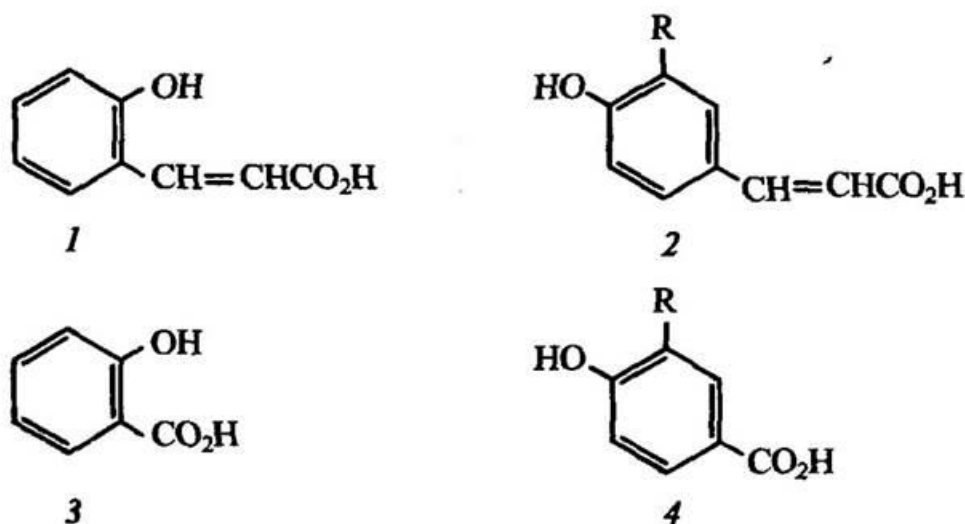


Рис. 5.4 Деякі водорозчинні алелопатичні речовини рослин:

1 - о-кумарова кислота; 2 - п-кумарова (R = H) або ферулова (R = OCH<sub>3</sub>) кислота, 3 – гідрокорична кислота; 4 – гідроксибензойна кислота;

До речовин, які проявляють алелопатичну дію та токсичні для рослин, належать небілкові амінокислоти, яких у рослин знайдено понад 450. Їхня токсичність пов'язана з тим, що аміноацил-тРНК-синтетази, чутливі до цих токсинів, активують небілкові амінокислоти та не відрізняють їх від білкових. Наслідок цього - зниження синтезу білків.

Подібний вплив здійснює аналог проліну - азетидин-2-карбоксикислота, яка, як і небілкові амінокислоти, токсична не тільки для рослин, а також для інших організмів, зокрема фітофагів (рис. 5.5).

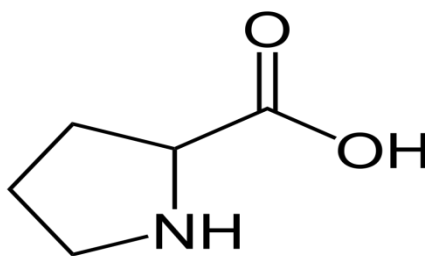


Рис. 5.5 Пролін, гетероциклічна амінокислота.

Амінокислоти, які виділяються рослинами є одним із основних джерел живлення мікроорганізмів і можуть реутилізуватися і іншими видами рослин. Реутилізовані амінокислоти здійснюють різний фізіологічний вплив на всі системи життєзабезпечення рослин, частково посилює галузнення кореневої системи (аспарагінова і глутамінова кислоти) (рис. 5.6).

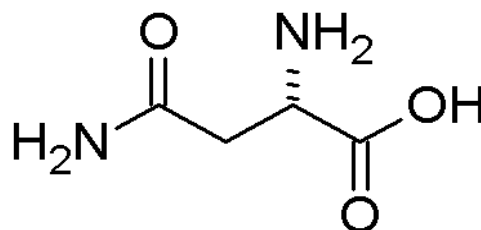


Рис. 5.6 Аспарагінова кислота

Властивостями ендогенних регуляторів росту володіють триптофан, цистин, пролін. Деякі з амінокислот засвоюються організмом як вихідні продукти для синтезу гормонів і ферментів, інші піддаються розпаду і використовуються в якості енергетичного матеріалу. Амфотерні амінокислоти можуть також виконувати роль джерела поживних речовин при поступанні в клітину, на рівні процесу трансляції, тобто синтезу полімерних пептидних ланцюгів, і в утворенні алкалоїдів.

Хімічний склад корневих виділень різний: органічні кислоти, амінокислоти, вуглеводи, фенольні сполуки, ферменти, вітаміни і інші. З них великий інтерес мають амінокислоти, котрі, як встановлено дослідниками, займають після цукрів найбільшу частину серед речовин, які виділяють рослини. Доведено, що виділення амінокислот життєвими клітинами кореня є

активним фізіологічним процесом. Амінокислоти утворюються також при мікробіальному розкладі білкових речовин рослинних залишків.

Велику роль в накопиченні амінокислот відіграють мікроорганізми. Дослідами встановлено, що бактерії синтезують амінокислоти в ґрунті, в великих кількостях виявлені аланін і глютамінова кислота (рис. 5.7). Динаміка синтезу амінокислот корелює з розвитком мікроорганізмів. В культурних рідинах різних мікроорганізмів - спороносних і неспороносних бактерій, дріжджів, грибів і інших виявлені амінокислоти.

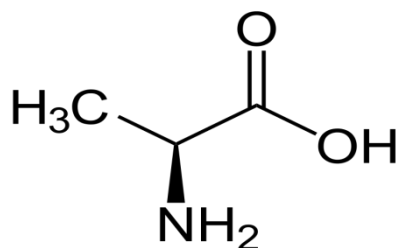


Рис. 5.7 Аланін

Амінокислоти є одним з джерел азотного живлення для вищих рослин. Вони здійснюють різну фізіологічно - біологічну дію на рослини. Одні з них стимулюють розвиток надземних органів (аланін, гліцин), інші підсилюють галуження кореневої системи (аспарагілова, глютамінова). Властивостями ендогенного росту володіють триптофан, цистин, пролін. Крім того, амінокислоти служать поживним середовищем для мікроорганізмів, здійснюють великий вплив на формування специфічної мікрофлори.

Отже, амінокислоти є дуже лабільним класом органічних речовин в субстраті, так як виділення їх є фізіологічною функцією рослинного організму, а накопичення знаходиться в залежності від кількості білкових речовин рослинних залишків і кількості мікроорганізмів.

Ризобітоксин - 2-аміно-4 (2-аміно-3-оксипропокси)-транс-бутенова кислота інактивує  $\beta$ -цистотионазу, що інгібує хімічне перетворення метіоніну в етилен і викликає ярко виражений хлороз молодого листя. Серед алелопатичних інгібіторів поліпептидної природи є вікторин, який синтезується збудником гельмінтоспоріозу вівса *Helminthosporium victoriae*;

карбоксин *Helminthosporium carbonum*; мікомаразмін *Fusarium oxysporum*, який викликає прив'ядання листя томатів, та ін. (рис. 5.8).

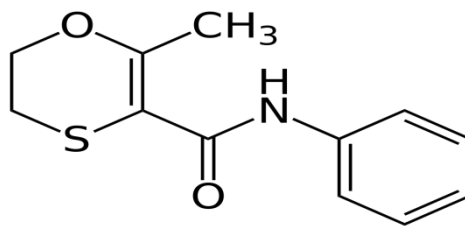


Рис. 5.8 Карбоксин

З насіння сосни червоної (*Pinus resinosa*) в результаті лабораторних експериментів виділено малонову, цитринову та фумарову кислоти, які інгібують своєчасне проростання зооспор і ріст *Pythium afertile*. Листя буряку, томата, редису, корінці моркви також здатні виділяти леткі інгібітори росту, серед яких альдегіди оцтової та пропіонової кислот, ацетон, метанол і етанол. При розкладі післяжнивних залишків жита ідентифіковано оцтову та масляну кислоти.

В ході лабораторних та вегетативних дослідів ідентифіковано ще велику кількість рослинних інгібіторів, які мають значну алелопатичну дію на морфо-фізіологічні процеси в інших рослинних організмах. Одними з таких речовин є лактони (рис. 5.9).

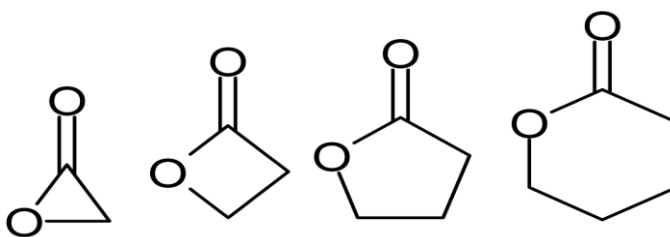


Рис. 5.9 Лактони:  $\alpha$ -ацетолактони,  $\beta$ -пропіолактони,  $\gamma$ -бутиролактони, і  $\delta$ -валеролактони

До простих лактонів належать и-сорбітонова кислота, інгибує такі процеси як проростання насіння, ріст проростків, життєдіяльність деяких видів мікроорганізмів. Деякі види жовтцю (курачої сліпоти) *Ranunculus* здатні синтезувати ранункулін і протоанемонін, які теж негативно впливають на проростання насіння та ріст багатьох видів бактерій. Простими лактонами є також ряд антибіотиків, зокрема патулін і пеніцилова кислота

гриба *Penicillium cyclosporum*. Патулін синтезується в міцелії ряду грибів і інгібує також ріст вищих рослин.

Рослини та деякі гриби здатні синтезувати різноманітні антрахінони (рис. 5.10). Прикладом таких сполук можуть бути гельмінтоспорин *Helminthosporium graminium* та ін.

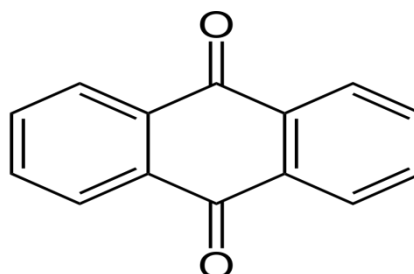


Рис. 5.10. Антрахінон

Ще одну велику за асортиментом групу алелопатично активних речовин становлять терпеноїди та стероїди, які в хімічному плані утворюються з мевалонової кислоти або її попередника (рис. 5.11). Монотерпеноїди є основними компонентами етерних олій ефірних рослин.

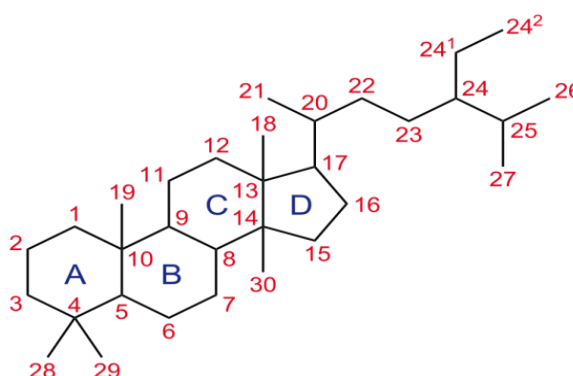


Рис. 5.11 Стероїд

У взаємодії рослин і мікроорганізмів значна роль належить фенольним сполукам, як найбільш поширеним і персистентно стійким фізіологічно активним речовинам, які утворюються внаслідок деструкції поживно-корневих залишків. За даними Фляйга і його працівників, джерелом появи фенольних сполук в ґрунті є лігнін і дубильні речовини. При розкладі лігніну в ґрунті залишається багато речовин, котрі затримують процеси росту рослин. Фенолкарбонові кислоти та їх похідні в процесі гумусоутворення полімеризуються, але, перебуваючи в моно- і олігомерних

формах, вони володіють високою фізіологічною активністю. Причому вміст фенолкарбонових кислот міняється в залежності від фаз розвитку рослин, їх біологічних особливостей, доз, які застосовуються і форм удобрювань (рис. 5.12). Встановлено, що фенольні сполуки, які знаходяться у ґрунті у вільному або в слабо зв'язаному стані, можуть здійснювати негативний вплив на ріст, тоді як вміст зв'язаних фенольних сполук дозволяє говорити про процеси гумусоутворення, які проходять в ґрунті під різними культурами, в залежності від їх способу вирощування і типу мінералів.

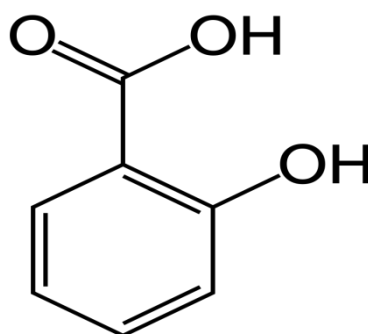


Рис. 5.12 Фенолкарбонова кислота

Так Крупа і Дзюбенко, Крупа і Флурська, які вивчали більше двох десятиріч біохімічну ситуацію в ґрунтах під озимою пшеницею, констатували те, що фенольні сполуки є показником алелопатичної напруги в агрофітоценозах. До цього висновку дійшли дослідники більше 100 наукових установ США, які вивчали роль алелопатичних взаємодій в землеродді, головним чином в зв'язку з впливом, який здійснює на культурні рослини залишок рослин, що розкладаються, особливо з все більш широким застосуванням їх для мульчування ґрунту.

З дегідрошикімової кислоти в результаті чисельних хімічних реакцій утворюються галова та протокатехолова кислоти, які відносяться до фенолів. Взагалі прості феноли, бензойна й корична кислоти та їхні похідні відносяться до поширених в ценозах алелопатичних речовин з сильною морфо-фізіологічною дією. Флорогліцин і п-оксибензойна кислота утворюються при розчепленні флоридзину під час процесів анаеробного гниття решток коріння яблуні.

У змивах колоній грибів роду *Aspergillus* (*Arctostaphylos glandulosa*) виявлено гідрохінон, галову, протокатехову, ванілінову, *n*-оксибензойну, бузкову кислоти, арбутин (рис. 5.13).

З фенілаланіну, або тирозину, хімічно легко синтезуються корична кислоти та її похідні, дуже поширені в рослинах алелопатично активні сполуки. Кумарини є лактонами *o*-оксикоричної кислоти з бічними ланцюгами різних карбонових скелетів. Типовими прикладами є кумарин і ескулин. Деякі похідні коричної кислоти (хлорогенова, ферулова плодів *Camellia alyssum* тощо) також пригнічують ростові процеси на рівні клітини та заважають проростанню насіння. У листках яблунь знайдено *p*-кумарилхіну й хлорогенову кислоти. Серед інгібіторів рослин виявлено також феранокумарини.

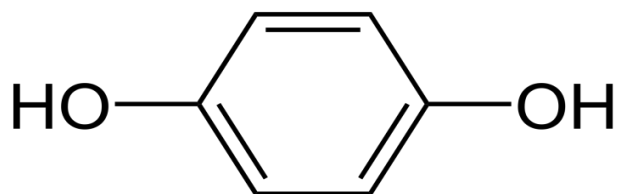


Рис. 5.13 Гідрохінон

Значний перелік алелопатично активних сполук становлять гідролізовані таніни, до складу яких входять талова, диталова, елагалова, хебулова, гексаоксидифенолова та інші кислоти, а також конденсовані таніни. До них належать алкалоїди, ціангідрини, пурини й нуклеозиди, сульфіді і глікозиди гірчаної олії та великий ряд рослинних інгібіторів, хімічну будову яких на даний час іще не ідентифіковано.

Дослідження взаємодії рослин дає змогу виявити особливості структури рослинного світу. Під час вивчення взаємодії водної рослинності на рівні окремих організмів було виявлено, що процеси розкладання наземної частини рогозу широколистого *Typha latifolia*, ситнягу болотного *Eleocharis palustris*, лепешняку великого *Glyceria maxima*, лепехи звичайної *Acorns calamus*, куги озерної *Schoenoplectus lacustris* та ін., пригнічує нормальний ріст паростків очерету звичайного *Phragmites australis*.

Інтенсивний алелопатичний вплив помічено під час дослідження інших водних рослин. Так, наприклад, встановлено пригнічення росту бульб гідрїли мутовчатої (*Hydrilla verticillata*) саліциловою та галовою кислотами, інгібування росту *Lemna minor* флавоноїдами, похідними кумарину та іншими сполуками.

Екстракти бразенїї Шребера (*Brasenia schreberi*) гальмують нормальний розвиток ряду бактерій, а також паростків салату.

Певна хімічна взаємодія між рослинами може бути опосередкована тваринами. Типовим прикладом є вплив алелопатичних речовин листя евкаліпта *Eucalyptus globosus* (фенолів, терпенів та ін.) на ріст трав'янистої рослинності (*Trifolium repens*, *Sinapis*, *Festuca rubra*, *Themeda australis*). Дані сполуки надходять у ґрунт з екскрементами жука *Paropsis atomaria*, який постійно живиться лише молодими листками евкаліпта.

Також було доведено, що кофеїн, що міститься в плодах та листковому опаді кавового дерева пригнічує ріст та проростання власного насіння. Екологічне значення такої аутоксичності можливо попереджає критичне збільшення щільності власної популяції. Кофеїн інгібує проростання й інших видів, наприклад насіння амаранта. Деякі інші дерева і не тільки (яблуня, соняшник, персик) також здатні створювати ауто токсичні сполуки.

**Речовини рослин, що впливають на ріст фітофагів.** Чисельні вторинні метаболіти рослин проявляють здатність впливати на гормональну систему, ріст та розмноження фітофагів. Широко відомі речовини рослин, які порушують розвиток безхребетних тварин. Гормон линьки комах – екдїзон, виявлений у 70 видів голонасінних та представників 73 родин покритонасінних, у вигляді фітогормонів - фітоекдїзонів (рис 5.14). Часто фітоекдїзони мають більшу гормональну активність, ніж гормони самих рослин. Ще один гормон, який регулює зміну личинкових стадій у комах - ювенільний, також виявлений в багатьох рослинах. Деякі рослини містять речовини, які відповідають гормонам линьки. Так плюмбагін із тропічної

рослини *Plumbago capensis* (свинчатка капська) інгібував у досліді фермент хітинсинтетазу, необхідний для синтезу кутикули комах. Порушення розвитку комах під впливом названих вище сполук виражалось у зупинці розвитку комах на одній із личинкових стадій, в утворенні комах, не вкритих кутикулою, або навпаки утворювалися комах з декількома шарами кутикули, коли попередня не була скинута, а по ній наростала нова. В результаті відбувалось порушення будови ротового апарату і комахи гинули з голоду.

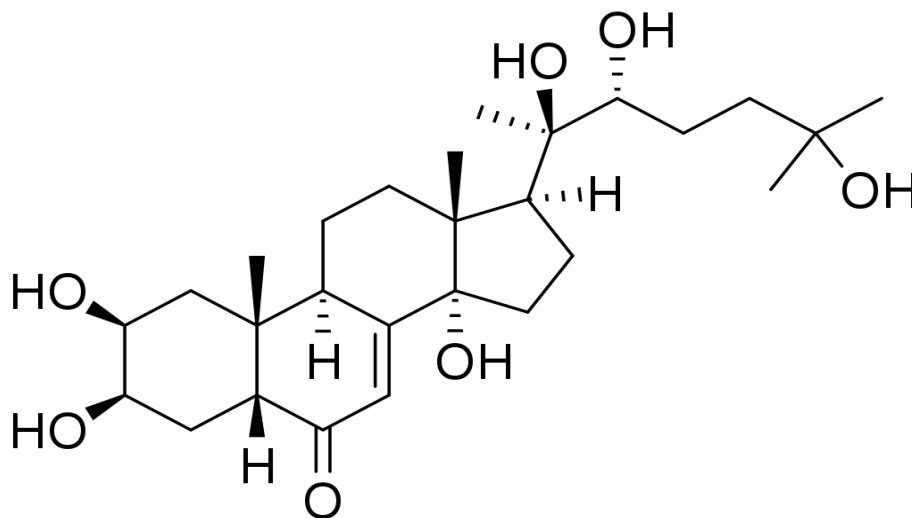


Рис. 5.14 Екзідон

Деякі вторинні метаболіти рослин не викликали загибелі фітофагів, але приводили до різкого зниження їх плодючості. Такі речовини називають стерилантами. У великих концентраціях такі сполуки приводять до загибелі комах. В реальних екосистемах саме цей тип взаємодії (зв'язаний з надходженням в організм фітофагів невеликих доз таких речовин) зустрічається не рідше, ніж прояв летальної токсичності. Так пари олії лепехи *Acorus calamus* викликають стерильність у самців домашньої мухи, самок довгоносиків та ряду інших комах.

Речовини рослин, що впливають на плодючість хребетних тварин можна розділити на наступні групи:

- інгібітори та стимулятори плодючості гормонального типу;
- інгібітори плодючості інших типів;
- мутагени, концерагени, антиконцерагени.

Зараз вважається доведеним наявність жіночих (естрон, естрадіол) та чоловічих (тестостерон, андростенедіон) гормонів в насінні, квітах і пилку різних рослин. Окрім цього у рослин виявлені речовини, які за структурою не є жіночими гормонами, але мають аналогічну дію. Для речовин такого типу запропоновано назву «фітоестрогени». Наприклад збільшення термінів випасу овець на полях з конюшиною лучною *Trifolium pratense*, в Австралії приводило до зниження їх плодючості. Причиною було споживання рослин, що містили речовини з групи ізофлавонолів. Вони були виділені з конюшини і були за структурою подібні до естронів.

Серед інгібіторів плодючості інших типів необхідно відмітити тетрагідроканабіол – діючу речовину марихуани, яке, як показав ряд експериментів, зменшувало плодючість лабораторних мишей та збільшувало у них частоту хромосомних порушень (рис. 5.15).

