
АЛЕЛОПАТИЯ ЯК КЛЮЧОВИЙ ФАКТОР БІОЦЕНОТИЧНИХ ВЗАЄМОДІЙ У КУЛЬТУРБІОГЕОЦЕНОЗАХ

Гнатюк Н. О.

DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-511-2-4>

ВСТУП

Взаємовідносини між суспільством і природою суттєво загострилися в останню чверть ХХ ст. внаслідок екологічно непередуманої діяльності людства. Значна кількість природних і переважна більшість агроєкосистем перебувають у кризовому стані. Особливої актуальності на теперішній час набувають негативні наслідки антропогенного впливу, а саме: знищення лісів, виснаження родючості ґрунтів, опустелювання нових територій, забруднення повітря і води. Про глобальний характер екологічних проблем зазначалось на конференціях ООН в Ріо-де-Жанейро (1992) та Йоганесбурзі (2002).

Загострення екологічної кризи може обернутися катастрофою для подальшого розвитку людства, тому проведення активної екологічної політики держав усієї світової спільноти, спрямованої на ліквідацію цієї загрози є нагальною потребою сьогодення¹.

Алелопатія запропонувала нову альтернативу для розвитку екологічно чистих методів ведення сільського господарства з подвійною метою підвищення продуктивності сільськогосподарських культур і підтримки стабільності екосистеми². Алелопатія передбачає позитивний або негативний вплив рослини (донора), в тому числі мікроорганізмів, на сусідні рослини (мішені) шляхом виділення хімічних сполук у навколишнє середовище, переважно в ґрунт. Згідно з

¹ Заверуха Н. М. Основи екології : навч. посіб. / Заверуха Н. М., Серебряков В. В., Скиба Ю. А. – К. : Каравелла, 2006. – 368 с.

² Scavo A, Restuccia A, Mauromicale G (2018a) Allelopathy: principles and basic aspects for agroecosystem control. In: Gaba S, Smith B, Lichtfouse E (eds) Sustainable Agriculture Reviews 28. Sustainable Agriculture Reviews, Springer, Cham, vol 28, pp 47–101

Inderjit і Weiner³ можна розрізнити пряму алелопатичну інтерференцію між рослинами (алелопатія у вузькому сенсі) та непрямую алелопатію. Перше відноситься до прямої дії алелохімічної речовини, що виробляється та виділяється рослиною-донором на рослини-приймачі; останній представляє вплив алелохімічних речовин на абіотичні та біотичні процеси в ґрунті, які впливають на інші рослини. Aldrich⁴ описав ці два види алелопатії як справжню та функціональну алелопатію. Дійсно, алелохімічні речовини, що потрапляють у ґрунт, можуть: 1 – безпосередньо впливати на цільові організми; 2 – розкладаються або трансформуються ґрунтовими мікроорганізмами; 3 – спонукають третій вид виробляти інші сполуки, які заважають рослинам-донорам, та 4 – викликають зміни до абіотичних факторів ґрунту, які впливають на рослини. Значна увага зосереджена на прямій алелопатії *in vitro* та ідентифікації потенційних алелохімічних речовин. Таким чином, неможливо відокремити прямі від непрямих алелопатичних ефектів у польових умовах і стверджувати, що пряма алелопатія є виключно відповідальною за моніторингове явище в агроценозі, оскільки багато абіотичних і біотичних факторів ґрунту впливають на кількість алелохімікатів. Зокрема, непрямі алелопатичні взаємодії, з екологічної точки зору, ймовірно, важливіші для рослинних угруповань, ніж прямі⁵. Зокрема, дослідження алелопатичних виділень залежить від кількох факторів, таких як концентрація, рух і стійкість алелопатичних сполук. Фактично, алелохімічні речовини піддаються трансформаціям через комплекс хімічних, фізичних і біологічних характеристик ґрунтового середовища, які визначають їх фітотоксичний рівень⁶. На характеристики ґрунту, особливо біологічні, можуть, навпаки, впливати алелохімікати. Таким чином, між ними існує двосторонній зв'язок. Однак наукове співтовариство мало досліджувало ці зв'язки. Знаходження зв'язку може допомогти вченим у вивченні та збільшенні знань про алелопатичну поведінку рослин. Алелопатичні речовини, що потрапляють у ризосферу, мають значний вплив на доступність поживних речовин, динаміку та поглинання рослиною. Більш широкі знання про вплив алелопатичних речовин рослин на цикли мінеральних

³ Inderjit (2001) Soils: environmental effect on allelochemical activity. *Agron J* 93:79–84. <https://doi.org/10.2134/agronj2001.93179x>

⁴ Aldrich R. J. *Weed-crop ecology: principles in weed management*. – North Scituate, Massachusetts, USA : Breton Publishers, 1984.

⁵ Inderjit, Weiner J. Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2001. – Vol. 4. – P. 3–12. – <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00011>.

⁶ Blum U. Allelopathy: A soil system perspective / U. Blum. – In: Reigosa M. J., Pedrol N., González L. (eds.) *Allelopathy: a physiological process with ecological implications*. – Berlin : Springer, 2006. – P. 299–340. – https://doi.org/10.1007/1-4020-4280-9_14.

поживних речовин у ґрунті, детоксикацію важких металів і розчинність поживних речовин можуть підвищити ефективність використання поживних речовин за рахунок зменшення їх втрат і розробки більш ефективної та сталої техніки удобрення. Тому, наукове співтовариство має продовжувати дослідження в області хімічної екології.

1. Сутність, механізми і закономірності прояву алелопатичної взаємодії рослин

На даний час у традиційних системах землеробства не вирішується питання поєднання екологічної структури агрофітоценозів з головними компонентами довкілля. Існування таких систем дуже далеке від законів природи і призводить до негативних наслідків: розвитку ерозії ґрунтів, деградації їх фізико-хімічних властивостей. Унаслідок надмірного аграрного виробництва відбулися істотні зміни в структурі ґрунтового покриву, які призвели до значної втрати родючості. До того ж кількість гумусу знизилася в 2,0 – 2,5 рази, а насиченість ґрунтів важкими металами, продуктами деструкції гербіцидів і пестицидів значно перевищила європейські норми⁷. Тому, важливим фактором створення стійких агроландшафтів є відновлення науково-обґрунтованого співвідношення між ріллею, луками, лісами та іншими компонентами біогеоценозу.

Суттєву роль у визначенні взаємодії рослин із едафічним чинником через колообіг фізіологічно активних речовин відіграє алелопатія – досить новий напрям біології, який до 60-х років минулого століття був практично невідомий, хоча дане явище спостерігалось навіть у стародавні часи. Поняття «алелопатія» походить від грецьких слів *ἀλλήλων* – взаємний і *πάθη* – вплив. І тільки завдяки узагальненню А. М. Гродзинського⁸, нагромадженні за століття факти про взаємний вплив рослин, тварин, мікроорганізмів перетворилися у науково-обґрунтовану теорію, яка за рахунок експериментальних даних підтвердила наявність алелохімікатів та визначила їх участь у формуванні агрофітоценозів. Це один із основних каналів зв'язку та шляхів регуляції формування фітоценозів, а також прикладів аменсалізму, тобто явища взаємного антагонізму серед рослин, яке проявляється у виділенні хімічних речовин отруйних для іншого виду і не шкідливих для виду, що їх виділяє.

Деякі вчені використовують термін алелопатія для визначення шкідливого впливу, який здійснюється одними вищими рослинами на

⁷ Атаманюк Ю. А., Головка Е. А. Біотехнологічні основи альтернативного землеробства // Вісник аграрної науки. – 1994. – № 1. – С. 80–84.

⁸Гродзинський А. М. Алелопатія рослин і ґрунтового: вибрані праці / А. М. Гродзинський; [Е. А. Головка, В. В. Кваші]. – Київ : Наукова думка, 1991. – 432 с.

інші шляхом продукування певних хімічних речовин – ретардантів, які надходять у навколишнє середовище. Зокрема, Н. Molisch в даному терміні вбачав біохімічну взаємодію між будь-якими типами рослин і мікроорганізмів, яка мала як антагоністичний, так і синергічний вплив. Під алелопатією він розумів як шкідливі, так і сприятливі біохімічні взаємодії. На думку Э. Райса⁹, виходячи із звичайного використання терміну, під алелопатією слід розуміти будь-який прямиий або непрямиий шкідливий вплив однієї рослини (включаючи мікроорганізми) на іншу шляхом утворення хімічних зв'язків, які виділяються в навколишнє середовище. Найсуттєвішим на його думку є те, що цей вплив залежить від хімічного складу сполук, які надходять від алелопатичного агента в середовище. Дане явище відрізняється від конкуренції, при якій відбувається повне або часткове вилучення із середовища певного фактору необхідного іншій рослині в тому ж середовищі існування. До числа факторів¹⁰, забезпечення якими зменшується під час конкуренції, належить вода, мінеральні та інші поживні речовини, а також світло. Таким чином, на сучасному етапі алелопатія – це взаємний хімічний вплив сумісно існуючих організмів за умови виділення в навколишнє середовище продуктів їх життєдіяльності (фітонциди, коліни, ефірні олії)¹¹. Алелохімікати суттєво впливають на рослинні сукцесії та видовий склад стабільних угруповань. До того ж хімічні виділення можуть впливати як позитивно, так і негативно: в одних випадках вони стримують видову різноманітність, в інших (за рахунок адаптивних пристосувань, які складаються в умовах диференціації еконіш) підтримують високий видовий склад живих організмів. На сьогодні існує великий об'єм інформації щодо інгібіторної здатності рослин одного виду стосовно рослин іншого виду. Це дало змогу науковцям сформулювати класичні поняття, зокрема, «алелопатичної активності» – здатності рослин нагромаджувати навколо себе безпосередньо або за допомогою гетеротрофних мікроорганізмів певні токсичні сполуки, які отримали назву колінів (за іншою назвою антибіотиків)¹² та «толерантності» – здатності рослин стійко переносити підвищені концентрації колінів, або навіть відчувати потребу в них¹³.

⁹ Rice E. L. Allelopathy. 2nd ed. – New York : Academic Press, 1984.

¹⁰ Rietveld W. J., Schlesinger R. C., Kessler K. J. Allelopathic effects of black walnut on European black alder coplanted as a nurse species // Journal of Chemical Ecology. – 1983. – Vol. 9. – P. 1119–1133. – <https://doi.org/10.1007/BF00982216>.