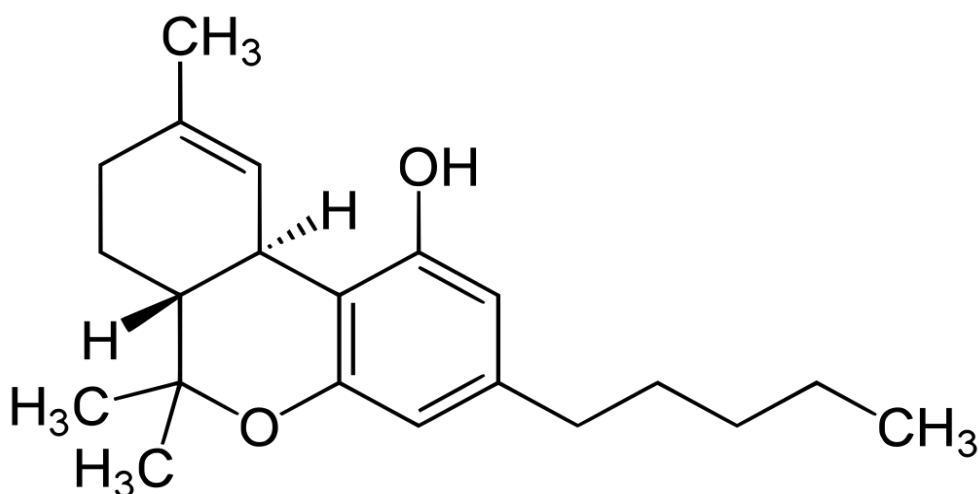


Рис. 5.15 Тетрагідроканабіол

Такі ж наслідки спостерігали і в нащадків мишей. Із насіння бавовнику виділено полі фенол госсипол, який порушував статеву функцію у самців щурів в ряді експериментів. Після припинення його введення контрацептивний ефект зникав.

Серед рослинних мутагенних речовин необхідно в першу чергу назвати алкалоїди. Часто зустрічається в рослинах кверцетин (похідна флювоноїдів), який індукує мутації в культурі клітин ссавців. Показано також, що пірролідидинові алкалоїди концентрагенні для гризунів. В рослинах

зустрічаються також і антиканцерогенні речовини, до яких відносять антиоксиданти.

**Механізми захисту рослин від патогенів.** Речовини, що забезпечують стійкість рослин до різноманітних патогенних мікроорганізмів три групи. До першої відносять сполуки, які постійно присутні в рослині. Їх називають преінфікаційними сполуками. Багато преінфікаційних сполук захищають рослин від тварин та приймають участь у алелопатичному стримуванні інших рослин. Серед них переважають речовини фенольної природи, наприклад кате хол та протокатехолова кислота із цибулі. Із серцевини деревних рослин виділені терпени та феноли, що заважають розвитку грибкових захворювань. Гниття плодів, наприклад яблук припиняє цианідін. У багатьох рослин поблизу місця бактеріального ураження накопичуються різноманітні ароматичні сполуки. Так у картоплі такі сполуки в місцях ураження мають концентрацію у 2-3 рази більшу за норму.

Речовини другої групи утворюються із накопичених неактивних попередників. Так, фенольні речовини перетворюються у високотоксичні хінони, які можуть конденсуватися з аміносполуками у ще більш токсичні речовини. Утворення хінонів із фенолів каталізує фермент, який починає діяти лише після того як токсини зруйнують клітинні мембрани.

Речовини третьої групи синтезуються після інфікування рослин, вони називаються фітоалексини. За своєю структурою фітоалексини дуже різноманітні. До них відносяться ізофлавоноїди (родина маревих і бобових), поліацетилени (родина складноцвіті), терпени, терпеноїди та їх похідні (молочайні, пасльонові, мареві, в'юнкові), бензойні кислоти (родина зонтичні). Біосинтез фітоалексинів різко пришвидшується під дією хімічних речовин – елісаторів. Елісаторами входять до клітинних стінок патогенну чи самої рослини, різноманітні вуглеводи, глікопротеїни, ліпіди, жирні кислоти. Властивості елісаторів мають деякі синтетичні речовини, солі важких металів, ряд пестицидів та детергентів. Синтез фітоалексинів активізується також в умовах температурного шоку, впливу УФ-радіації. У деяких

паразитичних грибів виявлено утворення супресорів – речовин, що подавляють синтез фітоалексинів в рослині-хазяїні.

**Біохімічний вплив грибів і бактерій на вищі рослини.** Речовини, що опосередковують взаємовідносини між паразитичними грибами та мікроорганізмами, виступають регуляторами на ділянці, де відбувається розділення енергетичного потоку на детритний та пасовищний трофічний ланцюг. Та частина рослинної біомаси, яка буде доступною для мікроорганізмів і буде ними засвоєна, або розкладена, піде по детритному трофічному ланцюгу. Тим самим хімічні засоби захисту рослин, як і біохімічні засоби нападу у мікроорганізмів і грибів, набувають функцію екологічних регуляторів, та, до деякої міри і ценозних регуляторів.

Біохімічні засоби нападу грибів на рослини дуже різноманітні. Фітотоксини грибів являють собою суміш глікопротеїнів та низькомолекулярних фенольних речовин.

Серед токсинів грибів, які привертають увагу до себе як прообрази гербіцидів, можна згадати такі як церкоспорин (токсини, що активуються світлом). Під час освітлення церкоспорин утворює синглетний кисень та супероксид, що пошкоджує листки під час пероксидного окислення їх мембранних ліпідів.

Деякі гриби утворюють гормони, що стимулюють швидкий ріст трав у висоту. Стебла неприродно витягуються і хиляться під власною вагою, рослина стає слабшою і доступною для сапрофітних грибів. Так, патоген рису грибок гібберелла утворює речовину, яку назвали гібберелліном. Гіббереліни адсорбуються ґрунтом і можуть зберігатися в ній, що визначає їх екологічне значення.

Гриби і бактерії можуть синтезувати поліцукрові клеї та слизові маси, які закупорюють судини рослин. Фітопатогенні грибки і бактерії виробляють ферменти, що руйнують клітинні стінки рослин – пектинази та целюлази. Ряд мікроорганізмів і грибів синтезують ферменти, які модифікують або взагалі руйнують захисні хімічні сполуки рослин. Ферменти грибів і мікроорганізмів

відіграють надзвичайно велику екологічну роль. Завдяки сильному ферментативному апарату вони виконують свою біосферну роль редуцентів, що руйнують органічну речовину.

## РОЗДІЛ 6. ВИДІЛЬНІ МОЖЛИВОСТІ РОСЛИН

Рослина, як і будь-яка інша жива система веде безперервний обмін речовин із зовнішнім середовищем. В період інтенсивного росту баланс такого обміну складається на користь рослини – вона втрачає менше, ніж поглинає через корені, або створює суху речовину за рахунок фотосинтезу, тому її вага безперервно збільшується. Але навіть в такі періоди зустрічні потоки речовин залишаються. Поглинаючи вуглекислий газ на світлі, вона одночасно виділяє кисень; вночі все відбувається навпаки. Теж саме і при ґрунтовому (кореновому) живленні: значна частина поглинутих іонів обмінюється на іони водню та органічних кислот; поглинання азоту, фосфору, сірки відбувається одночасно з їх виділенням у вигляді мінеральних сполук. Значка частка поглинутого калію виділяється назовні.

Окрім цього потрібно враховувати електрофізіологічні регуляторні моменти. Рослина має на рівні цілого організму, тканин та клітин внутрішні потенціали дії та спокою. Для підтримки внутрішньої рівноваги та вирівнювання потенціалів із середовищем рослина виводє в середовище іони. Найчастіше це аніони кислот. Внаслідок чого кореневі виділення мають здебільшого кислий характер.

Для здійснення поглинаючої функції рослина повинна створювати гігантську поглинаючу поверхню, причому слабо захищеної або взагалі незахищеної протоплазми клітин, які контактують з ґрунтовим розчином. За це рослина розплачується, втрачаючи внаслідок звичайної дифузії або вилуговування різні сполуки, в основному з амфотерними властивостями або електрично нейтральні. Такі процеси можна розглядати як неминучі втрати під час поглинання води та розчинених мінеральних речовин.

Леткі речовини при нагріванні сонячними променями напевне просто випаровуються. Наповнені смоляні ходи при нагріванні очевидно також виливаються назовні.

Старіння рослин супроводжується зниженням в'язкості та затриманої здатності протоплазми; тому вікові зміни в рослині супроводжуються посиленням лізису та втратами речовин організмом.

Важливо згадати і спеціалізовані органи рослини, через які відбувається виділення речовин. Це гідатоди, нектарники, залозисті волосини. Також існує позаклітинний рух газів та речовин, які виділяються на стиках клітинних стінок епідермальних клітин.

За певних умов середовища та стану рослини великих розмірів набуває в певні моменти вегетації набуває виділення органічних речовин, спровоковане діяльністю комах, фітопатогенних збудників або несприятливих факторів середовища (утворення «паді» камеді на стовбурах та листках та інше).

Вікові особливості процеси виділення речовин у зовнішнє середовище мають наступний характер, на початку розвитку та під час відмирання відносна кількість виділених речовин зростає. Екскреційну здатність рослин посилюють посуха, анаеробні умови, приморозки, отрути та інші несприятливі фактори середовища.

Надзвичайно важливою є відповідь на питання: відбувається виділення з рослин спонтанно, незалежно чи це є відповідь на присутність поруч небажаних сусідів по фітоценозу? В останньому випадку це підтвердження агресивної алелопатичної відповіді рослин.

Всі типи виділень ділять:

- 1) виділяються в результаті нормального фізіологічного процесу (гутація, виділення нектару, ароматичних речовин квітками тощо);
- 2) виділяються після провокування зовнішніми факторами (вилуговування речовин опадами, випаровування ефірних олій при нагріванні, виливання живиці, падь та інші).

Виділеннями часто називають навіть ті речовини, що потрапляють в середовище при розкладанні відмерлих органів рослин, опалих листків, гілок, коренів оцвітини тощо. Їх називають посмертними. Так як вони надходять з відмерлих тканин і рослин.

Розглянемо деякі відомості про різні типи рослинних виділень та їх можливу участь у взаємодії рослин.

**Насіння та плоди.** Виділення речовин з насіння відбувається під час стану спокою та в природних умовах і проростання. Цей процес в основному має пасивний характер – речовини вимиваються, вилугуюються дощем, росою або дифундують в ґрунтовий розчин.

Під час проростання насіння виділяє інгібітори росту, які знижують енергію проростання насіння того ж виду або представників інших видів. При несприятливих умовах взаємодія насіння різних рослин проявляється сильніше, ніж за оптимальних умов. Дія інгібіторних хімічних речовин неспецифічна та залежить від концентрації.

В багатьох алелопатичних досліджах підтверджено, що вміст інгібіторів в окремих частинах плоду або супліддя зростає в міру віддалення від насінини, що є цілком логічним. У плодових оболонках незабаром після досягання плодів виникають дуже токсичні речовини.

Загалом дослідники прийшли до думки про те, що виділення органічних речовин з насіння та плодів не мають суттєвого значення у впливові одних вищих рослин на інші, оскільки виділення відбувається лише в період проростання, а концентрація ідентифікованих сполук недостатньо висока, щоб виявити активність в природних умовах. Можливо винятком з цього міркування можна вважати випадки накопичення великої кількості багатих на інгібітори генеративних органів при опаданні плодів з дерев, коли вони щільним шаром вкривають ґрунт під рослинами. Також існує припущення про неминучу необхідність виділення рослинами речовин циклічної будови та які повинні бути виділені із рослини. Тому у рослин в умовах жаркого сухого клімату напівпустель виділяються леткі терпени

(шавлії, полини), а в гірських умовах з більш вологим кліматом (дощі, туман, роса) виділяються водорозчинні фенольні сполуки.

**Кореневі виділення.** Незважаючи на чисельні та тривалі дослідження цього питання залишається багато проблем у розумінні механізмів та характеру корневих виділень.

Під час досліджень корневих виділень широко застосовувались водні культури, так як вважалось, що виділення у водний поживний розчин та у ґрунт мають приблизно однаковий характер. Як і загалом про виділення речовин рослиною, про кореневі виділення існує дві точки зору. Одна говорить про те, що існує активне виділення ексудатів із рослини за нормального звичайного стану рослини. Інша стверджує, що виділення речовин коренем відбувається внаслідок дії тих чи інших несприятливих умов, коли клітини кореня неспроможні затримати речовини і вони вільно дифундують у середовище. Існує твердження, що втрати речовин коренем пов'язані з порушенням метаболізму, і не є нормальним виявом життєдіяльності.

Існувала навіть думка про те, що інтактні корені, які не мали пошкоджень під час досліду, виділяють дуже мало речовин, або взагалі не виділяють, тому нема потреби вивчати кореневі виділення, так як їх роль в алелопатії незначна або взагалі відсутня.

Та все ж очевидно виділення речовин коренем є активним процесом, протилежним поглинанню, а саме: органічні виділення з'являються на поверхні кореня, покривають її тонким шаром і можуть обмінюватися на іони, які знаходяться в ґрунтовому розчині, або адсорбовані на поверхні твердої фази. Теорії надходження речовин до рослини із ґрунту передбачають обмін молекул чи іонів, які поглинаються на карбонату, бікарбонату, водню та молекули невеликих органічних сполук, що виділяються коренем.

Причини розбіжності в думках дослідників з цього питання можуть бути обумовлені використанням різних методів під час вивчення корневих

виділень рослин. Кореневі виділення треба ізолювати від дії мікроорганізмів і ресорбції рослинами донорами. Цього можна досягти застосуванням стерильних культур.

Очевидно, що механізми дії корневих виділень можуть бути різноманітними. До них треба віднести втрати внаслідок звичайної дифузії, відмирання і злущування покривних тканин та, нарешті, нормальне фізіологічне виділення речовин в середовище. Рослина заради максимального контакту із ґрунтовим середовищем змушена утворювати величезну кореневу поверхню, яка слабо захищена від зовнішніх впливів. Для того, щоб мати можливість поглинати речовини, протоплазма повинна бути відкритою, але це ж приводить до того, що вона легко втрачає речовини і воду.

Корені, як правило, заряджені електронегативно по відношенню до ґрунту, тому катіони поглинаються і затримуються ними набагато легше, ніж аніони. Аніони фактично «витягуються» електростатичними силами з кореня, вони витрачаються у великій кількості для обміну на необхідні у великій кількості для рослини мінеральні аніони з ґрунту (сульфати, фосфати різного ступеню заміщення, нітрати та інші).

Різні несприятливі впливи, які порушують нормальне співвідношення метаболічних процесів, збільшують втрати речовин коренями. Можна стверджувати, що чим більше умови відхиляються від норми, тим більше речовин виділяється. Так висихання ґрунту до початку в'янення рослин і полив після цього сприяють посиленому виділенню амінокислот та відновлених сполук, анаеробні умови – виділенню цукрі та органічних кислот.

Загальна сума виділених речовин буде більшою у рослин, які ростуть нормально, а інтенсивність виділення в моменти несприятливого впливу більша у пригнічених рослин.

У більшості родин вищих рослин є представники, для яких точно відомо, що вони виділяють коренями фітотоксичні речовини. Встановленим

фактом є виділення рослинами органічних кислот. Багато органічних кислот є токсичними для рослин, або ж мають статус активних сполук. Кислоти, які виділяються коренем, можуть мати фітоценотичне регулююче значення. В корневих виділеннях різни рослин встановлено наявність малату, аспартату, сукцинату, хлорогенової кислоти тощо. Органічні кислоти не лише змінюють рН середовища, а й підвищують розчинність мінералів та впливають на стан мікрофлори ґрунту.

На сьогодні також встановлено склад амінокислот та амідів, які виділяють різні рослини. Серед них ідентифіковані глутамінова, аміномасляна, аспарагінова кислоти а також лейцин, аланін, валін, серин, триптофан, цистеїн, лізин, фенілаланін, пролін, треонін, гомосерин. Метіонін та інші амінокислоти, які містять сірку знаходяться у невеликій кількості. Кількість амінокислот, що виділяється залежить від їх концентрації в самих коренях, азотного живлення та аерації. Чим старші рослини, тим більше в їх виділеннях переважають амінокислоти.

В корневих виділеннях також ідентифіковано інші азотовмісні сполуки: аміак, нуклеїнові кислоти. З аміноцукорів знайдено глюкозамін, галактоза мін.

В деяких дослідженнях встановлено здатність молодих коренів виділяти в середовище цукри, які зазвичай швидко утилізуються мікроорганізмами і тому мало впливають на ріст сусідніх рослин. Старі рослини очевидно нездатні виділяти цукри коренями в середовище. Серед цукрі, які виділяють коренями злаки, встановлено галактозу, глюкозу, арабінозу, ксилолу і рамнозу.

Особливе значення для взаємодії рослин мають фізіологічно активні сполуки, що їх виділяють корені: ферменти, вітаміни, алкалоїди, глюкозиди, антибіотики, фітогормони. Існує думка, щ ферменти, які виділяють рослини в ґрунт не такі активні, як ферменти, що продукуються ризосферною мікрофлорою.

Виділення вітамінів відіграє величезну роль для розвитку ризосферної мікрофлори та мікоризи, а отже для сумісного зростання рослин і створення ними асоціацій. Встановлено виділення коренями тіаміну, біотину, фолієвої та пантотенової кислоти.

Встановлено також наявність в корневих виділеннях глікозидів та алкалоїдів, які також можуть відігравати алелопатичну роль у фітоценозі. Є також дані про виділення токсичних для рослини речовин, хімічна природа яких невстановлена.

Дія корневих виділень полягає у зміні метаболізму коренів акцепторних рослин, в змінах водного режиму та мінерального живлення. Потрапляючи в рослини, фізіологічно активні виділення чинять різноманітні впливи на обмін речовин, які проявляються в цілому в посиленні чи сповільненні ростових процесів.

З іншого боку кореневі виділення чинять великий опосередкований вплив на фізіологію рослини через зміну мікрофлори ґрунту. Очевидно з часом, після детальних досліджень буде враховано всі об'єми виділених рослиною речовин і вони можуть будуть близькі з утворенням сухої речовини під час фотосинтезу.

Пептиди також виявляють сильну морфо фізіологічну дію на рослини. Так циклічний поліпептид мальформін, який продукується деякими ґрунтовими грибами виявляє свою дію на вищі рослини в мінімальних об'ємах (частки міліграмів).

Рослини виділяють коренями також сторонні сполуки, які потрапили до їх організму через листки. Доведено виділення гіберелінів та гербіцидів.

Також було показано, що корені ячменю, пшениці, жита та вівса здатні виділяти і леткі сполуки, що пригнічують ріст у довжину та нагромадження сухої речовини в проростках тих же рослин. Речовини ці діють неспецифічно, знижують інтенсивність дихання і вміст вільних сульфатних груп у протопласті клітин кореня. Серед таких виділень був ідентифікований етилен.

У зв'язку з тим, що в корневих виділеннях переважають звичайні нетоксичні речовини, безпосередня їх алелопатична дія може бути мінімальною. Адже в ґрунті такі сполуки швидко поглинаються його об'ємом і з ними відбуваються чисельні хімічні перетворення, так що їх безпосередня дія маскується. Але в той же час доведено, що у пісчаних та водних культурах, де адсорбція активних сполук відсутня, досить чітко виявляється пригнічення одних рослин корневими виділеннями інших. Тож в умовах ґрунту алелопатична дія корневих виділень може послаблюватися або уповільнюватися, але не зникати зовсім.

Таким чином кореневі виділення дуже рідко можуть викликати алелопатичні токсикози, однак вони є основою живлення ґрунтової та ризосферної мікрофлори, а також беруть участь в обміні метаболітами між рослинами, а тому відіграють важливу роль у взаємодії рослин.

**Гутація.** Гутація дуже поширене явище, тісно пов'язане з клітинним диханням та біосинтезом білку. В гутаційній рідині містяться необхідні для життя рослин поживні та інші активні сполуки. Їх кількість у перерахунку на гектар виражається у десятки кілограмів. Виявлено, що із зростанням мезофільності місцезростання збільшується відносна кількість видів, які виділяють воду через гідатоци. Активні речовини, як правило, посилюють гутацію тим більше, чим вища їх концентрація в середовищі або триваліший вплив на дослідні рослини. Гутаційна рідина гальмує або стимулює ріст біотестів, а в природних умовах, засихаючи біля гідатод, викликає некрози листків. Отже ця рідина фізіологічно активна і її дія додається до загального алелопатичного впливу у фітоценозі.

**Виділення речовин через листки.** Виділення мінеральних речовин листками може набирати дуже великих розмірів. За допомогою дощу можна вилуговувати до 50% зольних елементів, не втрачаючи листка. У дощовій воді, або росі, що стікає з листка знайдено кальцій, калій, натрій, марганець та інші елементи, які знаходяться в рослині в іонній формі. Таке значне

виділення солей листками дозволяє позбавлятися від токсичного надлишку цих сполук.

Крім мінеральних сполук, з листків змиваються і органічні молекули, які можуть складати до 60% від загального сухого залишку змитого з листків.

Основні методи у дослідженні виділень речовин листком полягають у наступному – листки, не відокремлені від рослини, розміщували в плоскі посудини з дистильованою водою терміном на 24 години. Одержані розчини аналізувалися на хімічний вміст речовин та встановлення їх алелопатичної дії. Термін «вилуговування» є кращим, ніж «виділення речовин», «екскреція», «рекреція» тощо. На сьогодні вважається, що практично всі рослини здатні до виділення речовин листками, важливо лише встановити алелопатичні здатності таких речовин. Втрата таких сполук відбувається в більшості пасивно без додаткових витрат енергії.

Метаболіти, які були вилужені з однієї рослини, легко поглинаються іншими. Повторне використання речовин є розповсюдженим і звичайним явищем у природі та має відношення до живлення, стимулювання та пригнічення рослин, що знаходяться під кронами інших рослин, до стану фітоценозу та зміни рослинних асоціацій. При такому повторному використанні виникає також можливість для перерозподілу речовин між старими та молодими листками.

Вилуговування також відіграє позитивну роль у процесі виділення непотрібних та шкідливих речовин, однак при надмірному вилуговуванні відбувається збіднення тканини і, хоч фотосинтез постійно продукує нові сполуки. Це негативно впливає на стан рослин.

Серед вилугуваних органічних сполук встановлено цукри, амінокислоти, пектинові сполуки, глікозиди та ін..

Втрати речовин відбуваються через епідермальні структури для виділення води, через плазмодесми і екзодерми, ділянки синтезу білку, розташовані поблизу кінців судинної сітки в листках, через пошкодження в епідермісі й прямо через епідерміс залежно від його проникності.

Вилуговування речовин залежить від типу і природи рослини, зокрема від змочуваності листків, товщини воскового шару, кутикули, опробковіння, розмірів і числа гідатод, фізіологічного стану листків (дорослі рослини більш чутливі до вимивання ніж молоді, що інтенсивно ростуть).

Зовнішні умови також виявляють дуже сильний вплив на здатність листків втрачати конституційні речовини. Механічні пошкодження листків або травми від захворювань чи нападу комах, ушкодження від кліматичних факторів (мороз, посуха, спека) або від неврівноваженого чи недостатнього живлення значно посилюють втрату речовин.

Вилуговування речовин з листків відіграє важливу роль в екосистемі, так як є елементом кругообігу речовин між рослинами і ґрунтом. Вилуговування метаболітів дощем, росою з листків та інших надземних частин у ґрунт і їх наступне включення в життєвий цикл цієї чи іншої рослини є поширеним явищем. Реадсорбція змитих речовин є істотним фактором мінерального живлення, відіграє роль у хімічній взаємодії рослин. Фізіологічно активні сполуки, в першу чергу інгібітори росту, дуже поширені в листових виділеннях рослин.

Пошкодження комахами можуть привести до появи специфічних твердих виділень на листках та надземних частинах рослини. Загальновідома «медяна роса», інакше падь, яка з'являється після пошкодження рослин попелицями. Стікання цукристої рідини з пошкодженої попелицями ситовидної трубки може тривати декілька тижнів. Часто можна спостерігати появу паді серед літа у великих кількостях при настанні спеки на листках кленів, лип, в'язу, верб. Краплини в'язкої тягучої речовини стікають з дерев і вкривають весь простір під кронами. Падь містить глюкозу, фруктозу, декстрини, азотисті сполуки. Ці речовини є субстратом для розвитку мікрофлори, спор грибів, тому в окремих випадках можуть мати велике алелопатичне значення.

Кількість речовин на листках, яка змивається опадами. Протягом сезону значно коливається. Зменшення активності змивів спостерігалась після опадів, зростання – після сухих періодів.

**Леткі виділення рослин.** Наявність летких виділень у рослин не викликає сумнівів. Про біологічне значення органічних сполук в атмосфері багато досліджень було свого часу зроблено М.Г. Холодним, який запропонував поняття атмовітамінів. Подібне виділення речовин рослинами можна пояснити легким випаровуванням деяких органічних сполук. Виділення таких летких сполук, поряд з транспірацією є платою за необхідність мати велику асиміляційну поверхню. Проте механізм випаровування неє таким простим, як здається. Наразі встановлено, що виділення газоподібних речовин відбувається лише на світлі і відсутнє в темноті, тобто воно залежить не лише від високої температури, а є також фотосинтетично залежним процесом.

Існує припущення, що в процесі фотовідновлення, особливо при нестачі в повітрі вуглекислого газу, реакції відновлення можуть заходити далі, ніж це потрібно, і наступній деоксигенації та насиченню гідрогеном підлягають молекули органічних кислот, цукрів тощо. Газоподібні продукти, які при цьому виникають є малоактивними та дифундують в повітря. Підтвердженням даного факти є те, що фотосинтетичні отрути пригнічують і виділення речовин.

В жарку погоду виділяються такі леткі сполуки, як терпени, вони мають такий самий склад і будову, як і всередині рослини.

Фітонциди, це речовини, які забезпечують імунітет рослини і властиві всім видам. Деякі з них легко виділяються в повітря. Вони утворюються в одних організмах і є шкідливими для інших. Вони також часто утворюються при пошкодження тканин рослини. Фітонцидна активність протягом доби коливається в незначних розмірах; причому добової закономірності встановити дослідникам у різних видів не вдалось.

У більшості вивчених рослин фітонцидна активність збільшувалася від нижніх листків до верхніх. Ця закономірність має очевидно загально біологічний характер: молоді органи завжди мають вищу фітонцидність аніж старі. Також молоді рослини мають вищу фітонцидність аніж старі, за умови їх одночасного збирання. Рослини у фазі бутонізації та цвітіння мають вищу фітонцидність, ніж вегетуючі.

Під час аналізу фітонцидної активності рослин степового заповідника Хомутовський степ було встановлено наступний розподіл вивчених видів за дослідженим показником (рис. 6.1)

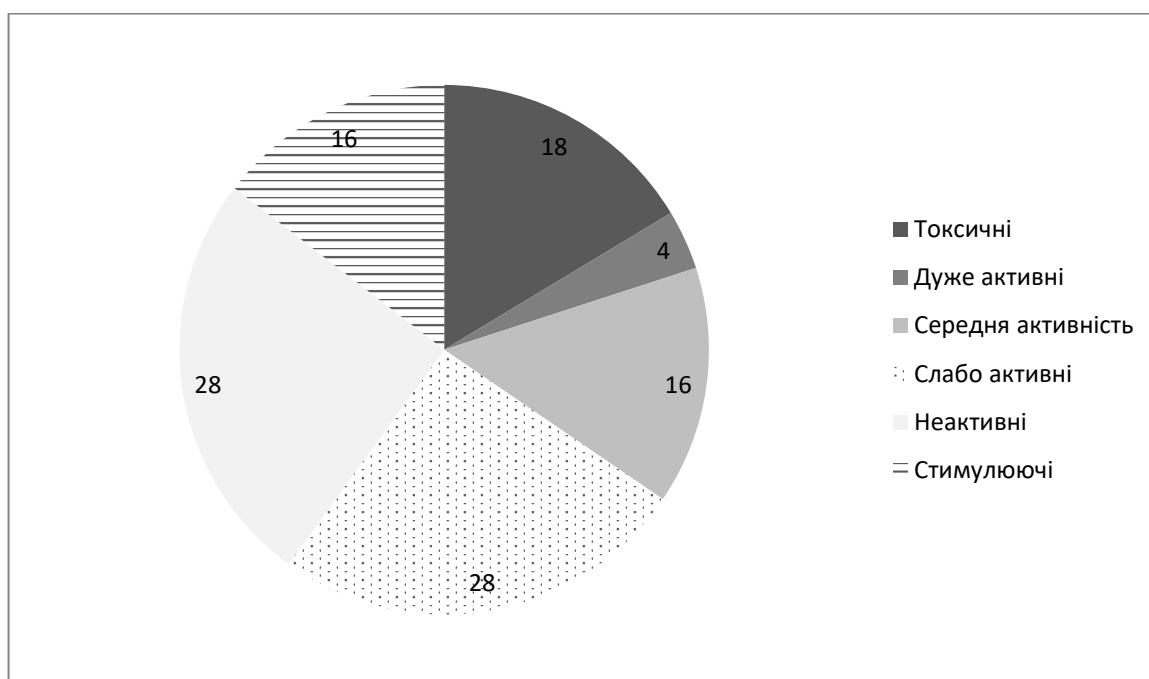


Рис. 6.1 Діаграма розподілу частот за класами фітонцидної активності листків рослин Хомутовського степу (%).

Певного зв'язку з систематичним положенням рослин встановити не вдалось. Очевидно такого не існує.

Фітонцидність до вищих рослин і до мікроорганізмів має різну природу. Лише в деяких випадках одна і та ж рослина токсична для всіх цих організмів (наприклад мигдаль та черемха завдяки синільній кислоті). Здебільшого фітонциди, які зумовлюють загибель патогенних найпростіших або інших мікроорганізмів, малоактивні щодо інших вищих рослин. Фітонциди активні не тільки по відношенню до проростаючого насіння, а й

мають вплив на ріст вегетативних органів на рівні різних фізіологічних процесів (фотосинтез, дихання тощо). Фітонциди з коренів у десятки разів слабші за фітонциди з листків. Леткі виділення стебел займають проміжне положення за своєю фізіологічною активністю. Фітонциди розтертих квіток, як правило, дорівнює активності верхніх листків.

**Виділення з квіток.** Загалом в літературі є мало даних про вплив запахів квіток на рослини. Є рослини, квітки яких у букеті пригнічують стан інших рослин (мак, орхідея, резеда, конвалія). І навпаки, наявність в букеті квітів певних видів рослин подовжує їх сумісне нормальне існування (гілка туї з тюльпанами, настурцією).

Ці факти говорять більше про вплив водорозчинних сполук, аніж летких виділень. В літературі зустрічаються дані про те, що квітки виділяють вітаміни.

Встановлено, що квіти продукують леткі іони, така властивість по різному виражена у різних рослин. При підвищенні концентрації летких рослинних виділень кількість негативних летких заряджених іонів спочатку збільшується, а при подальшому підвищенні концентрації зменшується. Одночасно з цим зростає число важких негативно заряджених іонів і всі показники повітря стають несприятливими з санітарної точки зору. Це є ілюстрацією відомого фізіологічного явища: стимуляція життєдіяльності організмів малими дозами речовини і пригнічення великими.

Навряд чи виділення квітками летких активних речовин відіграє самостійну алелопатичну роль. Ці сполуки можуть додаватися до загального комплексу, тому їх даліше вивчення становить інтерес.

**Речовини з листкового опаду.** Велике значення у створенні алелопатичної сфери навколо рослини-донора відіграють сполуки, які надходять з опалого листя, оцвітини та інших мертвих решток рослин. Особливо багато таких речовин міститься в рештках листкового походження, менше - в стеблах і найменше - в коренях.

Визначення кількості, структури і якості мертвого органічного опаду та характеру розкладання його в ценозах є дуже важливим завданням. Особливо цікавими є водорозчинні сапроліни та леткі міазміни, що утворюються з опаду. Хоча ці речовини не є виділеннями вищих рослин у первинному значенні, проте в природних умовах межа між виділеннями і такими речовинами відсутня.

У водних витяжках із соломи зернових культур знайдено оксикоричну, оксibenзойну, ферулову, ванілінову кислоти (рис. 6.2).

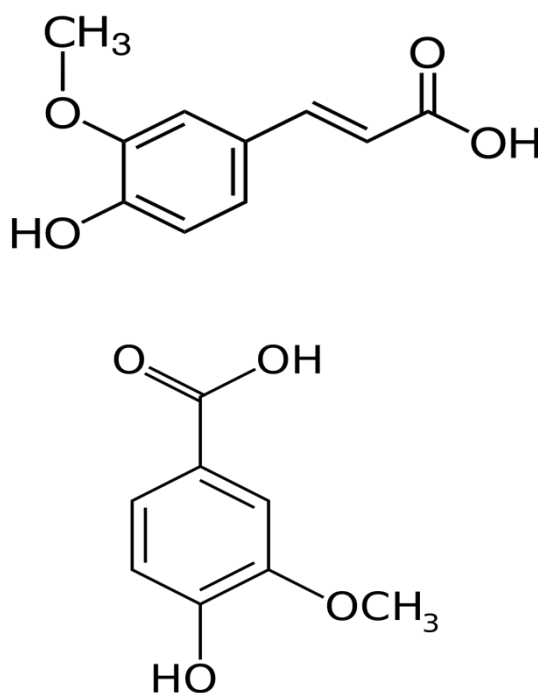


Рис. 6.2 Ферулова та ванілінова кислоти

Ці кислоти знаходять і в коренях, але у меншій кількості. Фенольні кислоти, виділені з рослинних решток злаків достеменно гальмують ріст тестових культур у відповідних експериментах. В опалих листках яблуні знайдено гіперон, кверцитрин, флоридин і хлорогенову кислоту.

Отже очевидно, що в опалих листкових рештках, які мають винятково важливе значення для алелопатії, найбільш істотними фізіологічно активними речовинами є похідні фенолів.

**Міазміни.** Під час розгляду алелопатичних взаємовідносин особливу увагу слід приділяти летким фізіологічно активним речовинам, які

утворюються під час розкладання рослинних решток. Міазміни весь час присутні в ґрунтовому повітрі, в приземному шарі атмосфери, поблизу мертвого опаду, у підстилці тощо. Одним із основних компонентів міазмінів є аміак, який обов'язково присутній на перших стадіях розкладу. Особливо в багатих білками рослинних тканинах. Аміак буває токсичним для рослин у високих концентраціях, однак такі ситуації в природі створюються нечасто. При визначенні аміаку в природних розчинах і екстрактах з рослин і ґрунту його вміст ніколи не досягав токсичних значень.

До складу міазмінів також входять леткі продукти, що виникають під час різного роду бродіння – вуглеводні, оцтова, масляна та пропіонова кислоти, різні спирти, альдегіди, кетони, ефіри кислот, сірководень і т.і. Всі ці сполуки мають певну фізіологічну активність по відношенню до вищих рослин.

## РОЗДІЛ 7. АЛЕЛОПАТИЧНА АКТИВНІСТЬ І АЛЕЛОПАТИЧНА ТОЛЕРАНТНІСТЬ РОСЛИН

Алелопатія – дуже поширене фізіологічне явище. Загалом кожна рослина може бути потенційним джерелом – колінів, тому що навіть звичайні нейтральні у фізіологічному розумінні сполуки як цукри, амінокислоти, клітковина, що є компонентами кожної рослини, за певних умов можуть набувати фізіологічної активності. Та все ж необхідно визнати, що потенційна алелопатична активність різних рослин неоднакова і не всі рослини використовують алелопатичну активність для збереження і поширення власної популяції.

Визначення алелопатичної активності рослин пов'язане з великими труднощами. Існуючі відомості про хімічну природу колінів показують, що ця група речовин – це природним шляхом утворена в середовищі фітоценозу комбінація сполук, які мають певну фізіологічну активність по відношенню до рослин. Комбінація ця непостійна навіть в алелопатичному середовищі однієї рослини, тому що в утворенні колінів беруть участь мікроорганізми,

які переробляють рослинні виділення та рештки. Залежно від температури, вологості та інших факторів склад рослинних виділень та метаболітів мікрофлори дуже різко змінюється. Тому ще більш мінливим стає склад колінів поблизу різних видів рослин. Таким чином хімічна ідентифікація колінів є важким і складним завданням алелопатії.

За допомогою використання методу тестових біопроб на тестових культурах редису або крес-салату було досліджено фізіологічний ефект дії колінів на ріст вказаних тестових культур. Було показано відносно накопичення колінів у алелопатичному полі рослини-донора, що і є показником його алелопатичної активності. Також значення мають спостереження за рослинами в середовищі, а також польові та вегетаційні досліді з визначенням колінів у ґрунті біля ризосфери, в опалих листках, воді, що стікає з листків тощо. Алелопатична активність змінюється протягом онтогенезу тв. сильно змінюється під впливом екологічних факторів.

Група вітчизняних вчених під керівництвом академіка А.М. Гродзинського свого часу методом біотестів визначила наявність водорозчинних та летких колінів у виділеннях з насіння, плодів, коріння, листків, стебел, квіток, післяжнивних залишок і відмерлих частин великої кількості рослин України. Вони встановили, що приблизно 30-40% видів мають високотоксичні виділення, 30-40% менш активні, а у 20-30% виділення не впливають на біотести або викликають стимуляцію росту тестової культури.

У більшості випадків результати цих досліджень отримали свої підтвердження і в польових умовах. Але треба враховувати, що отримані методом біотестів результати не враховують дії мікрофлори та перетворення колінів у ґрунті, тому їх не можна автоматично переносити на реальну взаємодію рослин у фітоценозі. Таким чином більш точну характеристику дають визначення колінів безпосередньо у природному середовищі. Для таких досліджень використовують ґрунт, взятий у безпосередній близькості

до дослідженої рослини, а в якості контролю, ґрунт за межами крони, розетки, тощо даної рослини. Одночасно з цим беруть проби з опаду, решток органів, коренів тощо. Це дозволяє визначити джерело поповнення колінів у ґрунті.

Внаслідок дослідження алелопатичної активності степових рослин А.М. Гродзинський запропонував розділити всі види на три групи:.

1. Алелопатично дуже активні рослини. Такі види зустрічаються в ценозі поодинці, не утворюють заростей, домінантами ценозу не бувають. Через автоінтоксикацію (автопатію) вони не можуть залишатися на тому самому місці та з кожною новою генерацією вимушені кочувати далі. До них належить багато видів терофітів у вигляді життєвої форми «перекотиполе», деякі рослини, що утворюють розетку. Розмножуються в основному насінням, вегетативне розмноження відсутнє. До цієї групи було віднесено катран татарський, шавлія австрійська, горицвіт волзький. Завдяки високій алелопатичній активності, сходи цих рослин успішно розвиваються навіть у щільному травостої, пригнічують сусідні рослини і розчищають собі місце для зростання.

2. Рослини з менш активними виділеннями, але все ж достатньо сильними щоб витіснити і пригнічувати інші види. Такі рослини утворюють куртини, плями із рослин свого виду. Найчастіше це рослини із вегетативним способом розмноження, які розселяються за допомогою пагонів, що стеляться або ростуть під землею. Вони можуть бути домінантами дечких сукцесійних стадій протягом років і навіть десятиріч, поки не наступить автоінтоксикація. Потім внаслідок автопатії всередині куртин починається випадання рослин, в результаті деградує куртини мають вигляд кільця. Найбільш типові представники: пирій повзучий, пирій волосистий, стоколос безостий, куничник наземний.

3. Рослини з малотоксичними виділеннями, які діють вибірково на непристосовані нестійкі види. До цієї групи відносяться більшість домінантів пізніх стадій сукцесійного процесу. Вони здатні сотні років рости

на одному місці та не провокувати ґрунтовтоми чи алопатії. Приклади: костриця овеча, тонконіг вузьколистий, ковила волосиста.

Подібний розподіл можна запропонувати для інших фітоценозів. Загальна схема формування нового фітоценозу на залишених землях виглядає наступним чином. На перших етапах звичайно з'являються однорічні бур'яни, більша частина яких є дуже активними в алелопатичному плані. Поступово їх заміщують багаторічні кореневищні рослини, які поновлюються вегетативно і займають площу на більш тривалий час та є менш активними в алелопатичному розумінні. Нарешті, коли встановлюються характерні для даної місцевості тривалі угруповання, в них переважають мало активні алелопатично речовини. Така схема підходить трав'янистим та чагарниково-лісовим угрупованням. Тільки для деревних видів потрібно мати на увазі, що внаслідок тривалого існування рослини на одному місці та відносно великої маси однієї особини виділена кількість колінів, яка припадає на одиницю біомаси, у них має бути в середньому нижчим, ніж у трав'янистих.

Для висвітлення проблеми алелопатичної активності значний інтерес становлять відомості про активність рослинних речовин щодо мікроорганізмів, простіших, комах і теплокровних тварин. Відомо, що в рослинному організмі багато речовин виконують декілька функцій (полівалентність біологічно активної речовини). Вони можуть бути не лише колінами для рослин, а й репелентами для тварин або антибіотиками для мікроорганізмів, принаймі неадаптованих. Ось чому наявність алелопатичних сполук корисно порівнювати з фітонцидністю або наявністю антибіотичних сполук. Загалом між фітонцидністю (силою дії на простіших) та фітотоксичністю (силою дії на вищі рослини) повинна бути певна кореляція, обумовлена загальними принципами дії біологічної речовини на живий протопласт, хоча простіші і рослини знаходяться дуже далеко між собою в сучасному систематичному визначенні місця живих організмів.

Єдність органічного світу полягає у подібності хімічного складу та загальних властивостей протоплазми у різних груп організмів. Тому будь-які фізіологічно активні сполуки, що діють на загальні поширені життєві процеси будуть однаково інгібувати життєдіяльність рослинної і тваринної протоплазми. Але наявність високого рівня спеціалізації та адаптацій до існування в певних середовищах може привести до значних розбіжностей в реакціях тварин і рослин на фізіологічно активні сполуки.