¹¹ Гродзинський А. М. Знову про фітоценотичну роль фізіологічно активних виділень рослин // Український ботанічний журнал. – 1983. – Т. 40, № 4. – С. 1–10.

¹² Кучерявий В. П. Екологія : підручник / В. П. Кучерявий. – 2-е вид. – Львів : Світ, 2001. – 500 с.

¹³ Головка Е. А. Закономірності і парадокси в алелопатії вищих рослин: ретроспективний погляд // Інтродукція рослин. – 2005. – № 3. – С. 88–101.

В алелопатії існує поняття донорно-акцепторної взаємодії рослин. *Донор* – рослина, що виділяє в оточуюче середовище певні сполуки (відповідає німецькому терміну *Wirtplanze*) *акцептор* – рослина, яка знаходиться під дією виділень (відповідає німецькому *Gastplanze*). Рослини-донори вивільняють алелохімічні речовини в навколишнє середовище через випаровування з живих частин рослини, змиви з листя рослин, розкладання рослинного матеріалу та ексудацію коренів¹⁴. За винятком випаровування, інші шляхи вивільняють алелопатичні сполуки в ґрунт. Після вивільнення рослиною-донором алелохімічні речовини потрапляють у складну систему рослина-ґрунт, у якій різні фактори впливають на їх доступність і, як наслідок, на ефективний вплив на цільові рослини¹⁵. На цю рослинно-ґрунтову систему, у свою чергу, впливають кілька метеорологічних факторів, що демонструє складність цього явища. Окрім хімічної природи алелохімікату, на фітотоксичну активність алелохімікатів у ґрунті впливають кліматичні умови (наприклад, сонячна радіація, температура, кількість опадів), фактори ґрунту (наприклад, структура, рН, йон-обмінна здатність, вмісту органічної речовини, динаміка поживних речовин, вміст вологи та мікробна екологія) і рослинні фактори як рослин-донорів, так і цілих рослин (наприклад, вид, ботанічний сорт, стадії росту, частини рослини тощо). Різні метеорологічні та рослинні фактори впливають на кількість і якість алелохімічних речовин, що виділяються рослиною-донором. Після потрапляння в ґрунтову систему декілька факторів ґрунту впливають на процеси утримання, транспортування та трансформації алелохімічних речовин у ґрунті та, таким чином, на їхню присутність у ґрунтовому розчині для поглинання цільовою рослиною.

У випадку пари рослин кожна із них одночасно є донором і акцептором. Очевидно, виділення рослини-донора можуть сягнути рослини-акцептора в газоподібній формі або в розчиненому у воді вигляді. Тому, для алелопатії істотне значення мають два типи речовин – водорозчинні та леткі. До летких речовин належать ті, що в біологічному інтервалі температур здатні існувати в формі газу, пари, аерозолі(туман) або пилу.

¹⁴ Scavo A., Restuccia A., Pandino G., Onofri A., Mauromicale G. Allelopathic effects of *Cynara cardunculus* L. leaf aqueous extracts on seed germination of some Mediterranean weed species // *Italian Journal of Agronomy*. – 2018. – Vol. 13. – P. 119–125. – <https://doi.org/10.4081/ija.2018.1021>.

¹⁵ Blum U., Shafer S. R., Lehman M. E. Evidence for inhibitory allelopathic interactions involving phenolic acids in field soils: concepts vs. an experimental model // *Critical Reviews in Plant Sciences*. – 1999. – Vol. 18. – P. 673–693. – <https://doi.org/10.1080/07352689991309441>.

Згідно А. М. Гродзинського¹⁶ виділення рослин можна розподілити на прижиттєві і посмертні, що утворюються в результаті відмирання організму або його деяких частин. Прижиттєві виділення поділяються на активні і пасивні, які утворюються, наприклад, внаслідок вимивання речовин з листя опадами. Леткі виділення рослин відповідно він поділив на три типи: *фітогенні* (активні), частково – пасивні виділення неушкоджених органів рослин; *фітонциди* – виділення пошкоджених тканин, що виникають внаслідок порушення цілісності клітин і автолізу; *міазмінні* – виділення з відмерлих, гниючих тканин (від грецьк. *ἴσμος* – скверна). Водорозчинні виділення також розподіляються на три типи: активні, або *ексудати*, пасивні, або *дифузати*, і посмертні, або *сапроліни* (від грецьк. *σάπρος* – гнилий)¹⁷.

Виділення рослини-донора можуть частково ресорбуватися безпосередньо самою рослиною – піддаватися різноманітним перетворенням під впливом абіотичних факторів (світло, кисень) і гетеротрофних організмів з утворенням нових активних продуктів або ж повністю мінералізуватися і досягати рослин, які ростуть поряд.

Після відкриття А. Флемінгом¹⁸ у 1929 році пеніциліну широкого розмаху набули дослідження антибіотиків, які є сполуками, що утворюються за допомогою мікроорганізмів і діють пригнічуючи або згубно на певні види інших мікроорганізмів. Поняття «антибіотики» поширюють на продукти обміну речовин вищими рослинами. Для «антибіотиків із вищих рослин» Z. A. Waksman¹⁹ запропонував термін «фітонциди». Фітонцидами називають всі продукти обміну речовин вищих рослин, які діють токсично на певні мікроорганізми. Крім того, мікроорганізми утворюють сполуки, що мають шкідливу дію на вищі рослини. До цієї групи входять продукти метаболізму бактерій і грибів, які є патогенними для рослин. Головною ознакою прояву впливу цих речовин на рослини є в більшості випадків пригнічення розвитку, тому Гойман, А. (1965)²⁰ запропонував для цих сполук ввести термін міазміни, від грецького *μαρασμός* – в'янення. Поряд з в'яненням в деяких випадках спостерігається також пряма некротична дія. Отже,

¹⁶ Гродзинський А. М. Алелопатія рослин і ґрунтоптома: вибрані праці / А. М. Гродзинський; [Е. А. Головка, В. В. Кваші]. – Київ : Наукова думка, 1991. – 432 с.

¹⁷ Sanadze G. A. Conditions for diene C₅H₈ (isoprene) emission from leaves // *Fiziologiya Rasteniy*. – 1964. – Vol. 2. – P. 49–52. – (Soviet Plant Physiology, Engl. Transl.).

¹⁸ Fleming A. On the antibacterial action of cultures of a *Penicillium* with special reference to their use in the isolation of *B. influenzae* // *British Journal of Experimental Pathology*. – 1929. – Vol. 10. – P. 226–236.

¹⁹ Waksman S. A. The antibiotic era: how the battle against bacterial infections was won and lost. – New York : New York University Press, 1962.

²⁰ Гойман А. Взаємодії між рослинами: роль летких сполук // *Аграрна наука*. – 1965. – Т. 33, № 2. – С. 123–130.

міазмінами є продукти обміну речовин мікроорганізмів, які викликають у вищих рослин в'янення, або інші токсичні прояви²¹.

На сучасному етапі господарювання важливим напрямком збереження біологічної різноманітності та розширення рослинних ресурсів є розробка алелопатичних методів відновлення родючості ґрунтів. Класичні праці В. І. Вернадського були доповнені експериментальними роботами академіка А. М. Гродзинського та його учнів^{22,23}. Зокрема, науковцями визначено поняття ґрунтової, яке пов'язане з монокультурою і обмежується лише однорічними рослинами, але й також спостерігається у плодкових багаторічних насадженнях.

Відомо, що всі рослини виділяють токсичні речовини, які певний час зберігаються у ґрунті. Ці виділення шкідливі для рослин одного виду, тоді як представники інших видів менш чутливі до них або не чутливі взагалі. Таким чином, за умов відсутності оптимальної сівозміни відбувається поступове нагромадження токсинів, що призводить до зниження врожайності. Під час відповідної зміни рослин можна уникнути шкідливого впливу токсинів, які накопичуються в ґрунті. Чергування культур повинно бути таким, щоб чутливість кожної рослини до токсинів свого попередника була мінімальною. Для того, щоб бути адсорбованими коренем усієї рослини, алелохімічні речовини можуть бути присутніми в ґрунтовому розчині²⁴. Тому ключовим фактором, що визначає фітотоксичну активність алелохімікатів, є їх концентрація у ґрунтових водах. Однак, подібно до гербіцидів, у ґрунтовому середовищі ці сполуки піддаються процесам утримання, трансформації та транспорту²⁵. Утримування – це фізичний процес, який полягає у взаємодії (часто описуваній як адсорбція або сорбція) між алелохімічними речовинами та частинками ґрунту (наприклад, глини, оксидів заліза (Fe), алюмінію (Al) та марганцю (Mn), органічна

²¹ Grümmer H. Mutual influence of higher plants: allelopathy / H. Grümmer; [translated from English by A. M. Grodzinsky]. – [Place of publication not specified] : Foreign Languages Publishing House, 1957. – 261 p.

²² Гродзинський А. М. Проблема алелопатичної ґрунтової і алелопатія // Фізіологічні і біохімічні основи взаємодії рослин у фітоценозах: [зб. наук. праць / наук. ред. А. М. Гродзинський]. – Київ : Наукова думка, 1974. – Вип. 5. – С. 3–9.

²³ Мороз П. А. Алелопатія в плодкових садах. – Київ : Наукова думка, 1990. – 208 с.

²⁴ Kobayashi K. Factors affecting phytotoxic activity of allelochemicals in soil // Weed Biology and Management. – 2004. – Vol. 4. – P. 1–7. – <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2003.00112.x>.

²⁵ Weidenhamer J. D. Distinguishing resource competition and chemical interference: Overcoming the methodological impasse // Agronomy Journal. – 1996. – Vol. 88. – P. 866–875. – <https://doi.org/10.2134/agronj1996.00021962003600060005x>.