Академік А. М. Гродзинський та його співробітники створили загальну таблицю, яка ілюструє поширення алелопатичних властивостей різних видів рослин. Наводимо її з деякими скороченнями (таблиця 7.1)

Таблиця 7.1

### Поширення алелопатичної активності серед рослин

Рослина-донор (джерело колінів)	Тестова рослина	Характер дослідів	Діюча речовина
Аденостома пучкувата (змиви з листіків)	Однорічні трави Каліфорнії	Біотести, вегетаційні та польові дослідів, спостереження в природі	Фенольні сполуки
Гірकोкаштан звичайний (опад, мертві корені)	Крес-салат, редиска, шипшина, барбарис, каштан	Біотести, водні культури	Ескулін, ескулітин, епігалокатехін, галокатехін, епікатехін
Пирій повзучий (витяжка з кореневищ)	Пшениця, жито, льон, лучні трави	Спостереження, лабораторні, вегетаційні та польові дослідів	Агропірен
Цибуля ведмежа (витяжка з листіків)	Томати, крес- салат	Лабораторні та польові дослідів	Гірчична олія
Амброзія висока (сума виділень)	Томути, бур'яни, азот фіксуючі бактерії	Біотести	Ізохлорогенова, хлорогенова та неохлорогенова кислоти

Дягель лікарський (надземна маса)	Крес-салат, редиска, пшениця, гречка	Лабораторні, вегетаційні та польові дослідження	Терпени, спирти, вуглеводні, альдегіди, кумарин
Мучниця золотиста (роса, опад, ґрунт)	Однорічні трави, огірки	Біотести, польові дослідження	Арбутин, фенольні сполуки
Аристида дрібноквіткова (сума виділень)	Бур'яни, азот фіксуючі бактерії	Біотести	Невідомо
Полин гіркий (водні екстракти)	Різні дикоростучі злаки	Польові спостереження, вегетаційні дослідження	Ефірні олії, безобален, абсинтин, артеметин
Барбарис звичайний (опад листків)	Крес-салат, редиска, шипшина, барабарис	Біотести, водні культури	Берберин, берберитин
Стоколос безостий (опад листків)	Різні види дикоростучих злаків	Лабораторні та вегетаційні дослідження	Фенольні інгібітори
Рижій льоновий (опад листків)	Льон	Веgetаційні дослідження	<i>n</i> -Оксибензойна та ванілінова кислоти
Осот колючий (витяжка з коренів)	Лучні трави	Лабораторний тест на проростання насіння	Невідомо
Ломиніс прямий (витяжка з листків)	Клен гостролистий, вяз шорсткий, береза бородавчаста	Веgetаційний дослід	Протоанемонін
Коріандр посівний (витяжка з листків)	Крес-салат, редиска, пшениця, гречка	Лабораторні та вегетаційні дослідження	Терпени, ациклічні спирти та ефіри
Катран серцелистий (витяжка з	Редиска, крес-салат, жито, інші культурні злаки	Лабораторні дослідження	Робінетин, сапонін

листіків)			
Щучник дернистий (грунт з під дернини)	Сходи берези пухнастої та ялини європейської	Польові спостереження, полив екстрактами	Невідомо
Наперстянка пурпурова (кореневі виділення, витяжки з листків)	Рослини різних видів	Сумісна культура, полив витяжками	Дигітоксини
Пальчатка кров'яна (загальні виділення)	Бур'яни Оклахоми, азотфіксуючі бактерії	Біотести	Хлорогенова, ізохлорогенова та сульфосиліцилова кислоти
Енцелія мучниста (опалі листки)	Однорічні рослини Каліфорнійської пустелі	Біотести, спостереження в природі	3-Ацетил-6-метоксибензальдегід
Евкаліпт (опад, грунт, леткі виділення)	Насіння та сходи трав	Біопроби, досліді в природних умовах	Кофейна, хлорогенова, кумарова, ферулова та галова кислоти
Молочай лежачий (корені, опад)	Соняшник, томати, бур'яни, азот фіксуючі бактерії	Біотести, польові спостереження	Гідролізовані таніни, невідомі феноли
Фенхель лікарський (фітонциди)	Крес-салат, редиска, пшениця, гречка	Лабораторні, вегетаційні та польові досліді	Терпеноїди
Соняшник однорічний дика форма (змиви з листків)	Бур'яни та культурні рослини, азот фіксуючі бактерії	Біотести, вегетаційні досліді, польові спостереження	Ізохлорогенова кислота, скополін, нафтол
Борщівник пухнастий (фітонциди)	Крес-салат, редиска, гречка	Лабораторні, вегетаційні та польові досліді	Спирти, ефіри, кумарин, фуру кумарин

листіків та насіння)			
Ячмінь звичайний (насіння, стерня)	Мокричник, тютюн, пшениця, інші злаки	Лабораторні досліді	Грамін, горденін
Люпин жовтий (відмерлі рештки)	Пшениця	Лабораторні досліді	Ненасичена окситокислота
Яблуня звичайна (опале листя, залишки коренів)	Сіянці яблуні, різноманітні рослини	Вегетаційні та польові досліді	Флоризин, флоритин, гіперон, кверцетин
Люцерна посівна (кореневі виділення)	Бавовник, конюшина, тимофіївка	Польові спостереження, лабораторні та польові досліді	Сапоніни, амінокислоти

Алелопатична активність, можливо, корелює також із дією корневих та інших виділень на тварин.

Стійкість рослин до колінів або алелопатична толерантність відіграє важливу роль у взаємодії рослин. Алелопатична толерантність пов'язана із здатністю рослин поглинати із зовнішнього середовища та перетворювати коліни. В деяких випадках вона пов'язана із спроможністю до інактивації колінів або тим, що за певних причин не поглинає їх із ґрунту. Практично зараз важко визначити алелопатичну толерантність рослин, оскільки механізми стійкості до чисельних активних речовин вивчені дуже мало. В основі таких досліджень лежить визначення хімічного складу колінів. Тому неможливо модклювати в експерименті їх дію для визначення алелопатичної толерантності. Тому в основі сучасних уявлень про алелопатичну толерантність лежать в основному спостереження різноманітних зовнішніх проявів життя рослин та некоректні порівняння із дією синтетичних регуляторів росту та колінів. А.М. Гродзинський вважав, що таку толерантність можна виражати в балах в порівнянні з певним, взятим за еталон видом.

Особливістю алелопатичної толерантності є потреба рослин у органічних речовинах, що знаходяться в ґрунтовому розчині в розчиненому вигляді. Це фактично один із проявів гетеротрофізму. Доказом такої часткової гетеротрофності є те, що хоч багато з рослин і здатні до синтезу вітамінів, позитивно реагують на внесення в ґрунт тіаміну, нікотинової та пантотенової кислот й інших вітамінів. Аналогічний ефект викликає позакореневе підживлення рослин вітамінами по листку.

Хоча повноцінний врожай культурних рослин можна отримати на повністю мінеральному середовищі, але в природних екосистемах рослини завжди існують на субстраті із певною кількістю органічних сполук. Поглинання органічних речовин із ґрунту є базовою умовою для визначення хімічної взаємодії рослин. Досліди з ізольованими коренями довели можливість успішного їх вирощування на поживній суміші, в якій джерелом органічних речовин є сахароза, деякі вітаміни та ростові речовини, коферменти. Доведено, що корені можуть поглинати з ґрунту ті амінокислоти та вітаміни, які вони не здатні самостійно синтезувати. Поглинуті коренями амінокислоти дезамінуються з виділенням аміаку, який використовується для подальшого синтезу інших амінокислот та амідів. Прихід асимілятів із надземної частини рослини посилює цей процес. Розміри органічних сполук очевидно впливають на механізм їх поглинання з ґрунту, якщо порівняти його з поглинанням мінеральних сполук.

Також було показано здатність рослин засвоювати з ґрунтового розчину деякі форми органічних сполук фосфору а також органічні сполуки з вмістом сірки – цистеїн, цистин, метіонін.

Це ж можна сказати і про нагромадження в рослині більш специфічних речовин після поглинання їх коренями. Так ентомологами вже давно доведено надходження в рослину ряду органічних інсектицидів, через що рослини стають отруйними для комах. На цьому принципі засновано використання так званих кишкових отрут при боротьбі з різними шкідниками.

Існують чисельні дослідження із доказами поглинання коренями алкалоїдів (кофеїн і його похідні, нікотин, берберин, кодеїн, бруцин, атропін, гіосціамін, папаверин, теофілін тощо) з водних розчинів у великих кількостях без помітної шкоди для рослин. При цьому розкладу алкалоїдів не відкувається і вони надходять у вигляді цілих молекул.

Також накопичена велика кількість експериментальних доказів надходження фенолів, які є активними колінами. Більшість поглинутих рослинами фенольних сполук перетворюються в тканинах в ефіри глюкози, глікозиди.

На поглинання активних сполук впливають зовнішні умови. Чим менше вони відповідають вимогам рослини, тим сильніше активні речовини стимулюють ріст та синтез сухої речовини в рослині.

Рослини поглинають і засвоюють перш за все низькомолекулярні органічні молекули, великі полімери адсорбуються на поверхні кореню з подальшим гідролізом до мономерів та поглинанням рослиною вже цих складових.

Можна зробити проміжний висновок про те, що рослини здатні поглинати коренями органічні речовини, які надалі включаються в обмін речовин або перетворюються на проміжні сполуки. Очевидно рослини навіть потребують наявності в ґрунті певних речовин органічної природи для свого успішного існування.

Проникнення органічних речовин у листки відбувається через кутикулу, яка має ліпофільні властивості, а потім у міжклітинне середовище та до протопласту. Листки також здатні поглинати з повітря леткі речовини.

У поняття алелопатичної толерантності входить, таким чином, не лише здатність рослин витримувати без пошкодження підвищені концентрації колінів, але й фізіологічна необхідність у наявності колінів у середовищі, використанні їх як фактора додаткового живлення і джерела екзогенних регуляторів росту.

Толерантність змінюється очевидно протягом онтогенезу. Є наприклад свідчення про те, що саджанці деревних порід краще витримують токсичні речовини в середовищі, ніж дорослі рослини. Стійкість виражається не тільки в тому, що рослини ростуть, незважаючи на досить високі концентрації колінів, а й в посиленні росту при появі невеликої кількості бур'янів у посіві. В цьому випадку рослина наче прискорює ріст для того, щоб обігнати конкурентів. В інших випадках рослини навпаки уповільнюють ріст, що дає їм змогу зміцнити тканини. В них підвищується вміст білка, вуглеводів і загальних сухих речовин, вони набувають ксерофільних рис, що завжди корелює із загальною високою стійкістю рослин. Реакція толерантності – відповідь рослин на вплив колінів – сприяє вистиганню деревини та поліпшує перезимівлю рослини.

Для характеристики алелопатичної толерантності треба знати мінімальний вміст колінів, потрібний для нормального росту рослин, оптимальний вміст, який забезпечує стійкий ріст та максимальний поріг вміст колінів, при якому стимуляція зникає, а гальмування росту не проявляється. На сьогодні виявити практичний рівень толерантності у певної рослини дуже важко. Відповідний висновок можна зробити на підставі польових спостережень за рослинами, а реальна об'єктивна характеристика може бути одержана шляхом чисельних багаторічних експериментів з точним дозуванням колінів, або вимірюванням концентрації колінів у тих місцях, де досліджуваня рослини ростуть добре або пригнічені.

З культурних рослин відносно високою толерантністю відзначаються так звані пластові культури – ярі зернові, льон, просо, коноплі, - які вимагають наявності в ґрунті великих кількостей органічної мас, що перегниває, внаслідок чого утворюється багато фізіологічно активних сполук.

Алелопатична активність і толерантність здебільшого між собою не спряжені, тобто алелопатично активна рослина може бути одночасно не толерантною, чутливою до колінів, і навпаки. Тому з рівня алелопатичної

активності неможливо зробити висновок про відповідну толерантність, яку взагалі визначити важче, ніж активність.

Оцінка алелопатичної толерантності рослин необхідна для визначення їх ролі у фітоценозі, для встановлення оптимальних фітоценотичних і агротехнічних умов вирощування.

## РОЗДІЛ 8. ФІЗІОЛОГІЧНІ ТА БІОХІМІЧНІ НАПРЯМКИ АЛЕЛОПАТИЧНОГО ВПЛИВУ КОЛІНІВ

Біологічні механізми в будь-якій живій системі різного рівня організації являють собою набір хімічних, фізичних або біологічних процесів, який призведе до певного адаптивного результату. На рівні молекули біологічний механізм може складатися з однієї хімічної реакції в якій приймає участь високомолекулярна органічна сполука. На більш високих рівнях організації живого кількість і складність механізмів зростає тому вони описуються більш загальними термінами та поняттями, наприклад «механізми зміни поколінь у голонасінних».

Якщо говорити про механізми дії колінів, потрібно мати на увазі їх велику різноманітність. Тому для зручності прийнято розглядати напрямки їх впливу на різних рівнях організації рослини як живої системи та надорганізменних рівнях.

### 8.1. Хімічні механізми дії колінів

До складу колінів входять найрізноманітніші сполуки, але їх загальний ефект впливу виражається у певній морфо-фізіологічній реакції рослин. Загалом рослини діють неспецифічно, таким чином що тривалий вплив або висока концентрація цих сполук приводе до інгибування процесів росту, і навпаки, малі концентрації та короточасні впливи викликають стимулюючий ефект.

Існує припущення, що хімічні механізми дії колінів мають спільні риси із дією екзогенних ростових регуляторів, таких як фітогормони,

ретарданти тощо. Вони впливають практично на всі процеси метаболізму в клітині, що іще раз доводить їх універсальну, часто неспецифічну дію.

Очевидно і ендогенні інгібітори росту рослин мають неспецифічну дію. Так фенольні інгібітори беруть участь у синтезі та руйнуванні ауксинів, інші інгібітори виступають як неспецифічні продукти, які загалом пригнічують життєдіяльність всієї рослини в цілому.

Через неспецифічну дію колінів вони всі спричиняють приблизно однакову реакцію рослин. В середині минулого сторіччя було виявлено велику кількість хімічних сполук, які утворювались в тваринному та рослинному організмах під час дії різноманітних стресових факторів середовища (низькі температури тощо). Ці речовини було названо біогенними стимуляторами. Надалі було виявлено їх хімічну природу, це в більшості були дикарбонові кислоти: аспарагінова, фумарова, янтарна, глютамінова кислоти, які є продуктами автолітичного розкладання білків та їх наступного дезамінування (рис. 8.1.1).

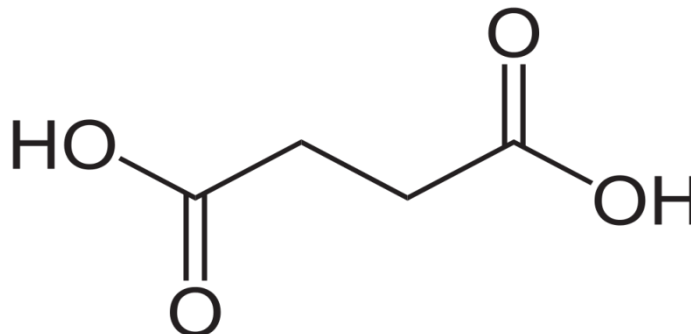


Рис. 8.1.1 Янтарна кислота

Так янтарна кислота позитивно діє на процеси росту, врожайність, скорочення термінів до цвітіння, підвищує стійкість проти грибкових захворювань. Янтарна, фумарова та аспарагінова кислоти позитивно діють на ферменти, знижують енергію активації ферментативних реакцій, каталіз яких залежить від певних білків-ферментів. Така універсальна дія може бути пояснена наступним чином. Функціональна третинна та четвертинна структура білків забезпечується наявністю слабких водневих зв'язків між шийками та ланцюжками поліпептидних угруповань. Чим більше водневих

зв'язків, тим нижчий енергетичний рівень молекули білку-ферменту, тим менше ступенів волі у окремих додаткових груп і ти нижча якість ферменту. Такий стан настає зазвичай у старих молекул. Гідроксильні групи дикарбонових кислот, що знаходяться в іонізованому стані, можуть утворювати зв'язок з воднем пептидної аміногрупи, який буде міцнішим, ніж водневі традиційні місткові зв'язки. Таким чином дикарбонові кислоти підвищують внутрішню молекулярну «жорсткість» білків-ферментів. Цим самив вони збільшують здатність ферментів до зниження енергії активації ферментативної реакції та, відповідно, збільшення її швидкості.

Існує припущення, що коліни діють подібним чином під час стимуляції обмінних процесів у клітині. Також є дані про те, що коліни змінюють характер та швидкість перенесення електронів у електрон-транспортному ланцюгу процесів окислення органічних сполук. Це порушує нормальне енергетичне забезпечення клітини через АТФ-синтетазу.

## 8.2 Морфо-фізіологічна дія колінів

Наслідки фізіологічної дії колінів фіксуються на рівні рослини. При розгляді алелопатичного ефекту на рівні організму, як і молекулярному, рідко можна виявити певне специфічне втручання. В загальному вигляді фізіологічна реакція рослини-акцептора проявляється як пригнічення, гальмування росту при високих концентраціях колінів чи тривалій їх дії, або ж як стимуляція, посилення росту при низьких концентраціях чи короткотривалому впливі. В екосистемі чим ближче до джерела колінів, тим сильніше пригнічення, чим далі - тим воно слабше та нарешті змінюється на стимуляцію ростових процесів.

Так біля захисних посадок посадки сільськогосподарських культур характеризуються одновершинною кривою з максимумом на відстані 5-6 метрів від дерев, за умови відносно однакової кількості поживних речовин у ґрунті на всій площі поля.

Дія колінів проявляється перш за все на стані протоплазми. Навіть короткочасні впливи змінюють швидкість її руху і цю реакцію використовують як чутливий тест на фізіологічно активні речовини. Під впливом колінів колоїдні властивості протоплазми змінюються: стимуляційні концентрації підвищують її обводнення, тоді як високі концентрації ведуть до коагуляції, втрати води та порушення вибіркової провідності. Найчастіше дію колінів пов'язують зі зміною ростових процесів, тоді як насправді спектр їхньої дії набагато ширший. Вони впливають на розтягнення клітин, їх диференціацію, процеси дихання, проходження ферментативних реакцій, транспорт речовин.

Окрім цього в алелопатії потрібно враховувати ситуацію, коли активність рослинних виділень може змінюватися під дією ферментів рослин-акцепторів.

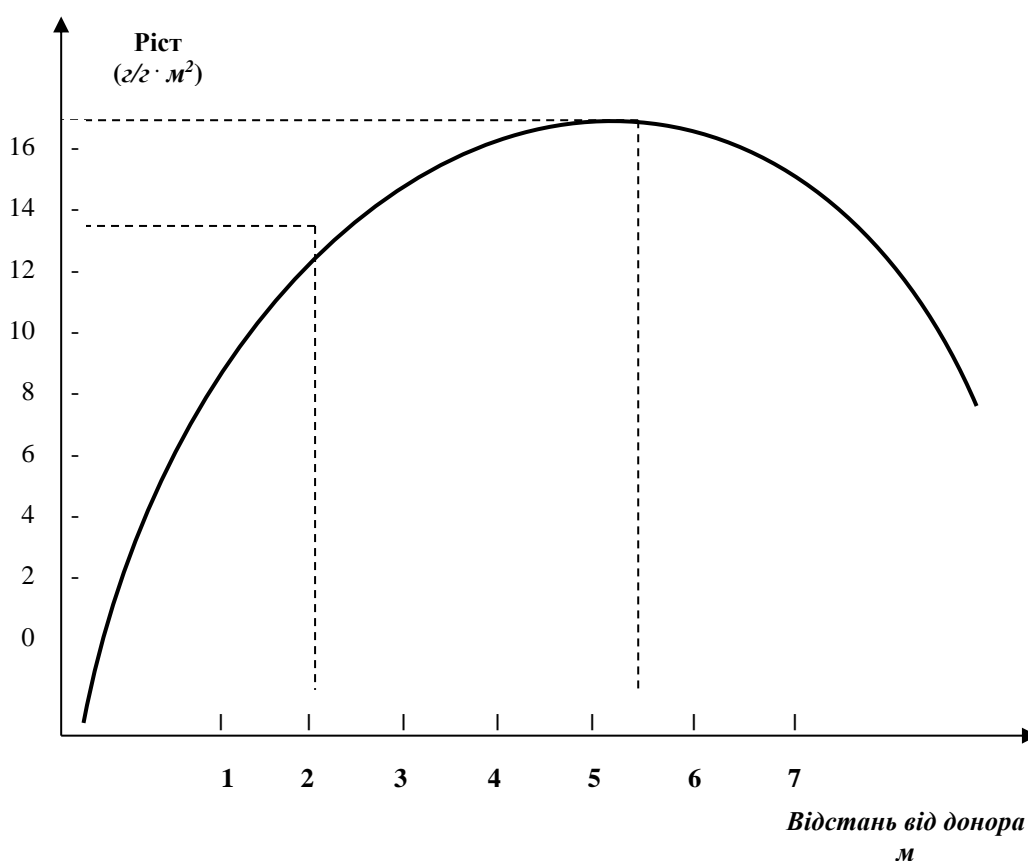


Рис. 8.2.2 Схема неспецифічної дії колінів на ріст рослин-акцепторів

Також в рослинних листках існує мережа воскових каналів, що сполучають кутикулу з протоплазматичними ліпідними мембранами і яка

забезпечує міграцію терпенів із середовища до протоплазми, де вони включаються в обмін речовин.

Насіння поглинає леткі речовини, що потім впливає на їх схожість і ріст проростків. Очевидно такий вплив неспецифічний і визначається характером та концентрацією летких сполук а також терміном їх контакту з насінною.

Зниження інтенсивності ростових процесів може бути пов'язано не лише з впливом на ріст розтягом клітин та їх диференціацією, а й гальмуванням таких процесів як дихання, фотосинтез, транспорт речовин, зокрема води. При введенні колінів у кореневу сферу також спостерігалось лише збільшення витрачання води. Відомо, що індолілоцтова кислота теж підвищує проникність клітин кореню та листка, внаслідок чого підсилюється транспірація та збільшуються втрати води. Можна припустити, що під дією колінів відбувається здебільшого погіршення водного балансу рослин.

Вплив колінів спрямований на зв'язок хлорофілу з білком, що призводить до руйнування хлорофіл-білкового комплексу та до швидкого пожовкнення листків: при ще сильнішому впливові відбувається не обернене руйнування хлоропластів. Цілком вірогідно, що фізіологічно активні сполуки грубо втручаються в біосинтез зелених пігментів. Є чисельні докази того, що частковий хлороз є одним з перших симптомів алелопатичного пригнічення рослин. В той же час сприятлива алелопатична дія виражається часто в стимуляції синтезу хлорофілу та встановленню темно-зеленого кольору листків.

Леткі та водорозчинні сполуки, синтезовані в рослині та виділені нею в середовище впливають на інтенсивність фотосинтезу. При цьому здатність до засвоєння вуглекислого газу змінюється за типовою кривою неспецифічного впливу: слабкі впливи підвищують інтенсивність фотосинтезу, сильні знижують його. Насправді можна припустити, що напрямки впливу фітонцидів на процес фотосинтезу може бути самим різноманітним, але інтенсивність цього процесу є інтегральним показником,

який підкреслює важливість такого фізіологічного процесу, як взаємний вплив колінів на фотосинтетичне засвоєння речовини та енергії.

Вплив колінів на транспорт речовин у рослині також є значним. За допомогою методу мічених атомів було показано, що цей вплив має також неспецифічний характер і залежить від концентрації речовин та часу їх дії. Встановлено, що мінімальні зміни концентрації речовин, які виділяє рослина-донор, в середовищі приводе до помітних змін поглинаючої здатності рослин-акцепторів.

Рухливі органічні речовини ґрунту можуть впливати на поглинаючу здатність рослин непрямым чином через зміну агрегатного стану ґрунту, реакцію середовища, на розчинність солей, а після надходження до рослини діють напряду на швидкість і напрямки метаболізму. Дія вільних органічних речовин ґрунту також неспецифічна і в основному пов'язана із роз'єднанням механізмів окисного фосфорилування та інших етапів дихання, а також на поглинання та транспортування важких металів у вигляді халатів.

За допомогою методу мічених атомів було також встановлено обмін органічними речовинами між рослинами через ґрунтовий розчин.

### 8.3 Взаємодія колінів між собою

Вивчення фізіологічної взаємодії активних сполук є актуальним, але важким завданням через багатофакторність такої взаємодії. Тому більшість досліджень проводяться з чистими речовинами, а не сумішами різної кількості компонентів та їх концентраціями. В той же час в природних екосистемах майже завжди діють складні сполучення фізіологічно активних сполук, в яких останні можуть однобічно підсилювати чи ослабляти дію одна іншої.