речовина), водою або повітрям^{26,27}. У багатьох випадках це динамічний і оборотний процес, що передбачає рухливість алолохімічних речовин у ґрунті. Трансформація – це позитивний або негативний біохімічний процес, який в основному здійснюється мікроорганізмами ґрунту, що включає перетворення алолохімічних речовин у більш активні, менш активні або зовсім неактивні сполуки. Цей процес призводить до зменшення кількості вихідних алолохімічних речовин, доступних для транспортування²⁸. Транспорт являє собою рух алолохімічних речовин у ґрунті, і на нього сильно впливають процеси утримання та трансформації. Взаємодія цих процесів визначається хімічною природою алолопатичних сполук, властивостями ґрунту та умовами навколишнього середовища. На додаток до прямого вивільнення рослинами, алолохімічні речовини можуть потрапляти в ґрунт через рослинний та мікробний вид (як від живих мікроорганізмів, так і від розкладеної мікробної біомаси), розкладання органічної речовини та мінеральне вивітрювання. Подібно до гербіцидів, алолохімічні речовини постійно виділяються або іммобілізуються з ґрунтового розчину шляхом вимивання, мікробного руйнування, адсорбуються частинками ґрунту та поглинуються рослинами²⁹. Однак поведінка алолохімічних речовин у ґрунті є набагато складнішою, ніж гербіцидів, оскільки перші постійно вивільняються з рослини-донора зі значними відмінностями по відношенню до органів рослини³⁰ і стадії росту³¹. Знання динаміки алолохімічних речовин у ґрунті є важливим аспектом для кращого розуміння їх взаємодії з рослинами,

²⁶ Bezuidenhout S. R., Laing M. Allelopathy and its influence in soil system // In: Uphoff N., Ball A. S., Fernandes E., Herren H., Husson O., Laing M., Palm C., Pretty J., Sanchez P., Sanginga N., Thies J. (eds.) Biological approaches to sustainable soil systems. – Boca Raton, FL : CRC Press, Taylor & Francis Group, 2006. – P. 231–240.

²⁷ Cheng H. H., Koskinen W. C. Effects of “aging” on bioreactive chemical retention, transformation, and transport in soil // In: Xu J., Huang P. M. (eds.) Molecular environmental soil science at the interfaces in the earth’s critical zone. – Berlin, Heidelberg : Springer, 2010. – P. 184–186. – https://doi.org/10.1007/978-3-642-05297-2_55.

²⁸ Cheng H. H. A conceptual framework for assessing allelochemicals in the soil environment // In: Rizvi S. J. K., Rizvi V. (eds.) Allelopathy: basic and applied aspects. – London : Chapman & Hall, 1992. – P. 21–29. – https://doi.org/10.1007/978-94-011-2376-1_3.

²⁹ Inderjit. Soils: environmental effect on allelochemical activity // *Agronomy Journal*. – 2001. – Vol. 93. – P. 79–84. – <https://doi.org/10.2134/agronj2001.93179x>.

³⁰ Abu-Romman S. Differential allelopathic expression of different plant parts of *Achillea biebersteinii* // *Acta Biologica Hungarica*. – 2016. – Vol. 67, No. 2. – P. 159–168. – <https://doi.org/10.1556/018.67.2016.2.4>.

³¹ Aslam F., Khaliq A., Tanveer A., Zahir Z. A., Matloob A. Wheat residue incorporation modulates emergence and seedling growth of canary grass by affecting biochemical attributes and soil properties // *International Journal of Agriculture and Biology*. – 2016. – Vol. 18. – P. 1033–1042.

мікроорганізмами та комахами та для можливого майбутнього застосування біогербіцидів на основі алелохімічних речовин.

На даний момент особливої актуальності набувають розробки, пов'язані з отриманням нових сортів сільськогосподарських культур із заданою алелопатичною активністю. Такий підхід до селекційної роботи вважається надзвичайно вагомим внеском у фундаментальну алелопатію, оскільки дає змогу всебічно дослідити всю складність і багатогранність взаємовпливу рослин в агрофітоценозах та віднайти механізми управління їхнім розвитком за рахунок внесення органічних і мінеральних добрив, застосування агротехнічних прийомів і добору оптимальних компонентів агрофітоценозів³².

Одним із шляхів зменшення токсичної дії алелохімікатів є використання сидератів³³. Вивчення алелопатичних властивостей сидеральних культур засвідчило, що вони можуть сприяти розвитку біологічно активної кореневої системи в гумусовому шарі ґрунту від 0 – 20 до 40 – 60 см. Доведено, що сидерати оздоровлюють мікробіоценоз ґрунту, а також підвищують чисельність бактерій у 2,5 – 4,0 рази, знижують фітотоксичність, поліпшують біосинтез амінокислот, фенолкарбонових кислот і фенольних сполук³⁴. Сидеральні або зелені добрива – це свіжа рослинна маса, що приорується в ґрунт для збагачення його органічною речовиною та поживними речовинами, які необхідні для живлення рослин³⁵.

Таким чином, до завдань алелопатії як наукової проблеми входять питання по вивченню утворення фізіологічно активних речовин в рослинних організмах, надходження їх в середовище та перетворення на шляху від одного партнера до іншого. Ці речовини за Н. Grümmer,³⁶ ми називаємо колінами, іноді – гальмівниками (в якості синоніму колінів), але гальмувальну, токсичну дію вони проявляють лише за певних високих концентрацій, а при низьких концентраціях стимулюють життєдіяльність.

Існує велика кількість фактів, які свідчать, те що кожна особина фітоценозу, маючи здатність продукувати в навколишнє середовище

³² Головка Е. А. Закономірності і парадокси в алелопатії вищих рослин: ретроспективний погляд // Інтродукція рослин. – 2005. – № 3. – С. 88–101.

³³ Атаманюк Ю. А., Головка Е. А. Біотехнологічні основи альтернативного землеробства // Вісник аграрної науки. – 1994. – № 1. – С. 80–84.

³⁴ Головка Е. А. Закономірності і парадокси в алелопатії вищих рослин: ретроспективний погляд // Інтродукція рослин. – 2005. – № 3. – С. 88–101.

³⁵ Юрчак Л. Д. Екологічні основи алелопатичної взаємодії та післядії ароматичних рослин в агрофітоценозах: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора с.-г. наук : 03.00.16 «Екологія» / Л. Д. Юрчак. – К. : 2002. – 35 с.

³⁶ Grümmer H. Mutual influence of higher plants: allelopathy / H. Grümmer; [translated from English by A. M. Grodzinsky]. – [Place of publication not specified] : Foreign Languages Publishing House, 1957. – 261 p.

різні продукти метаболізму, створює навколо себе специфічне середовище, яке для рослин, що ростуть поряд може бути токсичним, сприятливим або індіферентним.

Виходячи з вищевикладеного можна зауважити, що рослини не просто мешкають у середовищі до якого вони повинні пристосуватися, але можуть змінювати його за рахунок створення умов так званого «зовнішнього гомеостазу», що сприятливі для росту і розвитку³⁷.

Особливе значення мають рослинні виділення під час формування агрофітоценозів, оскільки випадковий підбір фізіологічно несумісних компонентів для змішаних посівів може спричинити різке зниження врожаю і погіршити його якість. Для створення штучних високопродуктивних агрофітоценозів особливо необхідно мати інформацію про хімічну природу і біохімічну активність речовин, які рослини кожного виду продукують як в процесі вегетації, так і під час розкладання коріння і післяжнивних залишків після збору врожаю. Без цих відомостей створюються труднощі під час розробки наукових основ рослинництва в цілому і деяких його ланок, зокрема: чергування культур в сівозміні, підбір біологічно сумісних компонентів для змішаних та ущільнених посівів і посадок, формування багаторічних пасовищних травосумішей, створення полезахисних смуг і лісових насаджень на вирубках, впровадження біологічних методів для боротьби із бур'янами. Тому особливої актуальності набуває дослідження біохімічних особливостей рослин для розкриття закономірностей обмінних процесів між рослинами, які розвиваються в одновидових і змішаних угрупованнях, що дозволить у майбутньому розробити шляхи управління фізіолого-біохімічною взаємодією між різними видами під час суміжного зростання в агрофітоценозах.

Велике значення у цій взаємодії має видовий склад мікроорганізмів ризосфери, які використовують кореневі виділення рослин і водорозчинні сполуки надземних органів для свого існування, і які в процесі своєї життєдіяльності також виділяють в навколишнє середовище продукти метаболізму, що містять фізіологічно активні речовини.

Таким чином, алелопатія є складовою частиною фітоценології і теорії еволюції, яка має різноманітне як теоретичне, так і практичне значення в різних областях науки та техніки.

³⁷ Іванов В. П. Взаємодія кукурудзи та кормових бобів через кореневі системи при їх спільному вирощуванні // Фізіологія рослин. – 1962. – Т. 9, № 2. – С. 16.

2. Екологічна роль рослинних виділень у функціонуванні агрофітоценозу

2.1. Водорозчинні та кореневі виділення рослин

Алелопатія досліджує колообіг фізіологічно активних речовин у біогеоценозі, які беруть участь в саморегуляції процесів відновлення, розвитку і зміни рослинних угруповань. Початковим етапом алелопатичного колообігу слід вважати біосинтез колінів, або їх попередників в рослині-донорі, який супроводжується подальшим виділенням їх в середовище, кінцевим етапом – поглинання колінів рослиною-акцептором та їх різноманітна фізіолого-біохімічна взаємодія. Корінь двічі задіяний у процесах цього колообігу як орган виділення речовин, у тому числі колінів і їх попередників, і як орган поглинання колінів³⁸.

Відомо, що водорозчинні коліни надходять в навколишнє середовище протягом всього онтогенезу рослин з кореневими виділеннями, а також з надземних органів з дощовими змивами та продуктами розкладу відмерлих тканин³⁹.

На сучасному етапі розвитку біологічної науки дослідження механізмів впливу водорозчинних колінів листків на вищі рослини визнається пріоритетним в алелопатії. Існує ряд поглядів на цей механізм, але загалом сутність його зводиться до наступного: джерелом колінів є змиті з листя випоти і виділення, або ж речовини, які вилугуюються із опадку листя, гілок, кори, оцвітини і зазнають деструкції в ґрунті. Ці речовини концентруються у верхньому шарі ґрунту і підстилки, поглинаються проростаючим насінням або корінням і мають стимулювальну, або гальмувальну дію.

Найбільш суттєву роль у фізіолого-біохімічній взаємодії відіграють стійкі фенольні інгібітори типу таніну, хлорогенна, елдагова, оксібензойна і особливо паракумаринова кислоти. Остання досить часто зустрічається у ґрунтах за умов інтоксикації, що свідчить про доцільність використовувати її як індикатору під час оцінки як біологічного, так і хімічного забруднення.

У природних умовах відбувається поступове накопичення фенольних сполук до токсичного рівня, під час якого сповільнюється ріст рослин-донорів і відповідно виділення ними колінів. Таким чином, у фітоценозі формується певний середній рівень колінів з відхиленнями в той, або інший бік.

³⁸ Гродзинський А. М. Алелопатія рослин і ґрунтовода: вибрані праці / А. М. Гродзинський; [Е. А. Головка, В. В. Кваші]. – Київ : Наукова думка, 1991. – 432 с.

³⁹ Asher C. J. Beneficial elements, functional nutrients and possible new essential elements // Micronutrients in agriculture. – Washington : Madison, Soil Science Society of America, 1991. – P. 703–723.

За літературними даними алелопатичний механізм дії через водорозчинно активні речовини надземних органів найбільш поширений у багаторічних деревних і чагарникових рослин з помірно вологих областей⁴⁰.

Кількість речовин, яка вимивається залежить від будови листкової пластинки. Листки, які важко змочуються, наприклад, шкірясті мають меншу кількість виділень, ніж тонкі і м'які. Кількість неорганічних речовин у виділеннях листків може бути настільки значною, що вони можуть мати навіть позитивну дію на сусідні рослини. Дія мінеральних речовин, які входять до складу виділень листків, навряд чи має який-небудь вплив на розвиток рослин у природних екосистемах.

На сьогоднішній день важко визначити значення для біогеоценозу органічних речовин, які виділяються через листки і потрапляють з дощовою водою в ґрунт, або на інші рослини, через майже повну відсутність інформації. Відомо, що інтенсивність виділення органічних сполук залежить від біологічних особливостей рослин, кліматичних і едафічних умов.

Під час аналізу впливу кліматичних умов на кількість рослинних виділень, з'ясовано, що їх рівень збільшується з опадами, які спостерігаються після тривалої спеки. Під час похмурої малосонячної погоди кількість виділень суттєво зменшується. Це пояснюється посиленням асиміляційної діяльності і транспірації листків під час сонячної погоди, що призводить до накопичення виділень на поверхні листків рослин і, навпаки, їх зменшення під час погіршення кліматичних умов.

Характер дощу також має суттєвий вплив на кількість речовин, які виділяються. Дуже мала кількість була зафіксована під час раптових грозових злив, тоді як дрібні краплі дощу, що дрібно падають вимивають із листків велику кількість речовин. Частина речовин, що втрачається рослиною під час тривалого дощу, може сягати 25 %.

Поряд з цим має значення також вік рослин. У рослин на ювенільній стадії розвитку кількість речовин, що виділяються невелика, тоді як на генеративній стадії рівень їх збільшується приблизно у 4 – 5 разів, і протягом тривалого часу залишається майже без змін.

Опале листя з кущів зберігає свою токсичність протягом року і навіть довше. Вимивання дощами відбувається надзвичайно повільно, тому у ґрунті можуть бути присутні коліни в активному стані⁴¹.

⁴⁰ Гродзинський А. М. Алелопатія рослин і ґрунтового: вибрані праці / А. М. Гродзинський; [Е. А. Головка, В. В. Кваші]. – Київ : Наукова думка, 1991. – 432 с.

⁴¹ Grümmer H. Mutual influence of higher plants: allelopathy / H. Grümmer; [translated from English by A. M. Grodzinsky]. – [Place of publication not specified] : Foreign Languages Publishing House, 1957. – 261 p.

Основна маса колінів – фізіологічно активних речовин, бере участь в алелопатичних процесах і зосереджена в кореневмістному шарі ґрунту. Від 60 до 90 % всіх летких і водорозчинних колінів, які припадають на одиницю площі фітоценозів, знаходяться в ґрунті в доступному для поглинання рослиною стані. Значно менша кількість колінів міститься в опалому листі, воді, або повітрі. Тому можна вважати, що кореневі системи, які знаходяться в зоні максимального скупчення колінів, виконують досить суттєву функцію в алелопатичній взаємодії рослин⁴². Коренева системи виконують безліч функцій, включаючи утримування рослини та поглинання води та поживних речовин. На додаток до цих основних функцій, коріння є місцем зберігання фотоасимілятів і запасів вуглецю, синтезу фітогормонів (наприклад, ауксинів, цитокінінів, абсцизової кислоти, гіберелінової кислоти, етилену), синтетичної діяльності (наприклад, фіксації азоту, синтезу органічних кислот тощо), а також ексудація метаболітів⁴³. Було підраховано, що понад 10 000 алелохімічних речовин виробляються вищими рослинами зі значною варіабельністю їх активності та механізму дії на цілу рослину⁴⁴. Живі корені багатьох видів бур'янів і сільськогосподарських культур безперервно виробляють і виділяють у ризосферу як низько-, так і високомолекулярні сполуки у відповідь на біотичні та абіотичні стреси⁴⁵. Хімічні речовини, що виділяються в ґрунт корінням, називаються *корневими ексудатами*⁴⁶. Їх кількість і якість пов'язані з видом рослини, сортом, стадією розвитку рослини та стресовими факторами навколишнього середовища⁴⁷. Ці змінні широко описані в літературі для деяких алелопатично активних рослин. Aulakh

⁴² Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment // American Journal of Science. – 1958. – Vol. 46. – P. 205–221.

⁴³ Osmont K. S., Sibout R., Hardtke C. S. Hidden branches: developments in root system architecture // Annual Review of Plant Biology. – 2007. – Vol. 58. – P. 93–113. – <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.104006>.

⁴⁴ Weston L. A., Ryan P. R., Watt M. Mechanisms for cellular transport and release of allelochemicals from plant roots into the rhizosphere // Journal of Experimental Botany. – 2012. – Vol. 63. – P. 3445–3454. – <https://doi.org/10.1093/jxb/ers054>.

⁴⁵ Bertin C., Yang X., Weston L. A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere // Plant and Soil. – 2003. – Vol. 256. – P. 67–83. – <https://doi.org/10.1023/A:1026290508166>.

⁴⁶ Walker T. S., Bais H. P., Grotewold E., Vivanco J. M. Root exudation and rhizosphere biology // Plant Physiology. – 2003. – Vol. 132. – P. 44–51. – <https://doi.org/10.1104/pp.102.019661>.

⁴⁷ Badri D. V., Vivanco J. M. Regulation and function of root exudates // Plant, Cell & Environment. – 2009. – Vol. 32. – P. 666–681. – <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>.

M.S.⁴⁸, наприклад, виявили, що швидкість ексудації рису, як правило, є найнижчою на стадії проростків, зростає до цвітіння, а потім зменшується при дозріванні. Виділення коренів сорго та пшениці зменшується з віком рослин і збільшується, коли ґрунт зазнає стресу через ущільнення, посуху та низький запас поживних речовин⁴⁹. Як правило, активно зростаючі кореневі системи виділяють більше ексудату, що вказує на позитивну кореляцію між кореневою ексудацією та ростом коренів⁵⁰. Крім того, природа морфології кореневої системи (наприклад, суберозована або несуберизована, з мікоризними гіфами або без них, товщина перидерми, кількість і розташування корневих волосків тощо), а також тип кореневої системи (стрижнева коренева система дводольних видів або мичкувата однодольні рослини, кількість розгалужень коренів, кількість бічних коренів тощо) є факторами, що беруть участь у визначенні кількісного та якісного складу виділень⁵¹. Тим не менш, коренева ексудація також залежить від кореневої зони. Зона безпосередньо за верхівкою кореня вважається основним місцем ексудації. Коренева шийка⁵² і кореневі волоскові клітини⁵³ є корневими клітинами, які головним чином беруть участь у корневих виділеннях, за якими йдуть кортекс і зірчасті клітини⁵⁴. Усі ці фактори тісно пов'язані один з одним, оскільки тип коренів залежить від віку рослини, пори року та умов ґрунту (наприклад, текстури, структури, температури, вмісту води, рН тощо).

Крім того, виділення можуть мати, по-перше, пристосувальную реакцією на змінені умови середовища. Помічено, що висихання ґрунту

⁴⁸ Aulakh M. S., Wassmann R., Bueno C., Kreuzwieser J., Rennenberg H. Characterization of root exudates at different growth stages of ten rice (*Oryza sativa* L.) cultivars // *Plant Biology*. – 2001. – Vol. 3. – P. 139–148. – <https://doi.org/10.1055/s-2001-12905>

⁴⁹ Weil R. R., Brady N. C. *The Nature and Properties of Soils*. – 15th ed. – Pearson Education, 2017. – ISBN 9780133254488.

⁵⁰ Lucas Garcia J. A., Barbas C., Probanza A., Barrientos M. L., Gutierrez Mañero F. J. Low molecular weight organic acids and fatty acids in root exudates of two *Lupinus* cultivars at flowering and fruiting stages // *Phytochemical Analysis*. – 2001. – Vol. 12. – P. 305–311. – <https://doi.org/10.1002/pca.596>.

⁵¹ Badri D. V., Vivanco J. M. Regulation and function of root exudates // *Plant, Cell & Environment*. – 2009. – Vol. 32. – P. 666–681. – <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>.

⁵² Curlango-Rivera G., Huskey D. A., Mostafa A., Kessler J. O., Xiong Z., Hawes M. C. Intraspecies variation in cotton border cell production: Rhizosphere microbiome implications // *American Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 100. – P. 1706–1712. – <https://doi.org/10.3732/ajb.1200607>.

⁵³ Czarnota M. A., Paul R. N., Weston L. A., Duke S. O. Anatomy of sorgoleone-secreting root hairs of Sorghum species // *International Journal of Plant Sciences*. – 2003. – Vol. 164. – P. 861–866. – <https://doi.org/10.1086/378661>.

⁵⁴ Pineros M. A., Magalhaes J. V., Alves V. M. C., Kochian L. V. The physiology and biophysics of an aluminium tolerance mechanism based on root citrate exudation in maize // *Plant Physiology*. – 2002. – Vol. 129. – P. 1194–1206. – <https://doi.org/10.1104/pp.002295>.