Існують приклади синергізму або антоганізму між ІОК, гібереловою кислотою, деякими синтетичними сполуками (кумарин, трийодбензойна кислота та інші). Доведено, що хлорогенова кислота підсилює дію ІОК, тобто є її синергістам.

Загалом взаємодія рослин на фізіологічному рівні полягає у тому, що вони взаємно або однобічно послаблюють ефект (антагонічна дія) або навпаки – посилюють його (синергізм). Можливий також варіант незалежної дії фізіологічно активних сполук і їх дія шумується, це так званий адитивний ефект.

Механізм синергізму полягає в тому, що хімічні складові суміші діють на різні ланки метаболізму, або в полегшенні проникнення однієї речовини іншою в середовище клітини через ліпідну мембрану.

Розглядаючи алелопатію загалом як кругообіг фізіологічно активних сполук у фітоценозі потрібно відзначити наявність чисельних форм і способів хімічного взаємовпливу рослин. Попередня класифікація форм алелопатичної взаємодії є можливою.

Непряма дія речовин однієї рослини на іншу може виглядати як підсилення за допомогою колінів діяльності фітопатогенної бактеріальної та мікрофлори. Очевидно є логічним фіксація прямого та непрямого (через мікроорганізми) впливу рослин одна на одну. Також алелопатія може здійснюватися через леткі та водорозчинні речовини, що виділяються за життя рослин та після їхнього відмирання.

Алелопатичні взаємовідносини виникають між представниками одного виду та різних видів, одного віку та різного віку тощо. Залежно від цих обставин характер алелопатично взаємодії та її механізми змінюються. Також така взаємодія може бути реальною, або ж потенційною. Найчастіше вона має прихований характер і візуально майже не проявляється.

Пряма алелопатія проявляється в прямому обміні метаболітами, у впливові на життєві процеси партнера одночасно або із великим запізненням через прижиттєві виділення та відмерлі рештки. Загалом до алелопатії потрібно віднести будь-який факт надходження хімічної сполуки від однієї рослини до іншої, навіть коли це не призведе до будь-яких змін. Але здебільшого при цьому відбуваються певні біохімічні зміни.

Найбільш звичайним способом алелопатичного впливу для багаторічних рослин є створення власної алелопатичної сфери, або алелопатичного поля. Фітоактивні речовини, які вилугуюються з листків і рослинного опаду та підстилки, або виділяються з листків та коренів концентруються переважно у верхньому шарі ґрунту. Тут же зосереджена основна маса мікрофлори, яка сама створює або перетворює коліні. Цей мінливий комплекс біологічно активних сполук утворює алелопатичне поле рослин. Практично завжди воно буває неоднорідним: різниця в нагромадженні опаду, нерівномірність атмосферних опадів, що стікають з крони рослин, нерівномірність розташування кореневих систем тощо порушують одноманітність алелопатичного поля. Алелопатичні поля багатьох сусідніх рослин зливаються і утворюється загальне поле фітоценозу.

Закономірним є те, що сукційні зміни набору видів у фітоценозі пов'язане виключно з верхнім шаром ґрунту, де проростає насіння, відбувається вегетативне розмноження рослин тощо. Порушення алелопатичного поля шляхом механічного чи іншого впливу (згрібання опаду тощо) має наслідком проникнення та розвиток сторонніх для даного фітоценозу видів.

З практичної діяльності людини відомо, що молоді рослини позитивно розвиваються при густому проростанні насіння, що пояснюється спільним алелопатичним полем сусідніх рослин. Пізніше, після досягнення певної фази росту, сумісне зростання багатьох рослин на невеликій площі стає для них шкідливим і приводить до загибелі деяких рослин і зрідження посівів.

Значна кількість насіння, яке гине не проростаючи та велика кількість органічної речовини плодів, можна певною мірою пояснити необхідністю створення певного алелопатичного потенціалу, звичних умов для проростання власного насіння та шкідливого для інших рослин. Такі умови в екосистемі зустрічаються досить часто, що може говорити про філогенетичне їх закріплення.

Справа в тому, що у окремо взятої насінини інгібітори росту виявляються надто слабкими для завоювання життєвого простору, однак сумісна дія інгібіторів з багатьох насінин у комплексі з відповідними речовинами залишків плодів, листків, коренів та ін. створюють діючий фактор значної сили.

Отже онтогенез рослин починається з того, що насінина чи залишки материнської рослини (оплодень) виділяють у зовнішнє середовище активні сполуки, агресивні чи корисні по відношенню до інших видів. Пізніше до цих речовин приєднуються кореневі виділення проростків та інші типи виділень, які створюють особливе хімічне середовище навколо рослини. Сила та непроникність цієї сфери збільшується із створенням групи рослин, куртини, галявини.

Для алелопатичної дії важливо, щоб інгібітор був стійким, не поглинався ґрунтом і зберігав свою активність тривалий час. Очевидно це має місце щодо більшості інгібіторів з плодів і насіння. Інгібітори в плодах і насінні культивованих рослин мають практичне значення. Так після промивання насіння лісових культур їх схожість стає вищою. Але існує й інший результат промивання насіння культурних рослин, зокрема бобових.

Потрібно також згадати таку форму алелопатії, яка складається між рослиною-паразитом і її господарем, а в більш широкому розумінні – про алелопатичні взаємовідносини в консервативних групах.

Існують дані про те, що рослинні виділення є сигналом, який спричиняє або припиняє життєву активність інших рослинних організмів та змінює характер росту стебел та коріння. Насіння деяких рослин можуть лежати без такого сигналу і не проростати десятки років.

Щодо можливого механізму дії хімічного сигналу на проростання насіння, яке перебуває в спокої то воно завдяки специфічним виділенням дізнається про партнера по фітоценозу і проростає. Інший можливий механізм передачі хімічної інформації пов'язаний зі зменшенням концентрації колінів, що означає припинення їх виділення у середовище. Це

говорить про те, що рослина-донор колінів зникла з середовища і насіння рослини-акцептора може проростати без небезпеки для себе.

Знищення лісів в різний спосіб приводе до масової появи сходів бур'янів та видів-піонерів, які першими заселяють згарища або вирубки. Пояснити це зміною екологічних умов повноцінно не можна, адже в різні роки раніше також відбувалися коливання екологічних факторів і у присутності лісу, але такого проростання не відбувалося. Можливо насіння трав'янистих видів, що багато років знаходилося у стані спокою отримують хімічний сигнал про зникнення великих конкурентів і проростає. Такі біохімічні адаптації цілком можливі, як ,наприклад, фотохімічна реакція на зміну тривалості освітлення терміном у декілька хвилин.

Приблизно такий же варіант хімічної взаємодії чагарників з трав'янистою рослинністю Показано, що перші виділяють фенольні інгібітори, які змиваються листками на ґрунт. Трав'янисті рослини адаптувалися до такого сигналу, який говорить про наявність живих і здорових чагарників, що робить недоцільним проростання насіння трав у безпосередній близькості від них. Знищення чагарників вогнем, або загибель від старості різко зменшує кількість інгібіторів в середовищі і трави починають буйно рости.

Алелопатичний вплив рідко відбувається у чистому вигляді, здебільшого він сполучається із впливом оточуючих умов, які або пом'якшують, або підсилюють ефект від колінів. Так леткі терпени шавлії лише послаблюють первинний ріст сходів однорічних трав, які не встигають розвинути кореневу систему та гинуть від посухи. Це ж стосується і виділень горіха грецького.

Середовище з активним алелопатичним полем немов би консервує, затримує розвиток ювенільних особин на фазі насіння, що має свою біологічну доцільність, адже у фітоценозі завжди є певна кількість молодих організмів, які готові замінити старі.

Потрібно сказати також декілька слів про ґрунт, як одного з учасників алелопатичних взаємовідносин. Леткі виділення наземних частин рослин порівняно швидко розчиняються у великих об'ємах повітря і виносяться вітром із зони фітоценозу. Тому найбільш активна та частина колінів, які поглинаються ґрунтом. Водорозчинні коліни після вилуговування атмосферними опадами з листків спочатку потрапляють у ґрунт, в насіння або корені рослин-акцепторів. Так само й активні сполуки, містяться в підстилці чи опаді, перш ніж виявити свою дію повинні пройти через ґрунт. І, нарешті, обмін метаболітами через корені та кореневі виділення, розклад колінів мікрофлорою і синтез активних речовин мікроорганізмами – все це відбувається в ґрунті.

Явище поглинання колінів ґрунтом існує та істотно змінює характер і результати взаємодії рослин. Проте його неможна розглядати лише як фактор, який тільки послаблює і робить неможливою алелопатичну дію одних рослин на інші.

Токсична, або інгибуюча дія, яка виявляється у водних, чи піщаних культурах, здебільшого послаблюється та зникає при проведенні досліду в умовах ґрунту або при внесенні в поживний розчин активованого вугілля чи інших адсорбентів. Проте в природних умовах потрібно враховувати ту обставину, що поглинальний комплекс ґрунту, як правило, вже насичений раніше адсорбованими іонами та молекулами. Тому адсорбція щойно виділених речовин значною мірою має обмінний характер: на місце речовин, що поглинаються виділяється еквівалентна кількість раніше адсорбованих молекул, в тому числі колінів.

Очевидно адсорбційні властивості ґрунту слід розглядати як фактор, що забезпечує, робить можливим хімічний вплив рослин одна на одну. Можливо він ускладнює алелопатію але не усуває її остаточно. Сприяючи накопиченню колінів на поверхні твердої фази, ґрунт розтягує у часі алелопатичну дію, часто на багато років та збільшує концентрацію колінів у ґрунті. Зрозуміло, що явище адсорбції колінів ґрунтом перешкоджає їх

поглинання рослиною, але існує явище катіоннообмінної ємкості між рослиною і ґрунтом. Зрештою накопичення колінів ґрунтом робить з часом його токсичним, непридатним до вирощування рослин, що отримало назву ґрунтовтоми.

Проблема ґрунтовтоми вирішувалась раніше за рахунок чисельних сівозмін у сільському господарстві, так в монокультурі відбувалось прогресуюче зниження врожайності. Ця проблема робить неможливим ущільнення посівів з отриманням декількох врожаїв на рік. Більшість дослідників висловлюють спільну думку про те, що ґрунтовтома – комплексне явище, обумовлене спільною дією декількох факторів:

- надмірне одnobічне внесення поживних речовин, зокрема мікроелементів і розбалансування складу солей ґрунтового розчину;
- надмірне розмноження шкідників і патогенної мікрофлори;
- одnobічні зміни у супутній мікрофлорі, порушення природної рівноваги організмів;
- нагромадження токсичних продуктів життєдіяльності рослин;
- вивільнення фізіологічно активних речовин з поживних решок та відмерлих частин кореневої системи, опалих листків;
- зміщенням рН; пануванням у ґрунті анаеробних процесів.

У комплексі причин ґрунтовтоми провідного значення може набувати один з перелічених факторів, хоча його не завжди можна виявити. Так, наприклад, тимчасова недостача поживних речовин або тимчасове нагромадження надлишків колінів послаблюють рослини, на яких відбувається масове розмноження шкідників та хвороби. Їх і вважають причиною зниження врожайності та родючості ґрунту. Безпосереднім джерелом колінів не завжди являються прижиттєві виділення рослин, що стомлює ґрунт, - найчастіше ці коліни походять з відмерлих органів, післяживних залишків, уривок коренів, тощо або продукуються супутньою мікрофлорою.

В той же час існують сільськогосподарські рослини, які можна декілька років вирощувати на одному місці і вони не приводять до значної ґрунтовтоми (кукурудза, виноград, картопля, рис). Очевидно ці культури не накопичують у своєму алелопатичному полі стійких і активних речовин. Для пояснення хімічної дії одних рослин на інші важливим є нагромадження в її алелопатичному полі активних сполук. Адже коли такі речовини концентруються поблизу рослини донора в значній кількості, пригнічення чи стимуляцію можна пояснити більш впевнено.

Речовини специфічної природи, які синтезуються вищими рослинами або мікроорганізмами, не відразу знаходять консументів у природі і нагромаджуються. Потім постійне знаходження таких речовин у екосистемі призведе до появи адаптивних форм мікроорганізмів, які знаходять способи використання цих сполук для своєї життєдіяльності. Нормальний ґрунт містить спори та інші зачатки організмів, які здатні руйнувати будь-які органічні сполуки. Тому первинне накопичення певних речовин у ґрунті змінюється певною рухливою рівновагою.

## РОЗДІЛ 9. ПРИКЛАД ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ АЛЕЛОПАТИЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ РОСЛИН

В якості прикладу експериментальних досліджень із викладеної вище тематики пропонуємо розглянути хід, методи та результати дослідження алелопатичних властивостей надземних вегетативних органів калини звичайної (*Viburnus opulus* L.), які були проведені на базі Сумського державного педагогічного університету імені А.С.Макаренка.

### 9.1 Матеріали та методи проведення експерименту

Одержання біологічного матеріалу та виготовлення водних розчинів здійснювали за методом тестових біопроб Гродзинського А.М. За результатами попередніх досліджень встановлено, що калина звичайна (*Viburnus Opulus* L.) має сильний алелопатичний вплив на ріст і розвиток інших вищих рослин. Біологічним матеріалом було обрано листки та

листові бруньки даної рослини. Методика отримання водних витяжок з даних органів є однаковою і представлена в попередніх розділах. Екстрагування з коренів рослин здійснюється за іншою методикою, тому потребує окремого дослідження.

Експеримент відбувався протягом одного року. Листки калини були зібрані 5 вересня з 3-х річної рослини та висушені з мінімальним освітленням при температурі 15<sup>0</sup>С. Листки були розташовані на гілках в третьому від центрального стовбура місці супротивного розташування листків, починаючи від центрального стовбура. Таким чином листки фізіологічно були зрілі і на момент збору рослинного матеріалу мали максимальну площу листової поверхні.

Бруньки, як іще один об'єкт досліджень, були зібрані безпосередньо перед початком проведення експерименту в лабораторних умовах. Для отримання водної витяжки з рослинного матеріалу вказані органи калини розтирали в ступці у ваговому співвідношенні 1:20 (1 г ваги органу (листки або бруньки) на 20 мл дистильованої води). Розчини фільтрували через добу після їх приготування. Після цього в чашки Петрі вносили по 10 мл отриманої витяжки та на фільтрувальний папір висівали насіння тестової культури - редиски. В класичних лабораторних дослідах з використанням подібної методики з використанням живого рослинного матеріалу готують витяжки 1:10 без механічного пошкодження об'єкту. Так як в даному експерименті було використано сухий рослинний матеріал, екстракт був менш концентрованим.

Для досягнення поставленої мети було проведено модельні досліді в чашках Петрі у трикратній повторності (в одній повторності – 100 насінин) за наступною схемою: 1) контроль (дистильована вода + насіння редису); 2) дослід I (витяжка з бруньок калини + насіння редису); 3) дослід II (витяжка з листків калини + насіння редису). Проростання насіння відбувалося за температури 16<sup>0</sup>С.

Біопроба на проростання насіння в лабораторному експерименті полягала у підрахунку числа пророслого насіння на дослідному розчині порівняно з проростанням насіння контролю тестової культури на дистильованій воді. В якості тестового об'єкту було використано насіння редису. Кількість насінин в кожному варіанті проведеного експерименту дорівнювала 300 шт. Пророщування насіння редиски відбувалося на фільтрувальному папері в чашках Петрі діаметром 10 см. Оптимальне зволоження досягалось при додаванні в чашку 5 мл. дистильованої води або досліджуваного розчину. В деяких, раніше проведених подібних дослідженнях для зволоження насіння брали 10 мл. експериментальної витяжки або дистильованої води для контролю.

Результати досліду встановлювали шляхом:

1. Підрахунок відсотку пророслого насіння на дослідному розчині і в контролі на дистильованій воді через 24 год. і через 48 год.
2. Порівняння середньої довжини корінців пророслого насіння в контролі і досліді через 24 год. і 48 год.
3. Порівняння середньої довжини пагонів пророслого насіння в контролі і досліді через 24 год. і 48 год.

Результати представлені у відповідному розділі в графічному вираженні.

Особливістю використання методу біотестів у дослідженні алелопатичних властивостей є те, що він поруч з позитивними моментами – простотою, високою продуктивністю, добрим відтворенням результатів – має істотний недолік: даний метод недостатньо точно відтворює реальні співвідношення колінів, які є в природних екосистемах. Даний недолік обумовлений наступними моментами, які неможливо врахувати і відтворити в лабораторних дослідах:

- 1) вибірковість дії колінів на біотест і природний об'єкт;

2) зміни колінів під впливом специфічної мікрофлори, реакції середовища, адсорбції, температури, світла, вологи, кисню та інших умов, що відрізняються від лабораторних;

3) взаємодії колінів з іншими алелопатично активними речовинами, що присутні в екосистемі.

Виходячи із вищесказаного другим напрямком даного експерименту було моделювання дії вологи на алелопатичні властивості колінів. Для цього після 24 год. пророщування в дослідному розчині частина насіння тестової культури була одноразово промита дистильованою водою 3 порції по 20 мл води. Також в цих чашках Петрі був змінений фільтрувальний папір на новий.

Третім напрямком даного експерименту було вивчення алелопатичного впливу дослідних витяжок різної концентрації з листя калини звичайної на ріст і розвиток насіння інших видів рослин. В класичних дослідях А.М. Гродзинського використовувалась витяжка концентрацією 1:10. На думку інших дослідників, таких як А.П. Мороз більш реальною в екосистемі є концентрація колінів 1:100.

Дослідні екстраговані витяжки були розведені у співвідношенні 1:40, 1:60 та 1:80 у дистильованій воді, в них відбувалося проростання насіння тестової культури редису.

Під час проведення першого етапу експерименту було встановлено, що найбільший ефект дають витяжки з листків калини у концентрації 1:20 або 1:40. Подальше розбавлення отриманих витяжок до значень 1:60 та 1:80 приводило до зникнення алелопатичного ефекту щодо схожості насіння тестової культури та інгибування росту пагону. Тому для проведення другого етапу дослідження було використано виключно концентрацію 1:20.

Окрім цього було виявлено, що використання тестової культури редису має свої чисто технічні недоліки. Після пророщування протягом 2-3 діб важко точно встановити точку початку пагону та кореню. Тому дані з довжини цих частин проростку можуть бути неточними. Виходячи з цього в

якості тестової культури було використано інший об'єкт – пшеницю. Це також традиційна в таких дослідженнях культура, яку раніше використовували інші дослідники в своїх експериментах.

Під час другого етапу експерименту головним завданням було встановити можливу різницю в алелопатичній активності листків калини різного віку. Для цього збір рослинного матеріалу здійснювали п'ять разів протягом вегетаційного періоду з рівними інтервалами у 30 днів кожного місяця, починаючи з травня. Тому в підсумкових таблицях та графіках присутні цифри 5, 6, 7, 8 та 9, що відповідають порядковому номеру кожного місяця протягом року.

Вісі інші маніпуляції з приготування витяжок, обробки насіння тестової культури та підведення підсумків дослідів точно відповідали методиці проведення експерименту першого етапу. Результати дослідів представлені у графічному вигляді.

## 9.2 Алелопатичний вплив вегетативних органів калини звичайної на ріст тестової культури

Проростання насіння редису в контрольному варіанті та дослідних варіантах відбувалося із значними відмінностями (рис. 9.2.1). Через 24 години після намочування схожість насіння в контролі становила 22%, у варіанті обробленому витяжкою з бруньок - 6%. Насіння, замочене у дослідному розчині з листків калини взагалі не проросло. Проміжний висновок цілком очевидний: вегетативні органи калини звичайної гальмують проростання насіння інших видів протягом перших 24 годин після намочування. Найбільший алелопатичний ефект зафіксовано при дії витяжки з листків: насіння редису взагалі не проросло. Було продовжено спостереження за інтенсивністю проростання насіння редису протягом наступних 24 годин.

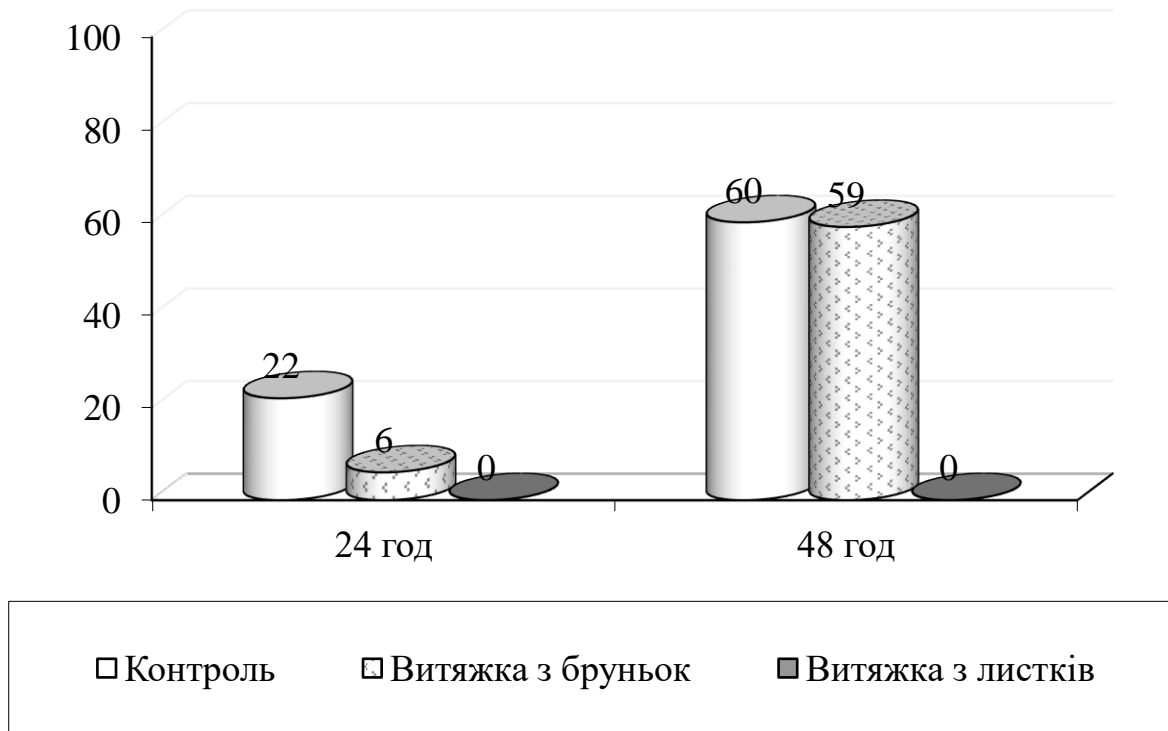


Рис. 9.2.1 Схожість насіння редису після обробки витяжками концентрації 1:20 вегетативних органів калини звичайної (%).