до початку в'янення рослин сприяє підсиленню виділення амінокислот і відновлених сполук у рослин. По-друге, виділення позаклітинних сполук гідролізу в ризосферу свідчить про пристосування рослинних організмів у процесі еволюції до використання деяких елементів мінерального живлення. Поглинуті коренем зольні елементи у кінці вегетації в значних кількостях повертаються в ґрунт (рослини можуть втрачати близько 38% K, 22 % Ca та 10% Mg). Частина кореневих виділень реутилізується тією ж або поруч розташованою рослиною ценозу. Прямий обмін метаболітами коренів сусідніх рослин між собою відіграє провідну роль у взаємовідносинах рослин.

Результати щодо впливу текстури ґрунту на фітотоксичність алелохімікатів суперечать один одному, оскільки одні автори виявили вищу інгібіторну активність у глинистих ґрунтах, а інші – у піщаних субстратах. Ми вважаємо першу гіпотезу більш реалістичною. Насправді глини завдяки своїй високій площі поверхні та негативним поверхневим зарядам зменшують інфільтрацію води, збільшують здатність до катіонного обміну і, таким чином, зменшують алелохімічне вимивання, яке є найважливішим фактором, що впливає на їх фітотоксичну поведінку. Крім того, в глинистих ґрунтах аерація нижча, ніж у піщаних, і тому аеробні мікроорганізми повільно розкладають алелохімікати. Проте більшість експериментів, описаних у літературі, проводилися на штучних субстратах у лабораторних умовах. Постановка довгострокових польових експериментів відіграє ключову роль для кращого розуміння впливу текстури ґрунту на фітотоксичний потенціал алелохімічних речовин⁵⁵.

Продукти виділення є поживним субстратом для ризосферної і ґрунтової мікрофлори, оскільки забезпечують її азотом і вуглецем в легкодоступній формі. Так, кореневі виділення – це джерело енергетичного матеріалу для процесу несимбіотичної азотфіксації, на який витрачається від 25 до 37% вуглецю. За рахунок його трансформації популяція азотфіксуючих бактерій отримує енергію для розвитку і процесу мікробіологічної фіксації вільного азоту атмосфери. У свою чергу, ризосферна мікрофлора забезпечує рослини амінокислотами, вуглеводами, органічними кислотами.

Через кореневу систему в ґрунт виділяються всі сполуки, що надходять ззовні, або синтезуються в рослинному організмі. На ранніх фазах розвитку кореневі виділення становлять 7-10% надземної маси рослини, а за вегетаційний період їх кількість доходить до 25 % від загальної маси. Через корені виділяється 2 – 12 % засвоєного рослиною

⁵⁵ Scavo A., Abbate C., Mauromicale G. Plant allelochemicals: agronomic, nutritional and ecological relevance in the soil system // *Plant Soil.* – 2019. – Vol. 442. – P. 23–48. – <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04190-y>.

вуглецю, або 0,3 – 7,2 т/га сухої речовини в рік. Загальна кількість речовин кореневих ексудатів наближається за величиною до господарського врожаю.

Функціонування рослин в агрофітоценозах тісно пов'язано з колообігом фізіологічно активних речовин, які є основою алелопатичної взаємодії. Кореневі виділення організму мають добову періодичність зумовлену фотосинтетичною активністю, що важливо для алелопатичної взаємодії рослин, оскільки види, у яких ритми видільної та поглинальної активності не збігаються, краще співіснують один з одним. Фізіологічна дія корневих виділень полягає у зміні метаболізму акцепторних рослин, у прискоренні, чи сповільненні надходження води та поживних речовин. Проникаючи в рослини, фізіологічно активні виділення, певним чином, впливають на обмін речовин, що виявляється в активації чи інгібуванні процесів росту⁵⁶.

Кореневі системи виділяють майже всі типи водорозчинних органічних сполук. Процес виділення речовин відбувається за звичайних умов і, є нормальною функцією рослинного організму. До складу корневих виділень входять цукри, деякі вітаміни, ферменти, леткі органічні речовини.

У корневих виділеннях рослин ідентифіковано всі органічні кислоти циклу Кребса, а також саліцилову, коричну, хлорогенову, метилоцтову, фенілпропіонову, 2 – фуранакрилову кислоти, які не тільки змінюють рН середовища і підвищують розчинність мінералів, але й впливають на життєдіяльність мікрофлори ґрунту.

Серед вуглеводів найчастіше у складі корневих виділень трапляється глюкоза, альдоза, ксилоза, рафіноза, рамноза, рибоза, маноза, фруктоза, галактоза, цукроза, лактоза.

До складу корневих виділень входять також азотисті сполуки: амінокислоти, аміді, аміак. Найінтенсивніше амінний азот виділяється на початковій фазі розвитку рослин, а на прикінці вегетації знижується у 4-20 разів. Серед амінокислот у складі корневих ексудатів переважають лізин, орнітин, аспарагінова кислота, серин, метіонін, глутамінова кислота та гліцин. Відомо, що рослини, які здатні виділяти велику кількість амінокислот є перспективними фіторемердіатами. Такі амінокислоти як цистеїн, ізoleyцин, лейцин і лізин були виявлені лише у виділеннях рослин, що зазнавали дефіциту заліза.

Відомо, що частина органічних речовин втрачається живою протоплазмою внаслідок вилугування ґрунтовою вологою, частина – переходить із коренів назовні в результаті обмінної адсорбції. Певна

⁵⁶ Гродзинський А. М. Проблема алелопатичного обґрунтування і алелопатія / А. М. Гродзинський // Фізіологічні та біохімічні основи взаємодії рослин у фітоценозах: [зб. наук. пр. / наук. ред. А. М. Гродзинський]. – К. : Наукова думка, 1974. – Вип. 5. – С. 3–9.

кількість речовин активно виводиться з метою захисту. Так, навколо коренів завжди присутня більш-менш потужна плівка слизу – муцигелю, яка складається із полісахаридів і захищає корені від механічних і біологічних пошкоджень. Кількість слизу дуже велика – сотні тон на гектар⁵⁷. Корені виділяють також леткі органічні сполуки.

Проте кореневі виділення та інші речовини, тим чи іншим чином відчужуються самим коренем, і проявляють непрямую алелопатичну дію на вищі рослини, в тому числі проявляються і в автопатії, тобто у здатності рослин безпосередньо впливати на свій розвиток. Отже, згідно проведеного аналізу можна зазначити наступне:

□ виділення через корені продуктів фотосинтезу складають приблизно від 2 до 12 % від загальної суми засвоєного вуглецю. Отримані розрахунки опосередковано підтверджуються тим, що в ґрунті розвиваються багаточисленні гетеротрофні мікроорганізми, які живляться за рахунок корневих виділень і формують ризосферу. Загальна жива маса їх досягає 6 – 8 т/га;

□ позитивний вплив корневих виділень на мікрофлору має назву *ризосферного ефекту*. Поряд з цим встановлено і протилежне явище – ризосферний «антиефект», який полягає в тому, що кореневі виділення пригнічують, або знищують деякі існуючі в середовищі мікроорганізми і тим самим формують навколо себе новий склад мікробіоти. Новий мікробіоценоз створює новий склад колоній, якого до моменту зростання рослини-донора на даній території не було [5];

□ за певних ґрунтових умов (анаеробіоз, затоплення) кореневі виділення перетворюються у спирти, альдегіди, оксикислоти, вуглеводні, які отримують рослини. Вважають навіть, що під час затоплення рослини гинуть не стільки від нестачі кисню для дихання коренів, скільки від отруєння токсичними сполуками, які утворилися із корневих виділень після їх деструкції анаеробними мікроорганізмами. З цим фактом пов'язане алелопатичне явище, яке спостерігається у ґрунті за антропогенного навантаження, а саме: за умов не повної мінералізації органічної речовини в певних зонах поблизу коренів формуються вогнища підвищеної токсичності [5, 56].

Рослини в угрупованнях взаємно змінюють добові і більш тривалі ритми життєдіяльності, пристосовуючись один до одного [119]. Це явище супроводжується міжкорневим обміном інформації, яка змінює ритм життєдіяльності.

Механізм міжкореневого обміну можна відобразити схематично таким чином: рослина у відповідності до свого добового ритму, виділяє

⁵⁷ Grümmer H. Mutual influence of higher plants: allelopathy / H. Grümmer; [translated from English by A. M. Grodzinsky]. – [Place of publication not specified] : Foreign Languages Publishing House, 1957. – 261 p.

в середовище різні речовини. Вночі переважають окислювальні процеси за рахунок чого у ґрунтового середовище надходять вуглекислота, органічні кислоти, амінокислоти, мінеральні сполуки. Вдень в результаті фотосинтезу активізуються окислювально-відновні процеси і корені рослин поглинають із ґрунту⁵⁸ аніони і виділяють цукри. Сполуки, що надходять фіксуються колоїдною частиною ґрунту з подальшим поглинанням коренем і надходженням до рослини.

Алелопатія включає багато видів взаємодій, включаючи взаємодію рослина-рослина, рослина-комаха та рослина-мікроорганізм, у яких алелопатичним агентом може бути або рослина, або мікроорганізм. Належну увагу слід надати взаємодії рослини-мікроорганізму з рослинами як донорами алелохімічних речовин. Рослини впливають на своє мікробне співтовариство та спілкуються з ним, головним чином на рівні ризоплану, через виділення специфічних кореневих ексудатів, включаючи алелохімічні речовини, які є важливим джерелом карбону для мікроорганізмів, що визначає збільшення мікробної біомаси навколо коренів. Таким чином, рослини здатні змінювати хімічний склад своїх кореневих ексудатів після контакту з мікроорганізмами⁵⁹, щоб або залучити корисні бактерії, або придушити патогенні мікроорганізми⁶⁰.

Проте проста присутність алелопатичних речовин у рослині-донорі та їх антимікробна активність у штучному середовищі (наприклад, агар) не показує алелопатичної активності в природних умовах, оскільки ґрунтові мікроорганізми споживають велику кількість органічних речовин і, таким чином, інгібіторні сполуки можуть не накопичуватися на токсичних рівнях. Мікробна деградація алелохімічних речовин залежить від хімічної природи розглянутої сполуки, текстури ґрунту, структури, аерації, температури, сумарна органічна речовина (СОМ) і рН, а також від залучених мікробних видів. Наприклад, серед різних видів роду *Cephalosporium*, тепер відомий як *Acremonium*, є родом грибів з родини Нуроскреасеае. Цей рід включає близько 100 видів, серед яких *C. furcatum*, *C. khandalense*, *C. Nordinii* та *C. roseum*), *C. furcatum* демонструє найвищу здатність до розкладання ферулової кислоти⁶¹.

58 Гродзинський А. М., Богдан Г. П., Головка Е. А. та ін. Алелопатична ґрунтова. – К.: Наукова думка, 1979. – 278.

59 De-la-Peña C., Lei Z., Watson B.S., Sumner L.W., Vivanco J.M. Root-microbe communication through protein secretion // *J. Biol. Chem.* – 2008. – Vol. 283. – P. 25247–25255. <https://doi.org/10.1074/jbc.M801967200>.

60 Doombos R.F., van Loon L.C., Bakker P.A.H.M. Impact of root exudates and plant defense signalling on bacterial communities in the rhizosphere. A review // *Agron. Sustain. Dev.* – 2012. – Vol. 32. – P. 227–243. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0028-y>.

61 Rietveld W.J., Schlesinger R.C., Kessler K.J. Allelopathic effects of black walnut on European black alder coplanted as a nurse species // *J. Chem. Ecol.* – 1983. – Vol. 9. – P. 1119–1133. <https://doi.org/10.1007/BF00982216>.

Тим не менш, сезонні коливання мікробної популяції можуть впливати на доступність алелохімічних речовин. Abbate та ін⁶², наприклад, вивчаючи бактеріальні угруповання в ризосфері трансгенного rolABC citrange Troyer за допомогою фенотипового тестування (BIOLOG) і молекулярного аналізу на основі генів 16S рДНК, ARDRA (аналіз обмежених фрагментів ДНК) та DGGE (денатуруючий градієнт-гелевий електрофорез), виявили, що, з одного боку, структура такі ризосферні угруповання були мінімально змінені, а з іншого боку, профілі еубактерій DGGE (денатуруючий градієнт-гелевий електрофорез) відображали помітні сезонні зміни популяції. Gyamfi⁶³ та ін. повідомили про незначні відмінності в моделях DGGE популяції еубактерій, пов'язаних з трансгенним ріпаком, через сезонні коливання. Gyamfi S, Pfeifer U, вивчаючи варіації мікробного співтовариства трансгенного сорту ріпаку, виявили відмінності протягом вегетаційного періоду рослин, залишаючись стабільними після зими, дійшовши висновку, що спостережувані зміни були тимчасовими і не збереглися в наступному польовому сезоні. Крім того, структура угруповань ґрунтових бактерій часто пов'язана з просторовим розташуванням. Зокрема, повідомляється, що чисельність бактерій у ризосфері вища, ніж у вільному від коренів ґрунті, а щільність бактерій у ризосфері відповідає тенденції: базальна область →об'єм ґрунту→апикальна область⁶⁴. Кількість мікробних видів та їх відносна чисельність у певних кореневих зонах є погано вивченим аспектом мікробної екології ризосфери. Це можна пояснити високою гетерогенністю як чисельності, так і розподілу ризосферних мікроорганізмів, які значно відрізняються в залежності від положення вздовж поздовжніх осей кореня. Фактично було виявлено, що в основі кореня бактеріальні спільноти частково покривають ризоплан, тоді як у верхівках коренів вони присутні у вигляді скупчень, які займають відносно невелику частку доступної поверхні кореня⁶⁵.

⁶² Abbate C., Ascher J., Pietramellara G., Ambrosoli R., Gennari M. Analysis of bacterial communities in the rhizosphere of transgenic rolABC citrange Troyer: preliminary studies // *Fresenius Environ. Bull.* – 2005. – Vol. 14. – P. 867–872.

⁶³ Gyamfi S., Pfeifer U., Stierschneider M., Sessitsch A. Effects of transgenic glufosinate-tolerant oilseed rape (*Brassica napus*) and the associated herbicide application on eubacterial and *Pseudomonas* communities in the rhizosphere // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2002. – Vol. 41. – P. 181–190. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00979.x>.

⁶⁴ Dennis P. G., Miller A. J., Clark I. M., Taylor R. G., Valsami-Jones E., Hirsch P. R. A novel method for sampling bacteria on plant root and soil surfaces at the microhabitat scale // *J. Microbiol. Methods* – 2008. – Vol. 75. – P. 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2008.04.013>.

⁶⁵ Chin-A-Woeng T. F. C., De Priester W., van der Bij A. J., Lugtenberg B. J. J. Description of the colonization of a gnotobiotic tomato rhizosphere by *Pseudomonas fluorescens* biocontrol strain WCS365, using scanning electron microscopy // *Mol. Plant Microbe In* – 1997. – Vol. 10. – P. 79–86. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1997.10.1.79>.

Характер взаємодії рослин і мікроорганізмів може бути як корисним, так і шкідливим. Позитивні взаємодії, на які впливають алелохімічні речовини рослин, представлені симбіотичними асоціаціями з мікоризою, ризобіями та бактеріями, що стимулюють ріст рослин (PGPB), тоді як негативні включають асоціації з паразитичними рослинами, трав'яними тваринами та патогенними мікроорганізмами⁶⁶.

PGPB (*Plant Growth-Promoting Bacteria*) – це ризосферні бактерії, які сприяють росту рослин, покращуючи їх розвиток і здоров'я. Ці бактерії взаємодіють з кореневою системою рослин, забезпечуючи їм необхідні поживні речовини та захист від патогенів. Лише 1-2% ризосферних бактерій сприяють росту рослин. Найважливішими родами бактерій, визначеними як PGPR, є *Bacillus* і *Pseudomonas* spp⁶⁷. PGPB може впливати на ріст рослин як опосередковано, так і прямо. Пряме просування відбувається через надходження поживних речовин і фітогормонів, таких як ауксини, цитокініни та гібереліни. Наприклад, *Azospirillum* (рід діазотрофних бактерій, які мають важливе значення для сільського господарства завдяки своїй здатності фіксувати атмосферний азот і сприяти росту рослин), окрім фіксації азоту, виділяє згадані вище фітогормони для рослини-господаря⁶⁸. Непряма стимуляція досягається шляхом підвищення захисної здатності рослин до фітопатогенних організмів⁶⁹ і стійкості до абіотичних стресів. Багато видів PGPB викликають індуковану системну резистентність (ISR) у різних видів рослин, а саме створення захисної біоплівки на коренях рослин з метою обмеження доступу патогенів⁷⁰. *Індукована система на резистентність* (ISR) є важливим захисним механізмом для рослин, який активується у відповідь на атаки патогенів або стреси з боку навколишнього середовища. Цей механізм дозволяє рослинам підвищити свою стійкість до фітопатогенів і покращити загальну

⁶⁶ Chin-A-Woeng T. F. C., De Priester W., van der Bij A. J., Lugtenberg B. J. J. Description of the colonization of a gnotobiotic tomato rhizosphere by *Pseudomonas fluorescens* biocontrol strain WCS365, using scanning electron microscopy // *Mol. Plant Microbe In* – 1997. – Vol. 10. – P. 79–86. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1997.10.1.79>.

⁶⁷ Qin B., Perry L. G., Brockling C. D., Du J., Stermitz F., Paschke M. W., Vivanco J. M. Phytotoxic allelochemicals from roots and root exudates of leafy spurge (*Euphorbia esula* L.) // *Plant Signal Behav.* – 2006. – Vol. 1. – P. 323–327. <https://doi.org/10.4161/psb.1.6.3563>.

⁶⁸ Steenhoudt O., Vanderleyden J. *Azospirillum*, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2000. – Vol. 24. – P. 487–506. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00552.x>.

⁶⁹ Van Loon L. C. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria // In: Bakker P. A. H. M., Raaijmakers J. M., Bloemberg G., Höfte M., Lemanceau P., Cooke B. M. (eds) *New perspectives and approaches in plant growth-promoting rhizobacteria research.* – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 243–254. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6776-1_2.

⁷⁰ Bais H. P., Fall R., Vivanco J. M. Biocontrol of *Bacillus subtilis* against infection of *Arabidopsis* roots by *Pseudomonas syringae* is facilitated by biofilm formation and surfactant production // *Plant Physiology.* – 2004. – Vol. 134. – P. 307–319. <https://doi.org/10.1104/pp.103.028712>.

адаптацію до стресових умов. У певних ситуаціях надземні та підземні частини рослин взаємодіють, щоб відповісти на атаку патогенів.

Асоціація з паразитичними рослинами, такими як *Striga* spp рід облігатних паразитичних рослин, які належать до родини *Orobanchaceae*. Ці рослини є серйозними шкідниками сільськогосподарських культур, таких як пшениця кукурудза, рис, сорго та інші злакові культури. Вони споживають поживні речовини та воду, що є причиною до затримки росту і навіть загибелі рослин – господарів, являє собою найважливіший приклад негативної взаємодії рослин і мікроорганізмів. Цей тип взаємодії опосередковується тим самим механізмом і хімічними сполуками, які беруть участь в асоціації з *арбускулярними мікоризними грибами*(AMF), які індивідуально симбіотичні асоціації з корінням на основі природних рослин. Ці гриби належать до відділу *Glomeromycota* і відіграють важливу роль у покращенні живлення рослин, особливо в умовах обмеженого постачання поживних речовин⁷¹. Останній процес стимулюється за Р-дефіциту, індукуючи секрецію стріголактонів (це природні сполуки, які забезпечують роль сигналів для проростання насіння *Striga*) з коренів рослин-донорів. Коли рослини відчувають дефіцит фосфору, вони починають виробляти ці молекули, що стимулює проростання сеансу *Striga*, яке потім проникає в корені рослин-господарів. Ці сполуки стимулюють колонізацію коренів рослин-господарів, сприяючи розгалуженню гіф⁷². У той же час, однак, стріголактон і його похідні сприяють зараженню паразитичними рослинами, стимулюючи проростання їхнього насіння через підвищення мітохондріальної активності⁷³. На додаток до стріголактонів також повідомлялося, що інші сполуки, такі як ізофлавоноїди, сорголеон і сесквітерпенові лактони партенолід і 3,5-дигідроксидегідрокостус-лактон, стимулюють проростання насіння паразитів⁷⁴. Крім того, повідомлялося про те, що стріголактонін інгібує розгалуження арбускулярної мікоризи⁷⁵.