Через 48 годин було зафіксовано наступне. Схожість насіння в контролі становила 60%. У досліді з витяжкою з бруньок схожість була 59%, тобто практично такою, як і в контролі. Це говорить про те, що алелопатичний ефект в даному варіанті зберігався лише в першу добу після обробки. Через 48 год. насіння в даному варіанті відновило свою схожість до рівня контролю. Натомість обробка насіння витяжкою з листків калини так сильно загальмувала проростання насіння редису, що і через 48 годин не проросло жодної насінини.

Для всебічного розгляду хімічної взаємодії рослин було проаналізувано довжину корінців в контролі та досліді. Через 24 год. після замочування насіння довжина корінців у контролі була 4,6 мм., а у варіанті з витяжкою з бруньок – 3,5 мм. (рис. 9.2.2).

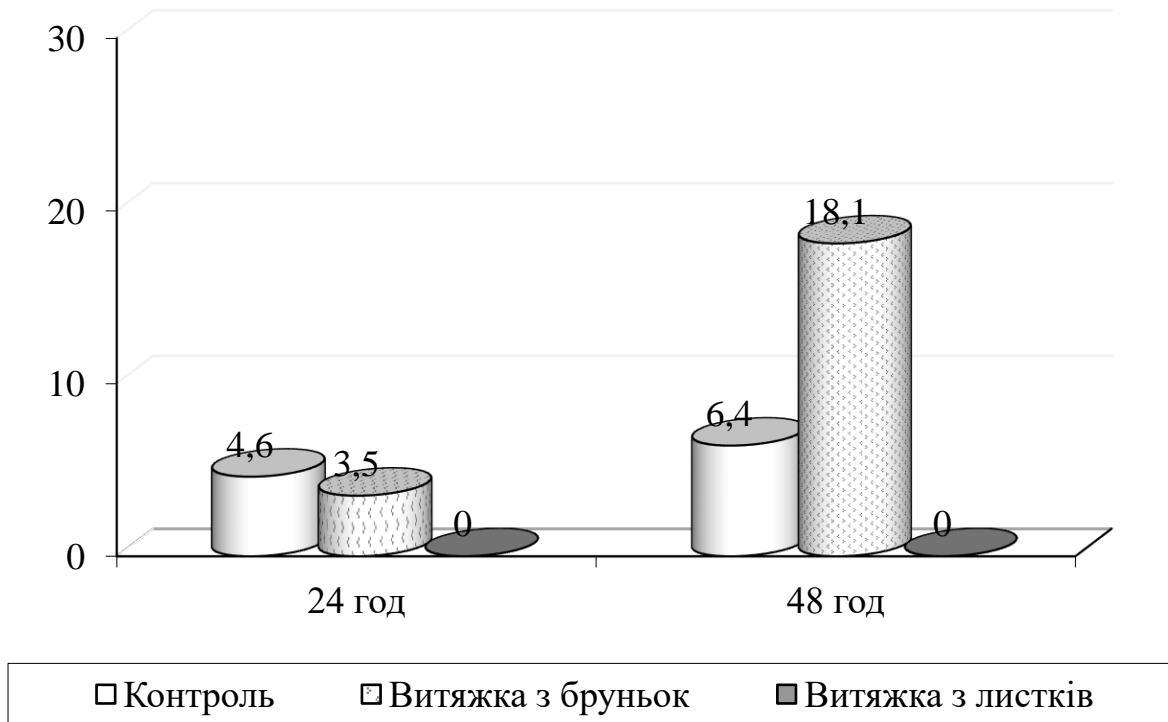


Рис. 9.2.2 Довжина корінців редису після обробки витяжками концентрації 1:20 вегетативних органів калини звичайної (мм).

Надалі у дистилляті протягом наступної доби відбувся приріст довжини паростків на 28% з 4,6 до 6,4 мм. Протягом наступної доби ситуація стрімко змінилася. Варіант обробленого насіння редису витяжкою з бруньок калини протягом наступної доби мав довжину корінців майже у шість разів більшу, ніж у попередні 24 години (рис. 9.2.3).

Отже можна зробити висновок, що витяжка з бруньок калини позитивно впливала на ріст корінців редису. Але цей стимулюючий ефект проявився не відразу після намочування насіння, а лише через дві доби. також проаналізували динаміку росту паростків насіння редису в контролі на дистилляті та в дослідних варіантах після намочування у витяжках з бруньок та листків калини.

Було встановлено наступне. Протягом першої доби довжину паростків в контролі і досліді повноцінно виміряти не вдалось, так як насіння проросло, шкірка на ньому луснула і насінина наклонулась, але паростки іще були занадто малі для вимірювання, 1-2 мм.

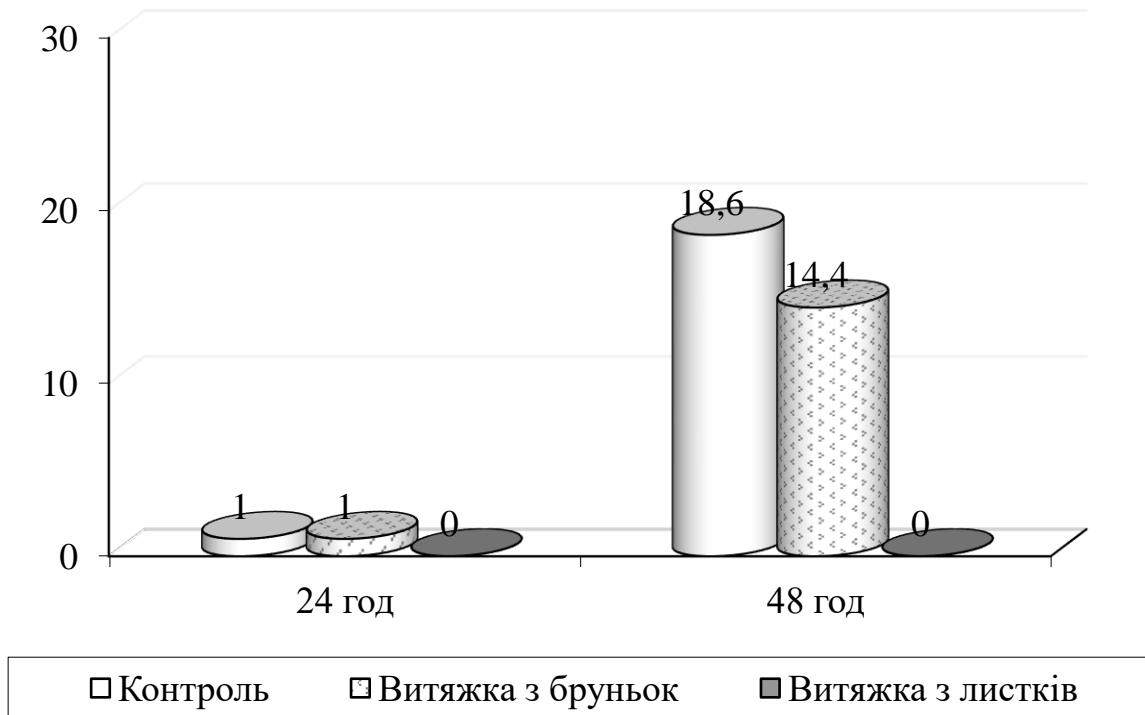


Рис. 9.2.3 Довжина паростків редису після обробки витяжками концентрації 1:20 вегетативних органів калини звичайної (мм).

Через 48 год. паростки насіння у варіанті після обробки витяжкою з бруньок були на 23% коротші, ніж в контролі, що свідчить про інгібуючу дію хімічних речовин витяжки на ріст паростка насіння редису.

Одним із напрямків дослідження хімічної взаємодії рослин у екосистемі є вивчення впливу екологічних факторів на таку взаємодію. У зв'язку з цим ми моделювали в ході нашого дослідження вплив атмосферних опадів на характер алелопатичного впливу одних видів рослин на інші. Атмосферні опади приводять до зниження концентрації виділених рослинами речовин і, отже, до зміни характеру їх дії на рослини.

Для моделювання такої ситуації ми в кінці першої доби досліді (25 година) після зняття результатів промили дистильованою водою частину насіння дослідних рослин. Промивання здійснювали наступним чином. Чашки Петрі з частиною дослідного насіння, пророщеного у вказаних вище витяжках, промили три рази по 20 мл. дистильованою водою та замінили фільтрувальний папір (рис. 9.2.4).

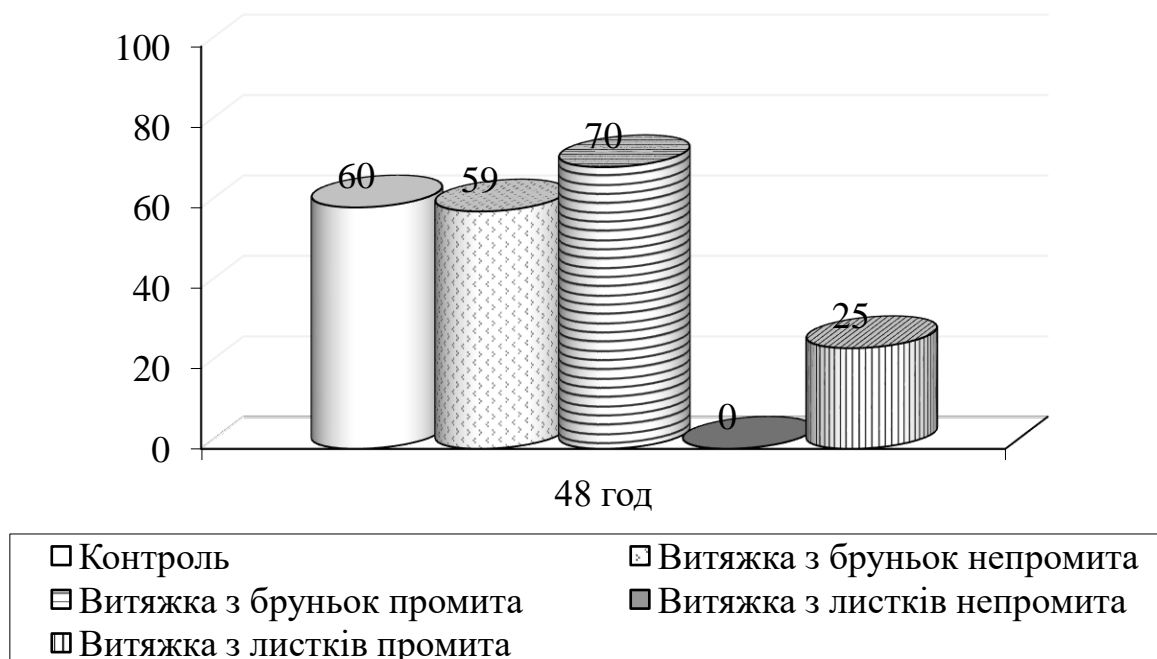


Рис. 9.2.4. Схожість насіння редису після обробки витяжками концентрації 1:20 вегетативних органів калини звичайної і промивання частини насіння дистильованою водою після 24 год. дослідю (%)

В кінці другої доби знімали результати вже в промитих і непромитих, базових варіантах одночасно (48 год). Із даних рис. 9.2.4 видно, що промивання дослідного насіння привело до відновлення проростання. У варіанті з промитим насінням у витяжці з бруньок схожість відновила і стала навіть вищою ніж в контролі – 70% проти 60% відповідно. Таким чином зниження концентрації колінів у витяжці із бруньок мала навіть деякий рістстимулюючий ефект на проростання насіння редису. Найбільш показовим був ефект промивання насіння у витяжці з листя калини (рис. 9.2.4). Інгибуюча дія колінів з листків калини мала сильний і тривалий ефект – нульове проростання обробленого насіння кожного дня дослідю. Промивання через 25 годин привело до зняття такої сильної інгибуючої дії і відновлення енергії проростання – схожість 25% в даному варіанті на 48 годину дослідю.

Також було проаналізовано вплив промивання на довжину корінців пророслого насіння у кожному дослідному варіанті (рис. 9.2.5).

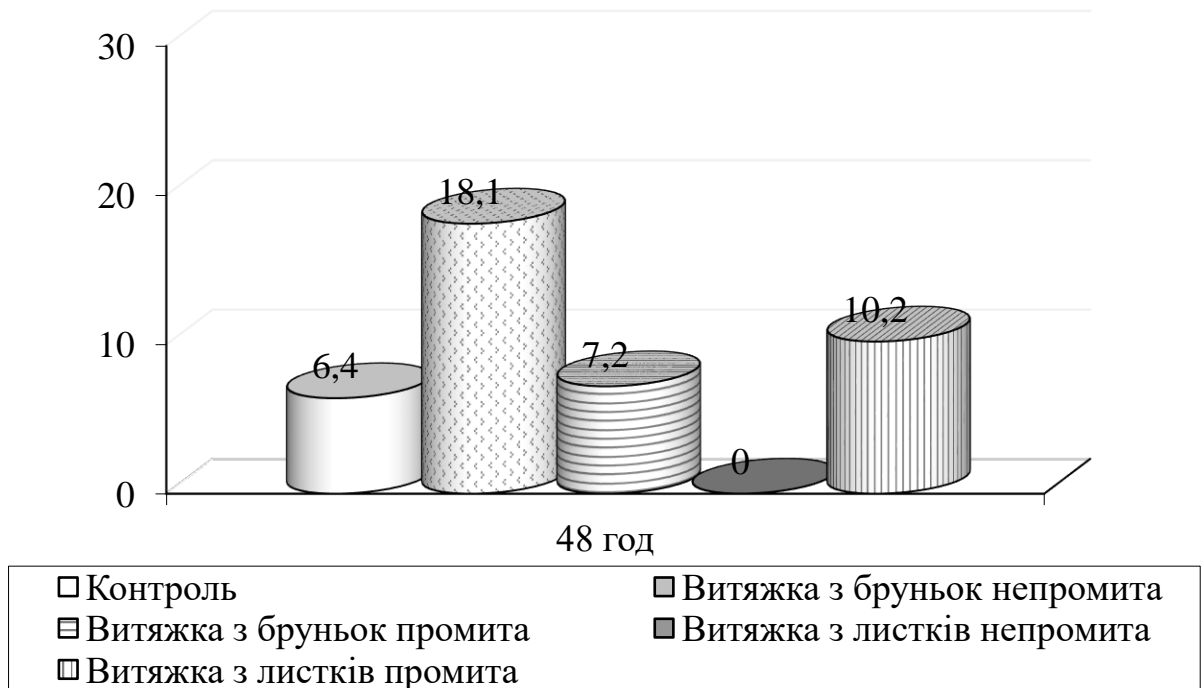


Рис. 9.2.5 Довжина корінців редису після обробки витяжками концентрації 1:20 вегетативних органів калини звичайної і промивання частини насіння дистильованою водою після 24 год. дослідю (мм).

Отримані результати можна інтерпретувати наступним чином. Корінці проростків насіння редису у витяжці з бруньок відчували ефект стимулювання росту – 18,1 мм проти 6,4 мм у контролі. Промивка дистиллятом привела до нівелювання цього ефекту. Промиті проростки мали довжину корінця – 7,2 мм., практично як в контролі.

Натомість промивання насіння, обробленого витяжкою з листків, зняло інгібуючий ефект з процесу проростання а довжина корінців становила 10,2 мм., що на 38% більше, ніж в контролі. Можна зробити висновок, що промивка у даному варіанті змінила інгібуючий ефект на стимулюючий щодо росту корінця проростків.

Також було проаналізовано вплив промивання на довжину паростків пророслого насіння у кожному дослідному варіанті. Отримані результати представлені у графічному вигляді на рисунку 9.2.6.

Варіант, оброблений витяжкою з бруньок після 48 год. проростання мав значення довжини паростка на 20% менше, ніж в контролі. Промивка

частини насіння, обробленого витяжкою з бруньок мало позначилось на ростових характеристиках, але довжина паростку в даному варіанті все ж була більша на 9% - 16,8 мм проти 14,4 мм.

Насіння варіанту, обробленого витяжкою з листків, не проросло взагалі і на 48 год. досліду. Промивка частини насіння у даному варіанті після 24 год. досліду зняла інгібуючу дію колінів витяжки з листка на проростання редису. Воно проросло і паростки досягли довжини 11,8 мм. Це на 37% коротші, ніж в контролі (рис. 9.2.6).

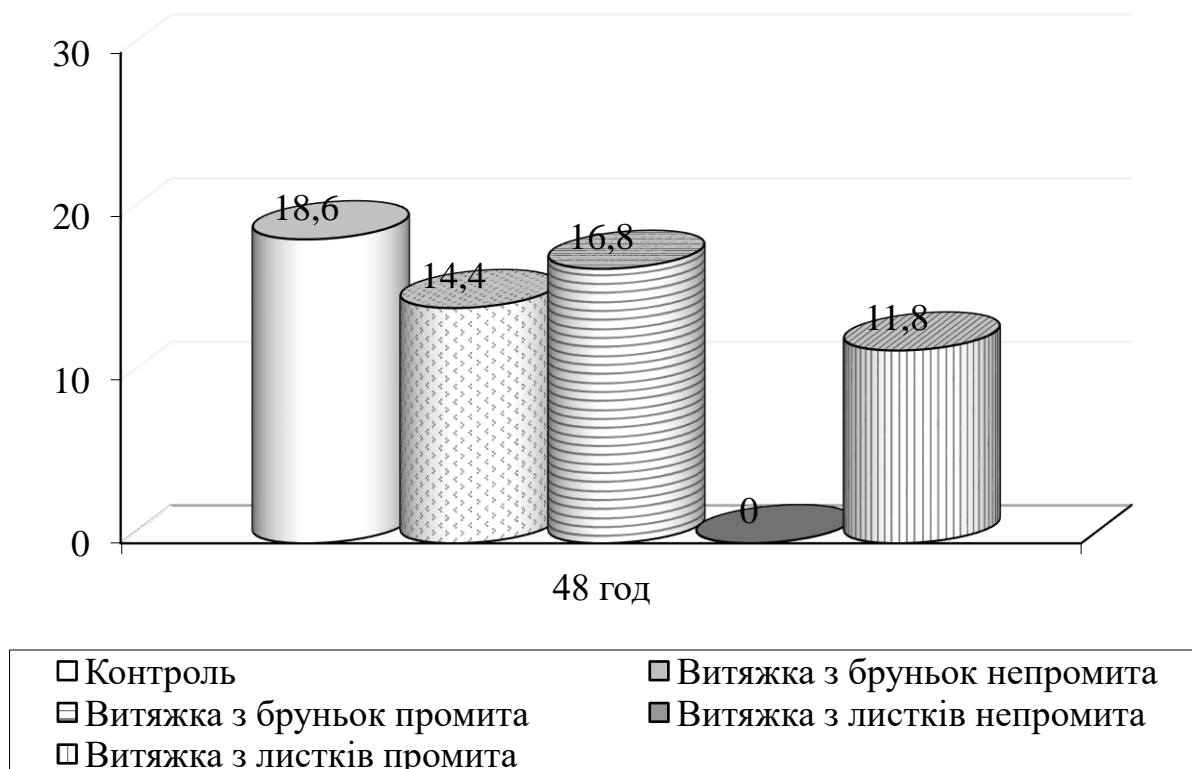


Рис. 9.2.6 Довжина паростків редису після обробки витяжками концентрації 1:20 вегетативних органів калини звичайної і промивання частини насіння дистильованою водою після 24 год. досліду (мм).

Наведені вище результати дослідів не враховують зміну ваги одного проростка при вирощуванні в різних умовах досліду. Взагалі у фізіології рослин основним показником при оцінці продуктивності процесу є суха вага органу, як інтегральна величина, що вказує на інтенсивність синтезу нових речовин та їх використання в процесах окислення тощо. Збільшення сухої ваги органу забезпечується переважанням синтетичних процесів над

процесами розпаду. Таке переважання синтетичних процесів над деструктивними стає можливим лише після утворення справжніх листків і початку процесу фотосинтезу. В даному досліді підсумки було зроблено до початку фотосинтетичних процесів, тому використання сухої ваги проростку як характеристики ростових процесів було б некоректним. Тому було використано показник «сира вага».

Дослідження сухої ваги, як об'єктивного показника ростових процесів є можливим за певних умов. Необхідно розуміти, що збільшення сирої ваги проростка показує на те, як насінина поглинає воду із середовища в запропонованих умовах досліду. Швидкість поглинання води в свою чергу характеризує фізіологічний стан проростку, адже початок обмінних процесів у насініні і власне проростання стартує лише після надходження води. Насінина в сухому стані не проростає. Чим швидше насінина поглинає воду, тим більші можливості паростка до росту на початковому етапі росту рослини.