Вище наведене свідчить про важливу роль, яку відіграють виділення коренів у взаємодії рослин. Проблема на даному етапі набирає розмаху і потребує подальшого глибокого вивчення.

⁷¹ Badri D. V., Vivanco J. M. Regulation and function of root exudates // *Plant Cell and Environment*. – 2009. – Vol. 32. – P. 666–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>.

⁷² Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*. 2005. <https://doi.org/10.1038/nature03608>.

⁷³ Bouwmeester H. J., Roux C., Lopez-Raez J. A., Bécard G. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends in Plant Science*. 2007. Vol. 12. P. 224–230. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.03.009>

⁷⁴ Bouwmeester H. J., Matusova R., Zhongkui S., Beale M. H. Secondary metabolite signalling in host–parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*. 2003. Vol. 6. P. 358–364. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00065-7](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00065-7)

⁷⁵ Gomez-Roldan V., Fermas S., Brewer P. B., Puech-Pagès V., Dun E. A., Pillot J. P. et al. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*. 2008. Vol. 455. P. 189–194. <https://doi.org/10.1038/nature07271>

2.2. Леткі виділення ароматичних рослин та їх вплив на абіотичний фактор

Ароматичні рослини відрізняються від інших здатністю до синтезу летких сполук зі специфічним ароматом, який поширюється в оточуючому середовищі і, певним чином, впливає на інші рослини та мікроорганізми⁷⁶. До летких речовин належать сполуки, які в біологічному інтервалі температур здатні існувати у формі газу, пари, аерозолів⁷⁷. Так, за одну добу 1 га листяного лісу виділяє до 2 кг, а насадження ялівцю до 30 кг летких органічних сполук⁷⁸. Кожному відомо, як пахнуть квіти, набубнявілі бруньки, пріле листя. Це пояснюється наявністю у багатьох видів рослин дуже активних у фізіологічному відношенні летких виділень⁷⁹. Зокрема, під леткими виділеннями розуміють різні хімічні речовини, що виділяються надземними органами, і які не локалізовані в залозах, досить різноманітної природи і не завжди ідентифіковані.

Серед летких виділень виявлено цілий ряд хімічних сполук: водень, синильна кислота, ефірні олії, аліфатичні вуглеводні (ізопрен, етилен, пропілен, бутілен, ізобутилен), альдегіди (мурашиний, оцтовий, пропіоновий, масляний), спирти (метанол, етанол, пропанол), кетони, органічні кислоти, складні ефіри, речовини гормональної природи тощо. Механізм дії летких виділень з погляду достатньо простий: вони проникають крізь продихи листків у міжклітинники, а потім безпосередньо надходять до клітини. Тому фізіологічна дія, наприклад, фітонцидів переважно проявляється під час освітлення рослин. Практичне значення летких виділень обумовлено їх безпосередньою участю у механізмах взаємодії між різними видами рослин у фітоценозах.

У літературі наводиться інформація щодо впливу летких виділень рослин на хімічну складову ґрунту. Глиниста складова ґрунту адсорбує з повітря різноманітні леткі речовини: суміш карбонових кислот, аміак, вуглеводні, альдегіди, кетони, складні спирти, ефірні олії тощо. Велика

⁷⁶ Божков О. І., Мензянова Н. Г., Леонтович В. П., Білоус О. М. Динаміка ліпідного складу кореневих екзометаболітів у процесі розвитку *Triticum aestivum* L. // *Доповіді національної академії наук України*. 1998. № 3. С. 166–174.

⁷⁷ Гродзинський А. М., Кострома С. Ю., Шроль Т. С. Прямі методи біотестування ґрунту та метаболітів мікроорганізмів // *Алелопатія та продуктивність рослин* : [зб. наук. тр. / Навч. ред. А. М. Гродзинський]. К. : Наукова думка, 1990. С. 121–124.

⁷⁸ Ткаченко К. Г., Казарінова Н. В. Розміщення рослин у приміщеннях та вирішення проблеми саніції повітря. Медичний фітодизайн у боротьбі з інфекціями // *Біологічна різноманітність. Інтродукція рослин: Третя міжнар. наук. конф., 23–25 вересня 2003 р.*: матеріали. – СПб., 2003. – С. 263–266.

⁷⁹ Горобець С. А. Фізіолого-біохімічні особливості овочевих рослин в умовах субстратовтоми : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.12 «Фізіологія рослин» / С. А. Горобець. – К., 1982. – 18 с

кількість летких сполук утворюється під час деструкції рослинних решток, а саме: спирти, альдегіди, кетони, оксикислоти. Адсорбовані ґрунтові гази і леткі речовини можуть поглинатися і безпосередньо засвоюватися рослинами. Оскільки ці сполуки є фізіологічно активні, то вони або стимулюють, або гальмують процеси росту рослин⁸⁰. Наприклад, леткі фітонциди полину, борщівника, черемхи, мигдалю, монарди та інших видів згубно діють на мікроорганізми, нижчі тварини та рослини, гальмують проростання насіння, процеси фотосинтезу та інгібують розвиток.

Рівень природних концентрацій летких речовин для трав'янистих рослин становить 0,5-1,5 мг/м³⁸¹, для деревію – 0,27; монарди – 0,17; кмину – 0,31; васильків – 0,13; котячої м'яти – 0,1; фенхелю – 0,1; чорнобривців – 0,37; полину однорічного – 0,17; полину кримського – 0,33 мг/м³.

Леткі виділення ароматичних рослин у сумі складають величезну масу органічних сполук, які надходять в атмосферу, гідросферу та навколишній ґрунт і є важливим регуляторним фактором у структурній організації біогеоценозу⁸².

За дослідженнями вітчизняних і зарубіжних вчених леткі екзометаболіти та чисті ефірні олії, а також окремі їх компоненти пригнічують розвиток патогенних мікроорганізмів та сприяють оздоровленню людини⁸³. Існують дослідження щодо впливу ефірних олій на фітопатогенні мікроорганізми та шкідники рослин.

Заслужують на увагу гербіцидні, бактерицидні і фунгіцидні властивості летких сполук. Зокрема, гербіцидні властивості притаманні рослинам грецького і чорного горіха завдяки синтезу юглона, який утворюється під час окислення гідроюглона. Ця сполука вимивається опадами та інгібує розвиток рослин, які з'являються під кроною дерев. Активна гербіцидна, бактеріальна і фунгіцидна дія характерна для агропірена, який виділяється в середовище із кореневищ пірію повзучого. Встановлено, що під час надходження агропірену, вміст якого складає 95 % у коренях та листках рослин злаків, спочатку пошкоджуються корені, а потім взагалі відмирає коренева система.

⁸⁰ Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Славний П. С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 200 с.

⁸¹ Тульчинська В. П., Юргелайтис Н. Г. Рослини – проти мікробів. [2-е вид., перероб. і доп.]. – К.: Урожай, 1981. – 64 с

⁸² Грузевський О. А., Протченко П. З., Стороженко В. Б. Мікробне забруднення рослинної лікарської сировини. Фітопатогенні мікроорганізми / О. А. Грузевський, П. З. Протченко, В. Б. Стороженко // Одеський медичний журнал. – 2005. – № 2. – С. 107–110.

⁸³ Headley A. D., Callaghan T. V., Lee J. A. The phosphorus economy of the evergreen tundra plant *Lycopodium annotinum* / A. D. Headley, T. V. Callaghan, J. A. Lee // *Oikos*. – 1985. – Vol. 45. – P. 235–245.

Потрапляючи до судинної системи дана сполука рухається по рослинному організму до меристематичних клітин рослини та пригнічує розвиток молодих листків. Відомо, що овес інгібує ріст маку самосійки, а жито і пшениця пригнічують своїми виділеннями розвиток ромашки приморської. Навколо гірчиці не розвиваються бур'яни, а під час сумісного вирощування гороху і гірчиці врожай гороху підвищується в два рази. Полін негативно впливає на розвиток таких рослин як фенхель, шавлія, котовник. Гальмувальна дія полину на сусідні рослини обумовлена синтезом ряду речовин, у першу чергу, абсинтину, які вимиваються опадами із листя. Крім того, рослинні тканини полину містять ефірну олію до складу якої входять туйоновий спирт, туйон, терпени (кадинен, пінен, феландрен), азулен, хамазуленоген, ізовалеріанова і оцтова кислоти; гіркі глікозидні речовини, таніни, каротини, фітонциди. Двохразова обробка рослини відваром полину гіркою знищує листогризучі комахи. Присутність полину в саду захищає його від плодожерки.

Насіння катрану виділяє інгібітор росту, який у високих концентраціях знищує рослини, а в малих, навпаки, стимулює їх ріст. У дослідях А. М. Гродзинського ріст листя і стебел редьки, ячменю, салату та інших рослин стимулювався слабкими розчинами неочищеного інгібітору.

За Г. Грюммером⁸⁴ існує п'ять груп токсичності летких виділень з рослинних екстрактів:

– екстракти, які сприяють швидкому відмирання проростків: ніаулі (*Melaleuca viridiflora* Myrtaceae), бад'ян (*Illicium verum*), різні види анісу (*Pimpinella anisum* L.);

– екстракти, які спочатку сприяють незначному росту проростків, а потім призводять до їх відмирання: чебрець звичайний (*Thymus vulgaris*), чебрець повзучий (*Thymus serpyllum*), деревина сассафрас (*Sassafras officinale*), різні види лаванди (*Lavandula*), полину (*Artemisia* L.), бергамоту (*Citrus bergamia* Risso & Poit.), ялівцю (*Juniperus* L.), таволги (*Spiraea ulmaria*), пижмо (*Tanacetum vulgare* L.), розмарину (*Tanacetum vulgare* L.);

– екстракти, які гальмують ріст проростків і викликають пошкодження кінчиків листків: лимон (*Citrus × limon* (L.)), мандарин (*Citrus reticulata* Blanco), апельсин (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck), вербена (*Verbena* L.), кориця (*Cinnamomum zeylanicum* Blume), капут (*Melaleuca leucadendron*), іланг-іланг (*Cananga odorata* (Lam.) Hook.f. & Thomson), фіалки (*Viola* L.), коріандр

⁸⁴ Grümmer H. Mutual influence of higher plants: allelopathy / H. Grümmer; [translated from English by A. M. Grodzinsky]. – [Place of publication not specified] : Foreign Languages Publishing House, 1957. – 261 p.