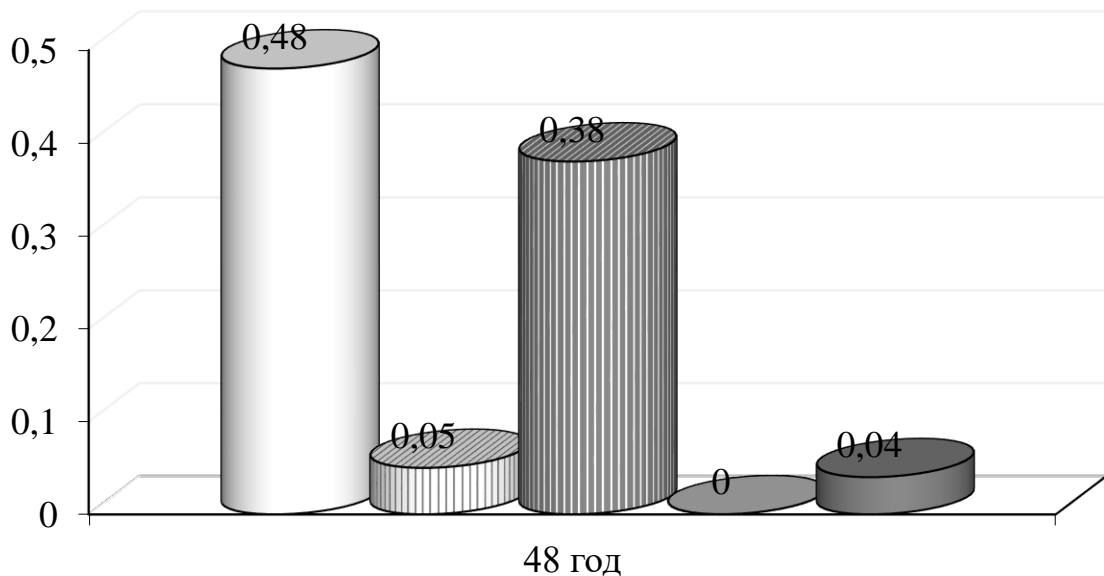
Тому було проаналізовано сирю вагу проростків через 48 годин після початку досліду. Графічне вираження отриманих результатів представлено на рисунку 9.2.7.

Проведений аналіз показав наступне. На 48 год. сира вага одного паростка в контролі була найбільшою - 0,48г. Пророщування насіння редису у витяжці з бруньок калини звичайної привело до зменшення швидкості поглинання води насіниною у 10 раз – вага одного проростку в даному варіанті становила 0,05г.

Промивання варіанту з витяжкою бруньок в значній мірі відновило здатність насіння поглинати воду із середовища для розвитку проростка. Вага проростка в даному варіанті на 48 год. досліду становила 0,38г (контроль 0,48г).

У варіанті з витяжкою з листків калини насіння не проросло взагалі, проростків як таких не було. Тому було прийнято вагу одного проростка за 0г. Промивання даного варіанту дистильованою водою привело до

відновлення проростання, але швидкість поглинання води була мінімальною і вага одного проростка на 48 годину досліду становила 0,04г.



- |                             |                               |
|-----------------------------|-------------------------------|
| □ Контроль                  | ▨ Витяжка з бруньок непромита |
| ▨ Витяжка з бруньок промита | ▨ Витяжка з листків непромита |
| ■ Витяжка з листків промита |                               |

Рис. 9.2.7 Сира вага одного проростка редису через 48 год. після початку пророщування у витяжках концентрації 1:20 вегетативних органів калини звичайної (г).

Багато досліджень присвячено з'ясуванню алелопатичного впливу витяжок різної концентрації з органів рослини на ріст і розвиток інших видів рослин. Це питання завжди актуальне, адже концентрація ґрунтового розчину колінів змінюється в широких межах в залежності від вологості ґрунту, його структури, поглинальної здатності коренів, розчинності хімічно активних речовин, що їх виділяє корінь та інших чисельних факторів.

Також було проведено дослід з проростання насіння редису, намоченого у витяжках різної концентрації з листків калини (рис. 9.2.8). Для цього порівняльного досліду було використано витяжку з листків калини, так як наш попередній експеримент (рис. 8.2.1) показав сильний інгібуючий вплив саме витяжки з листків, а не з бруньок на проростання насіння редису.

Дані рисунку 9.2.8 показують наступне. Найбільший інгибуючий вплив на проростання насіння редису мала концентрація витяжки 1:40. Схожість насіння у даному варіанті становила лише 50%, в контролі – 89%. Другою за інгибуючим впливом на проростання насіння була концентрація витяжки 1:60. Схожість в даному варіанті становила 74% (в контролі 89%). Концентрація витяжки з листків калини 1:80 взагалі не вплинула на проростання насіння редису. Схожість в даному варіанті була однаковою з контролем і становила 90% (в контролі 89%) (рис. 9.2.8).

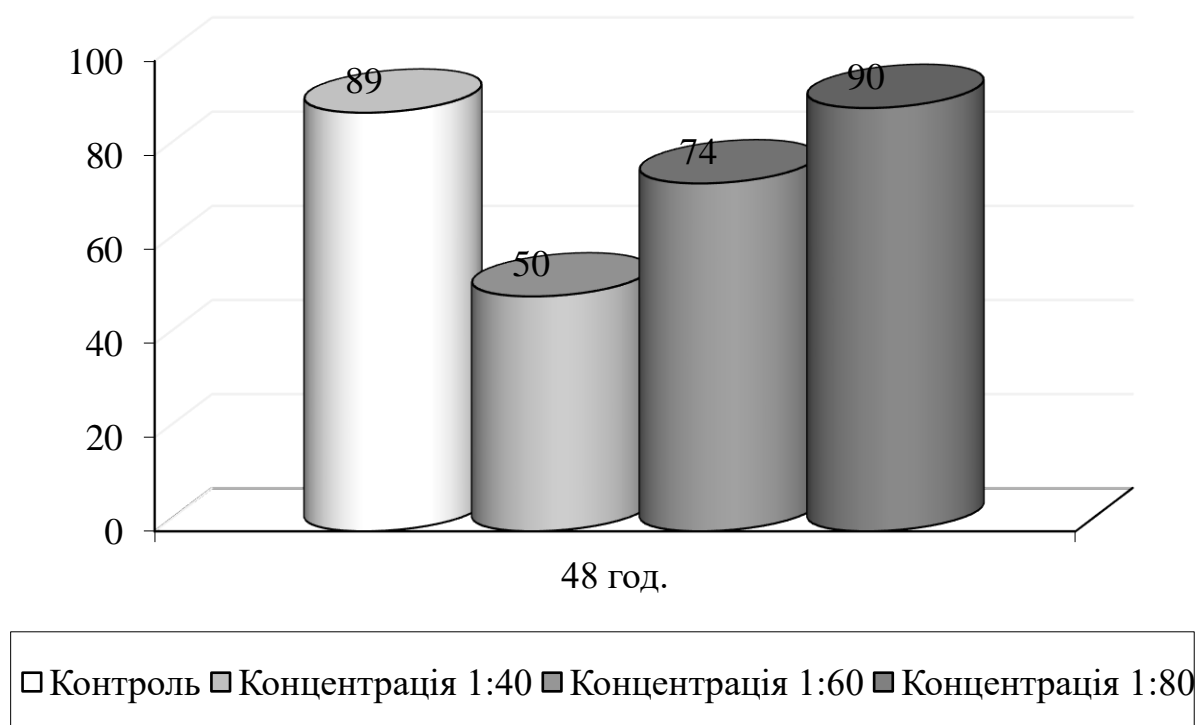


Рис. 9.2.8. Схожість насіння редису через 48 год. після обробки витяжками різних концентрації з листків калини звичайної (%).

Також було з'ясовано реакцію пророслого насіння тестової культури редису на різні концентрації витяжок з листя калини шляхом виміру довжини корінця та довжини паростка. Отримані результати у графічному вигляді представлені на рис. 9.2.9. Отримані дані наглядно ілюструють алелопатичні властивості калини звичайної. Найбільший інгибуючий ефект мали витяжки концентрації 1:40 і 1:60. Довжина корінців у цих варіантах становила 12 мм та 14,3 мм відповідно, що було майже у три рази менше, ніж в контролі – 36

мм. Обробка витяжкою концентрації 1:80 показала, що така концентрація мала набагато менший інгибуючий ефект (рис 9.2.9).

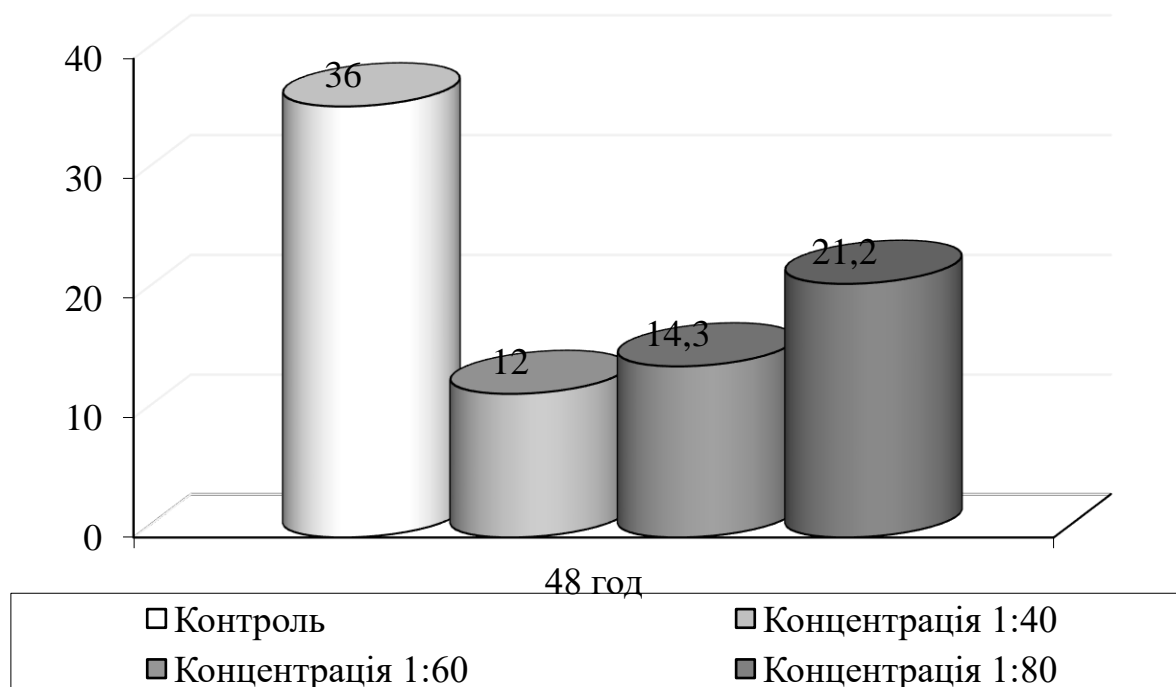


Рис. 9.2.9. Довжина корінців редису через 48 год. після обробки витяжками різних концентрації з листків калини звичайної (мм).

У насіння редису, обробленого витяжкою даної концентрації при проростанні на 48 годину утворило корінці довжиною 21,2 мм., що на 42% менше, ніж в контролі. В порівнянні з більш концентрованими витяжками 1:40 та 1:60 такі показники відрізнялися дуже суттєво, у 1,8 рази і більше (рис. 9.2.9).

Також було проаналізовано довжину паростків редису, що утворилися при проростанні насіння після обробки витяжками різної концентрації з листків калини звичайної. Графічне вираження даного дослідження представлено на рисунку 9.2.10.

Аналіз даних рисунку 9.2.10 говорить про те, що найбільший алелопатичний ефект щодо росту паростків обробленого насіння редису мали витяжки з концентрацією 1:40 та 1:60. Саме обробка витяжками таких концентрацій з листків калини звичайної привела до значного гальмування росту паростків пророслого насіння у 1,5 та 1,7 рази відповідно до вказаних вище концентрацій.

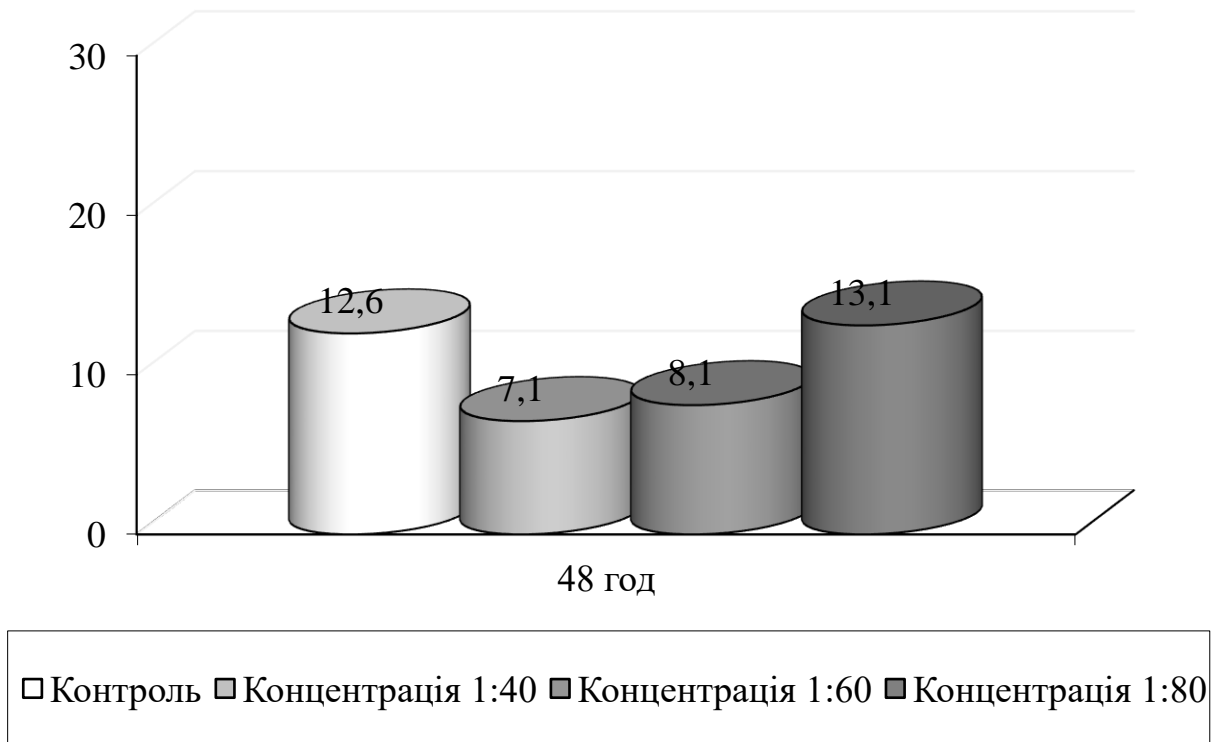


Рис. 9.2.10. Довжина паростків редису через 48 год. після обробки витяжками різних концентрації з листків калини звичайної (мм).

Хімічна взаємодія з колінами у концентрації 1:80 показала, що за такого ступеню розбавлення алелопатично активних речовин вони втрачають здатність негативно впливати на ріст та розвиток паростків інших рослин. Довжина паростків у даному варіанті майже дорівнювала контрольним показникам – 13,1 мм (контроль 12,6 мм).

### 9.3 Сезонна динаміка алелопатичної активності листків калини звичайної

В даному розділі представлений хід і результати другого етапу даного експерименту. Під час проведення першого етапу експерименту було встановлено, що найбільший ефект дають витяжки з листків калини у концентрації 1:20 або 1:40. Подальше розбавлення отриманих витяжок до значень 1:60 та 1:80 приводило до зникнення алелопатичного ефекту щодо схожості насіння тестової культури та інгибування росту пагону. Тому для проведення другого етапу дослідження використовували виключно концентрацію 1:20.

Окрім цього було виявлено, що використання тестової культури редису має свої чисто технічні недоліки. Після пророщування протягом 2-3 діб важко точно встановити точку початку пагону та кореню. Тому дані з довжини цих частин проростку можуть бути неточними. Виходячи з цього в якості тестової культури було використано інший об'єкт – пшеницю. Це також традиційна в таких дослідженнях культура, яку раніше використовували інші дослідники в своїх експериментах.

Під час другого етапу експерименту головним завданням було встановити можливу різницю в алелопатичній активності листків калини різного віку. Для цього збір рослинного матеріалу здійснювали п'ять разів протягом вегетаційного періоду з рівними інтервалами у 30 днів кожного місяця, починаючи з травня. Тому в підсумкових таблицях та графіках присутні цифри 5, 6, 7, 8, та 9, що відповідають порядковому номеру кожного місяця протягом року.

Всі інші маніпуляції з приготування витяжок, обробки насіння тестової культури та підведення підсумків дослідів точно відповідали методиці проведення експерименту першого етапу. Тривалість досліду – 96 годин.

Головною ідеєю другого етапу даної роботи було намагання з'ясувати, як змінюється алелопатична активність листків калини протягом одного вегетаційного періоду. Листки калини розпускаються наприкінці квітня і опадають у кінці жовтня.

На рисунку 9.3.1 представлені результати визначення схожості тестової культури після обробки листками калини різного віку.

Як видно із представленого графіку найменша схожість зафіксована у варіанті з обробкою витяжкою з листків зібраних у липні – 78%. Це на 17% менше, ніж в контролі (дистилят).

Всі інші варіанти також продемонстрували певну активність, що привела до зниження схожості насіння тестової культури, але їх вплив був набагато слабшим, схожість 86-90%. Зазначимо, що найнижчий рівень

алелопатичної активності встановлено у листків найстаршого віку, зібраних у вересні поточного року.

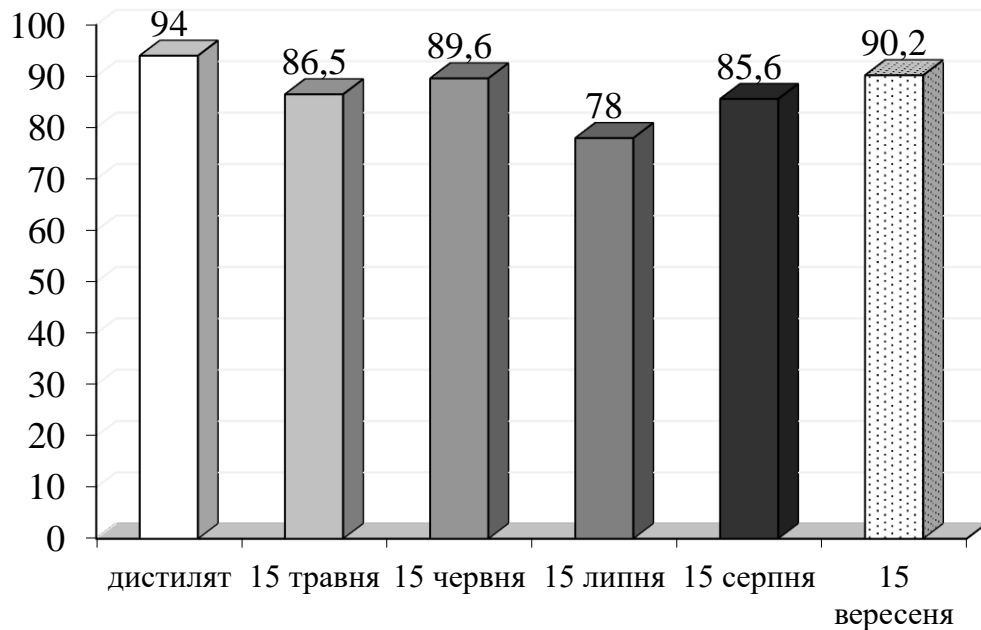


Рис. 9.3.1. Схожість насіння тестової культури після обробки витяжками концентрації 1:20 з листків різного віку калини звичайної, вказані дати збору листків (%).

Схожість насіння тестової культури, оброблених витяжкою з цих листків становила 90%, що є найближчим показником до рівня контролю (дистилят) – 94%. Також під час проведення другого етапу дослідження було встановлено, що вплив на ріст пагону всіх варіантах дослідження був незрівнянно вищим, ніж вплив на схожість насіння тестової культури (рис 9.3.2).

На рисунку представлені результати визначення довжини пагону тестової культури після обробки листками калини різного віку.

Представлені на даному рисунку результати дослідження дуже наглядно демонструють інгібуючий вплив калини на ріст інших рослин. В дослідних варіантах довжина пагону тестової культури була меншою, ніж в контролі у 2,5 – 4 рази.

Найсильніший інгібуючий ефект зафіксовано після використання витяжки з наймолодших листків, зібраних у травні поточного року: 6,2 мм проти 25,3 мм у контролі (дистилят). Це рівно у 4 рази менша довжина

пагону, ніж в контролі. Всі інші дослідні варіанти показали більш менш близькі результати 9,5 – 10,8 мм проти 25,3 мм в контролі. Тобто більш старші листки здійснили набагато слабшу гальмуючу дію – біля 2,5-3 раз зменшення довжини пагону.

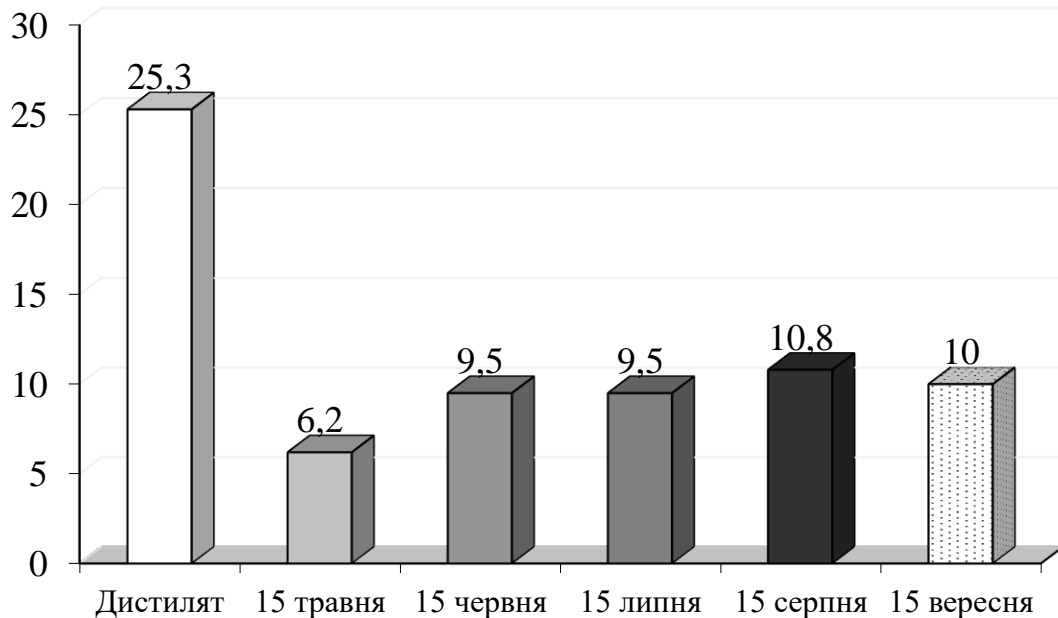


Рис. 9.3.2. Довжина пагону проростків тестової культури після обробки витяжками концентрації 1:20 з листків різного віку калини звичайної, вказані дати збору листків (мм).

Під час проведення другого етапу дослідження було встановлено, що вплив на ріст кореню всіх варіантах дослідження був незрівнянно вищим, ніж вплив на схожість насіння тестової культури (рис. 9.3.3).

Згідно представлених даних встановлено, що вплив на ріст кореню у всіх варіантах дослідження був значно більший, ніж вплив на схожість насіння та вплив на ріст пагону тестової культури.

Витяжка із травневих листків найсильніше гальмувала ріст кореню проростків – 9,4 мм проти 52,6 мм в контролі. Це у 5,8 рази менша довжина, ніж у контрольних рослин. У всіх інших дослідних варіантах також зафіксована інгібуюча дія листків старшого віку, але гальмівний ефект був виражений набагато слабше.

Довжина кореню в цих дослідних варіантах була розташована в інтервалі 12-15 мм проти 58.6 в контролі (дистилят). Таким чином проміжний висновок на даному етапі може звучати наступним чином: найбільший інгибуючий ефект на ріст стебла і кореню тестової культури мали наймолодші листки калини звичайної, зібрані у травні поточного року.

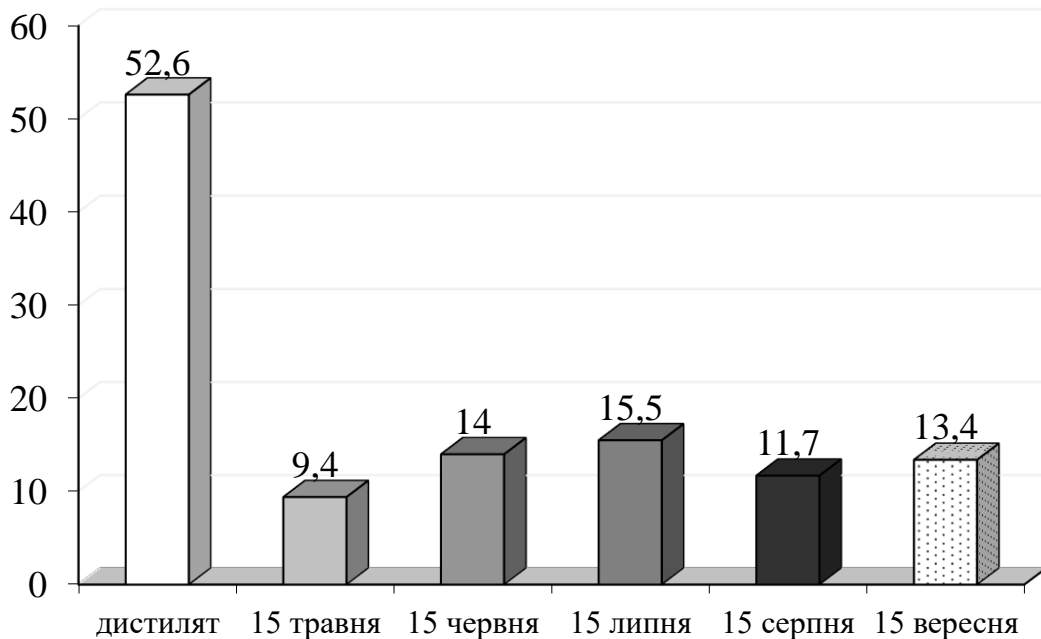


Рис. 9.3.3. Довжина кореню проростків тестової культури після обробки витяжками концентрації 1:20 з листків різного віку калини звичайної, вказані дати збору листків (мм).

Що стосується загальної довжини паростку тестової культури після обробки листками калини різного віку то підсумкові результати представлені на рисунку 9.3.4.

Як і очікувалось, загальна довжина рослин у варіанті з травневими листками буде найменшою – у 5 раз меншою ніж в контрольних рослин.

Зробити висновок про те, що із віком листків калини їх алелопатична активність поступово знижується ми не можемо. Всі наступні вікові категорії листків від червневих до вересневих мали близькі показники такої активності без ярко вираженої тенденції по місяцях.

Однозначно можна сказати лише одне: всі вони були чітко менш активними, ніж травневі листки. Загальна довжина паростку у варіантах

витажок з червневих-вересневих листків коливалась у межах 22-25 мм, що на 30-38% відсотків була більшою ніж у варіанті з травневими листками.

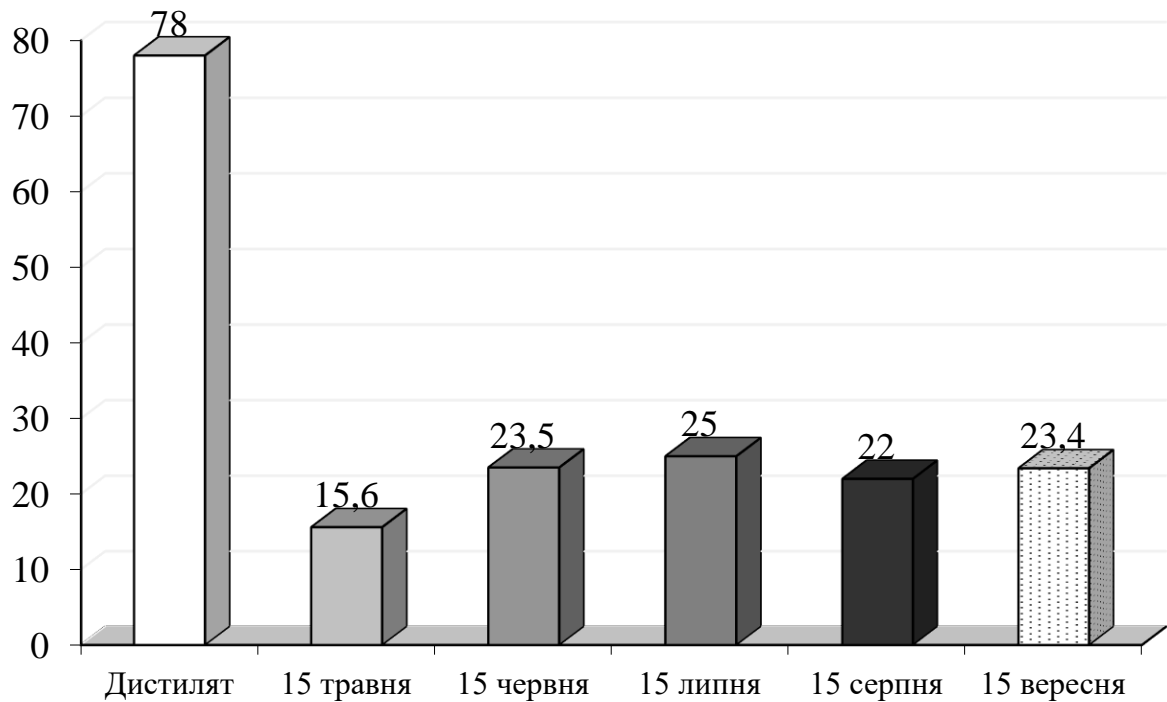


Рис. 9.3.4. Загальна довжина проростків тестової культури після обробки витяжками концентрації 1:20 з листків різного віку калини звичайної, вказані дати збору листків (мм).

#### 9.4 Алелопатична активність листків різних ярусів калини звичайної

Листки на пагонах калини розташовані супротивно по два. На кожній гілці вони утворюють яруси не менше п'яти. При наростанні верхівкової меристеми пагону кожний новий ярус листків чим ближче до верхівки, тим буде фізіологічно молодшим. Найстарші будуть в початку пагону. Таким чином на кожній гілці будуть розташовані листки різного власного віку і, відповідно, фізіологічної зрілості. Було поставлено іще один експеримент, метою якого було порівняти алелопатичну активність листків калини звичайної різних ярусів. Для його проведення була застосована загальноприйнята методика, яку ми використовували в попередніх дослідженнях (розділ III). Збір рослинного матеріалу було здійснено 26.07.2016 р. Дослідні яруси – I, II, III від основи пагону.

На рисунку 9.4.1 представлені результати визначення схожості тестової культури пшениці після обробки листками різних ярусів калини звичайної.

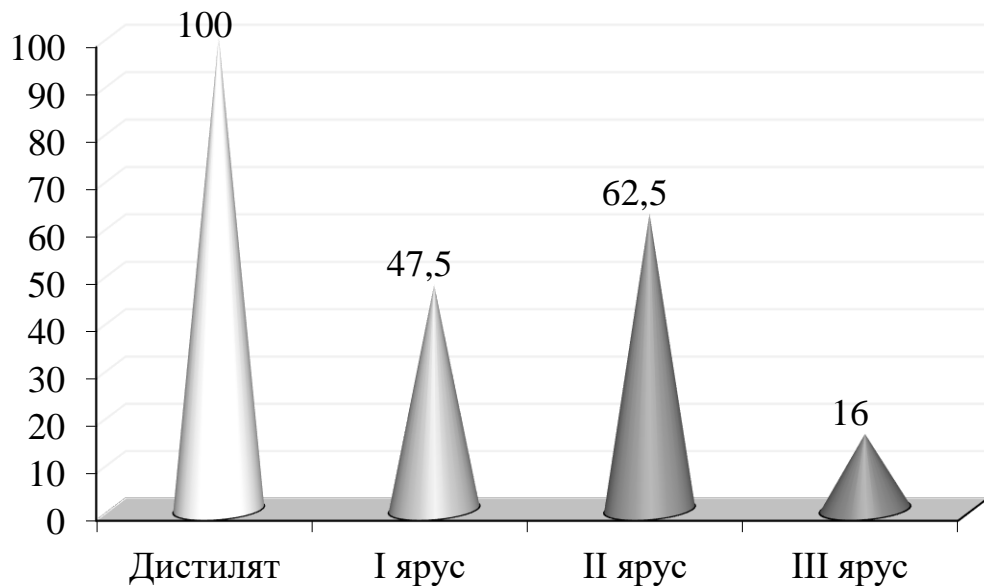


Рис. 9.4.1. Схожість насіння тестової культури після обробки витяжками концентрації 1:20 з листків різних ярусів калини звичайної (%).

Тривалість дослідження - 96 годин. Як видно із представленого графіку найменша схожість через 96 годин експерименту зафіксована у варіанті з обробкою витяжкою з листків III ярусу – 16% (контроль – 100% схожості). Витяжка I ярусу дала можливість прорости 47% насіння тестової культури, II ярусу – 63% насіння. Таким чином, найвищу інгибуючу активність щодо сходження насіння тестової культури продемонстрували листки III ярусу від основи стебла.

На рисунку 9.4.2 представлені результати визначення довжини пагону тестової культури після обробки листками різних ярусів калини звичайної насіння тестової культури - пшениці.

Інгибуючий вплив листків калини різних ярусів на проростання насіння тестової культури був просто вражаючим. Насамперед це стосується витяжки з листків III ярусу, обробка витяжкою з якої привела до зменшення довжини кореню у п'ятнадцять разів – до 2 мм проти 30,4 мм (рис. 9.4.2).

Листки II та I ярусів проявили дещо менший алелопатичний вплив і зменшили ріст кореню до 3 та 3,9 мм відповідно.

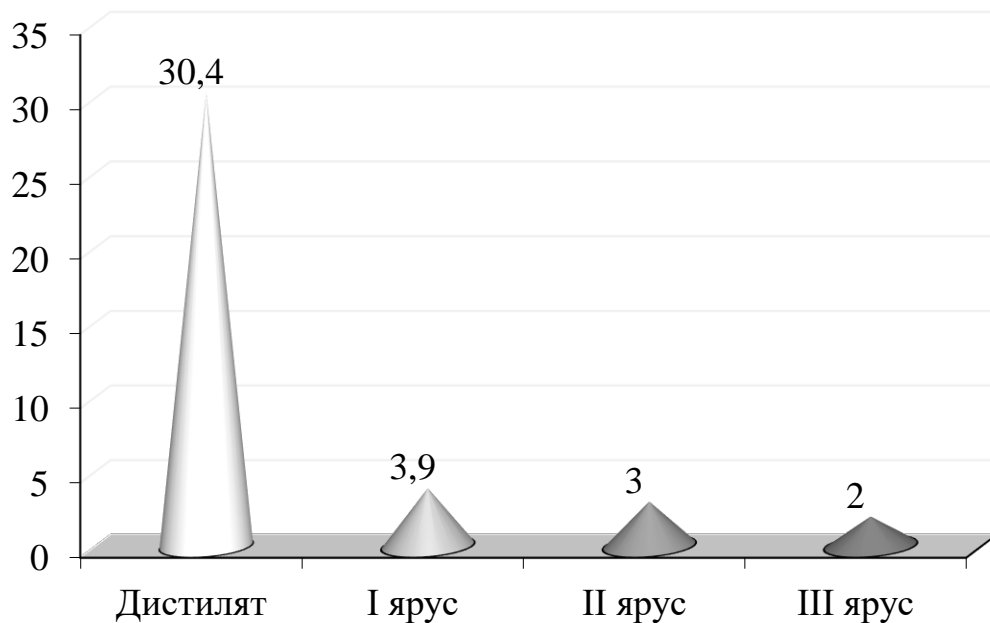


Рис. 9.4.2. Довжина кореню проростків тестової культури після обробки витяжками концентрації 1:20 з листків різних ярусів калини звичайної (мм).

На рисунку 9.4.3 представлені результати визначення довжини пагону тестової культури після обробки листками різних ярусів калини звичайної насіння тестової культури – пшениці.

Як бачимо, у випадку з пагонами проростків тестової культури алелопатична дія листків калини звичайної дуже сильна. І по відношенню до пагонів проростків тестової культури найбільшу інгибуючу дію було зафіксовано після обробки витяжкою з листків III ярусу – пагони взагалі не розвинулись. Таким чином можна зробити попередній висновок про те, що найбільшу алелопатичну активність серед листків калини проявили листки III ярусу. Даний експеримент був нами про дубльований для листків калини звичайної різних ярусів, що були відібрані як рослинний матеріал в інший місяць – 15.06.2016. Результати цього повторного дослідження в цілому підтвердили представлені в даному розділі висновки – III ярус був найбільш активним через досліджених трьох ярусів листків калини звичайної.

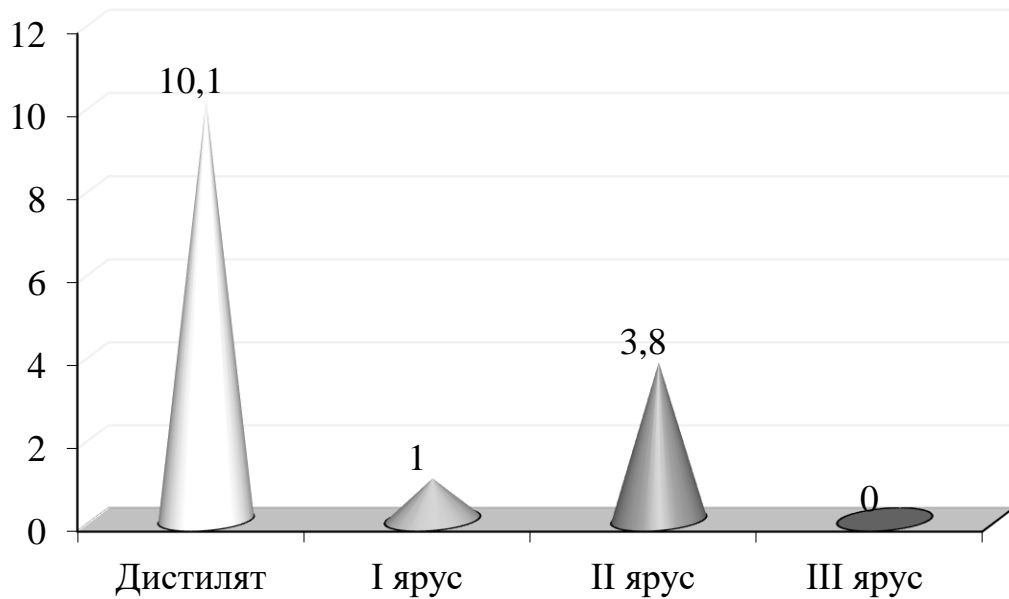


Рис. 9.4.3. Довжина пагону проростків тестової культури пшениці після обробки витяжками концентрації 1:20 з листків різних ярусів калини звичайної (мм).

На підставі проведених досліджень було зафіксовано, що витяжка з бруньок калини звичайної мала короткостроковий інгібуючий ефект на проростання насіння тестової рослини протягом першої доби після обробки. Також встановлено ріст стимулюючий ефект витяжки з бруньок калини на корені проростків тестової культури. Витяжка з листків калини звичайної мала сильний і довгостроковий інгібуючий ефект на проростання насіння тестової рослини. Моделювання атмосферних опадів промивкою дистилятом привело до повного зняття алелопатичного ефекту витяжки з бруньок і частково витяжки з листків калини на проростання насіння тестової культури. До дії колінів з витяжки бруньок калини більш чутливими були паростки, а ніж корінці тестової культури. Встановлено, що до дії колінів з витяжки листків калини чутливість паростків і корінців тестової культури була приблизно однаковою. Найбільший ріст гальмуючий ефект фізіологічної дії мала витяжка з листків калини звичайної концентрації 1:40. Найнижчий рівень інгібуючої дії на проростання інших видів встановлено у вересневих листків найстаршого віку, найвищій - у липневих. Зафіксовано

найбільший інгібуючий ефект на ріст проростка тестової культури наймолодших листки калини звичайної, зібраних у травні поточного року. Вікові категорії листків від червневих до вересневих значно поступалися у алелопатичній активності травневим і мали близькі показники без ярко вираженої тенденції до її зміни з віком. Встановлено, що найбільшу алелопатичну активність серед листків калини проявили листки III ярусу кожної гілки.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Волкогон В.В., Надкернична О.В., Токмакова Л.М. Експериментальна ґрунтова мікробіологія. Київ: Аграрна наука, 2010. 463 с.
2. Головка Е. А. Історико-аналітичний погляд: від класичної фізіології рослин до сучасної алелопатії. *Інтродукція рослин*. 2001. № 1–2. С. 5–17.
3. Гродзинский А.М. Алелопатия растений и почвоутомление: избр.тр. Киев: Наук. думка, 1991. 432 с.
6. Гродзинський А. М. Основи хімічної взаємодії рослин. Київ: Наук. думка, 1973. 205 с.
7. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казан.ун-та, 1989. 147 с.
8. Ісаєнко В. М., Войціцький В. М. та інші. Екологічна біохімія. Київ: Наук. думка. 2005. 440с
9. Мороз П. А. Алелопатическая функция фенольных соединений плодовых растений. *Інтродукція рослин*. Київ : 2006. № 4. С.105–114.
10. Мусатенко Л. І. Фізіологія рослин (фітогормонологія) – основні етапи розвитку. Київ : Альтерпрес, 2011. С. 212–214.
11. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. Київ: Либідь, 2005. 808 с.
12. Райс Э. Аллелопатия Москва: Мир, 1978. 392 с.
13. Скляр В.Г. Екологічна фізіологія рослин. Суми: Університетська книга, 2015. 271 с
14. Юрчак Л.Д. Алелопатія в агробіоценозах ароматичних рослин. Київ. Фітосоціоцентр, 2005. 42 с.

Навчальне видання  
Москаленко Микола Павлович

Зміст

ПЕРЕДМОВА .....	3
ВСТУП .....	4
РОЗДІЛ 1. ДОСЛІДЖЕННЯ АЛЕЛОПАТІЇ В УКРАЇНІ .....	7
РОЗДІЛ 2. МІСЦЕ АЛЕЛОПАТІЇ В СИСТЕМІ БІОЛОГІЧНИХ НАУК .....	14
РОЗДІЛ 3. АЛЕЛОПАТІЯ ТА ІНШІ ФОРМИ ВЗАЄМОДІЇ РОСЛИН .....	20
РОЗДІЛ 4. МЕТОДИ АЛЕЛОПАТІЇ .....	23
РОЗДІЛ 5. ХІМІЧНА ПРИРОДА РОСЛИННИХ ВИДІЛЕНЬ .....	39
РОЗДІЛ 6. ВИДІЛЬНІ МОЖЛИВОСТІ РОСЛИН .....	66
РОЗДІЛ 7. АЛЕЛОПАТИЧНА АКТИВНІСТЬ І АЛЕЛОПАТИЧНА ТОЛЕРАНТНІСТЬ РОСЛИН .....	80
РОЗДІЛ 8. ФІЗІОЛОГІЧНІ ТА БІОХІМІЧНІ НАПРЯМКИ АЛЕЛОПАТИЧНОГО ВПЛИВУ КОЛІНІВ .....	91
8.1 Хімічні механізми дії колінів .....	91
8.2 Морфо-фізіологічна дія колінів .....	93
8.3 Взаємодія колінів між собою .....	96
РОЗДІЛ 9. ПРИКЛАДИ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ АЛЕЛОПАТИЧНИХ ВЛАСТИВОСТЕЙ РОСЛИН .....	103
9.1 Матеріали та методи проведення експерименту .....	104
9.2 Алелопатичний вплив вегетативних органів калини звичайної на ріст тестової культури .....	107
9.3 Сезонна динаміка алелопатичної активності листоків калини звичайної .....	119
9.4 Алелопатична активність листків різних ярусів калини звичайної .....	123
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ .....	128

Навчальне видання

**Навчальний посібник з алелопатії**

Укладач:

**Москаленко Микола Павлович** - кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та методики навчання біології

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру  
суб'єктів видавничої справи

Серія ДК № 231 від 02.11.2000 р.

Відповідальний за випуск *Л.П. Міронець*

Комп'ютерна верстка *М.П. Москаленко*

Подано до друку      Формат 60x84/16

Гарнітура Times. Друк. ризогр. Ум. друк арк.

Редакційно-видавничий відділ СумДПУ імені А.С. Макаренка

40002, м. Суми, вул. Роменська, 87