(*Coriandrum* L.), гісоп (*Hyssopus* L.), шавлія (*Salvia* L.), ромашка (*Matricaria* L.), евкаліпт (*Eucalyptus* L'Hér), гаультерія (*Gaultheria* L.), різні види м'яти (*Mentha* L.), меліса звичайна (*Melissa officinalis* L.), герань (*Geranium* L.), дягель (*Archangelica officinalis* (Moench) Hoffm.), цмин (*Carum* L.);

□ екстракти, які гальмують тільки ріст проростків: кумин (*Cuminum cyminum*), апельсин (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck), майоран (*Origanum majorana* L.), ірис (*Iris germanica*);

□ екстракти, які не мають помітного впливу на ріст дослідних рослин: пачулі (*Pogostemon cablin* (Blanco) Benth), гвоздика (*Caryophyllus* Mill.), ветівелія (*Andropodon muricatus*).

Алелопатична активність ефірної олії петрушки обумовлюється, головним чином, високим вмістом апіолу, тоді як ефірні олії кмину і кропу наділені самою численною і високоактивною фракцією – карвоном. У чебрецевій олії наявний тимол, майоранова олія має характерний високий вміст карвакролу. Висока активність олії із квітів касії обумовлюється наявністю в ній анісового альдегіду.

Гальмуючу дію ефірних олій щодо мікроорганізмів широко використовують в медицині і фармації. Для олії фенхелю, васильків, лофанту властива бактерицидна властивість, а для олії кмину, петрушки, фенхелю – висока фунгіцидна дія^{85 86}. У великих концентраціях олія монарди впливає на цитоплазматичні мембрани клітини, внаслідок чого змінюються обмінні процеси, які призводять до мікробного анабіозу. Експериментально з'ясовано, що проникність мембран цитоплазми гальмують 46 олій⁸⁷. Так, розмаринова олія застосовується як репелент проти комах. До її складу входять урсолова і розмаринова кислоти, дубильні речовини⁸⁸. Анісова олія використовується для надання приємного аромату голуб'ятням та для приманки в рибальстві, а також для відлякування комарів. У приміщеннях, де зростає евкаліпт відсутні мухи і комарі. Крім того, водорозчинні виділення з листків евкаліпту мають високу алелопатичну

⁸⁵ Кізло Р. І. Вплив фітоценотичних умов на ризосферну мікрофлору лікарських рослин / Р. І. Кізло // Фармацевтичний журнал. – 1996. – № 5–6. – С. 98–100.

⁸⁶ Blaeser P. Fungizide Wirkstoffe ans Pflanzenatrakten / P. Blaeser, U. Steiner, H.-W. Dehne // 51. Dtsch. Pflanzenschutztag. Halle-Saale, 5–8 Okt. 1998. – Mill. Boil. Bundesanst, Land- und Forstwirt. Berlin–Dahlem, 1998. – № 357. – S. 167.

⁸⁷ Нечитайло В. А., Кучерява Л. Ф. Ботаніка. Вищі рослини : підручник / В. А. Нечитайло, Л. Ф. Кучерява. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – 432 с.

⁸⁸ Снешкене В. К., Юронис В. А., Станкявичене А. А. Інгибуюча дія ефірних масел *Lavandula angustifolia* і *Salvia officinalis* на рост міцелія фітопатогенних мікроміцетів // Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія : міжнар. конф., 4–6 жовт. 2005 р.: тези допов. – К., 2005. – С. 245–249.

активність⁸⁹. У цих змивах присутні похідні коричної кислоти – кофейна, хлорогенова, *n*-кумаринова та ферулова кислота. Квітки бузини містять 0,025 – 0,03% твердої ефірної олії, основною складовою частиною якої є терпени, крім того парафіноподібні речовини і органічні кислоти (валеріанова, кавова, оцтова, яблучна). У листках бузини червоної утворюється глікозид самбунігрін (гідролізується на глюкозу, синильну кислоту і бензальдегід), який відлякує тварин⁹⁰.

У деяких роботах наведено інформацію про фітонцидну здатність ароматичних рослин щодо фітозахворювань. Так, айстри менше вражаються фузаріозом поряд із нагідками і коноплями, фітонциди гірчиці незаражують насіння бавовнику і знищують спори сажки.

Фітонцидна активність рослин відрізняється протягом періоду онтогенезу рослинного організму, оскільки тісно пов'язана з фазою розвитку і фізіологічним станом рослин, ґрунтовими і кліматичними умовами, часом доби і залежить від видового складу рослинності, яка зростає поряд. Відомо, що фітонциди одних видів рослин мають бактерицидні властивості і знищують бактерії; інших – проявляють бактериостатичну дію і гальмують ріст і розмноження мікроорганізмів, а третіх видів – навіть стимулюють ріст і розмноження бактерій⁹¹. Виділення рослин у навколишнє середовище, іноді створюють умови, які перешкоджають іншим організмам засвоювати поживні речовини, змінюють темпи їх розвитку.

Гілки багульнику та стебла коріандру, які містять коріандрову олію основним компонентом якої є лінаол і гераніол, стероїдні сполуки, коріандром, стерини, аскорбінова кислота, дубильні речовини, органічні кислоти, цукри, флавоноїди, кальцієві і фосфорні солі, відлякують гризунів та шкідників плодкових дерев. Коріандр рекомендують висівати біля стовбурів дерев і щотижня невідстригати для підсилення виділення легких речовин. Встановлено позитивний вплив коріандру для захисту троянд від тлі.

Рослини коноплі, що містить каннабінол, ефірне масло, леткі і нелеткі алкалоїди, глікозиди знищують горохову тлю, бурякову блоху, а леткі виділення цієї рослини відлякують личинки майського жука⁹².

⁸⁹ Miller P. C. Quantitative plant ecology / P. C. Miller // *Analysis of ecosystems*. – Columbus : Ohio State Univ. Press, 1999. – P. 179–231.

⁹⁰ Saric M. R. Genetic specificity in relation to plant mineral nutrition / M. R. Saric // *Journal of Plant Nutrition*. – 1981. – Vol. 3. – P. 743–766.

⁹¹ Clarkson D. T. The mineral nutrition of higher plants / D. T. Clarkson, J. B. Hanson // *Annual Review of Plant Biology*. – 1980. – Vol. 31. – P. 239–298.

⁹² Щербаківа Т. О. Аелопатичні властивості інтродукованих видів роду Ехінацея (*Echinacea* Moench) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.12 «Фізіологія рослин» / Т. О. Щербаківа. – К., 2004. – 21 с.

Алкалоїди чистотілу знищують городніх блішок. Димом цієї рослини обкурюють сади від мідянки. Проти личинок аґрусового пильщика, яблуневої гусені, плоджерки, колорадського жука використовують двох–трьохразове обприскування відваром листя чистотілу. Настій із свіжого листя цієї рослини використовують для обробки кімнатних рослин, ушкоджених тлями, трипсами і щитівками. За своєю хімічною будовою алкалоїди близькі до опійних і представлені кількома групами. Найбільш активним з них є хелідонін, саме він за своєю дією близький до алкалоїдів групи опію і об'єднує в собі властивості морфіну і папаверину.

ВИСНОВКИ

Рослини виділяють широкий спектр хімічних сполук у навколишнє середовище як механізм захисту від біотичних та абіотичних стресів, а також для комунікації з іншими рослинами та ґрунтовими мікроорганізмами. Краще розуміння поведінки алелохімічних речовин у ґрунті може бути використано в агроєкосистемах для боротьби з бур'янами та шкідливими комахами, а також інтегровано в традиційні сільськогосподарські практики в рамках систем інтегрованого управління комахами-шкідниками та бур'янистими рослинами (IPMS, IWMS). Алелопатичні механізми можуть бути ефективно застосовані для контролю агроєкосистем у різних режимах. Найважливішими питаннями є: 1. відбір ароматичних рослин, їх розведення та включення в сівозміни; 2 -використання їх залишків як живої або мертвої мульчі, а також зеленого добрива; 3 – відбір найбільш активних алелопатичних сполук для використання як біогербіцидів. Однак, алелопатія також може бути використана для управління динамікою поживних речовин у ґрунті, підвищення ефективності їх використання рослинами та уникнення токсичності важких металів. Проте багато аспектів цих взаємодій залишаються невідомими. Головним завданням наукового співтовариства є дослідження впливу фізичних і хімічних характеристик ґрунту в польових умовах протягом тривалих експериментів, зокрема ролі текстури та структури ґрунту на фітотоксичність алелохімічних речовин. Комплекс взаємодій рослин і мікроорганізмів у ризосфері є сферою, що потребує серйозних досліджень для кращого розуміння надземного хімічного зв'язку та фізіологічних процесів, пов'язаних як з позитивними, так і з негативними взаємодіями з мікроорганізмами. Більше того, знання про хімію корневих ексудатів наразі значно зросли; за останні десятиліття було ідентифіковано сотні алелохімічних речовин. Однак процеси їх транспортування через плазматичну мембрану потребують більшої уваги для з'ясування поведінки алелопатичних рослин і контролю генів,

здіяяних у програмах селекції. Враховуючи складність ґрунтової системи та значну неоднорідність ґрунтів у різних середовищах, завдання для дослідників видається складнішим порівняно з іншими науковими областями і вимагає залучення міждисциплінарних дослідницьких груп із навичками в ботаніці, агрономії, біології, хімії, екології та хімії ґрунту.

АНОТАЦІЯ

Суттєву роль у визначенні взаємодії рослин із едафічним чинником через колообіг фізіологічно активних речовин відіграє алелопатія – досить новий напрям біології, який до 60-х років минулого століття був практично невідомий, хоча дане явище спостерігалось навіть у стародавні часи. Поняття «алелопатія» походить від грецьких слів *ἀλλήλων* – взаємний і *πάθη* – вплив. Коренева ексудація є основним шляхом вивільнення алелохімічних речовин, які після потрапляння в ґрунт взаємодіють з органічними та неорганічними компонентами ґрунту, а також із ґрунтовими мікроорганізмами. Ці взаємодії визначають біодоступність алелохімічних речовин і рівень їх фітотоксичності.

У даній роботі критично розглядаються взаємозв'язки між алелохімічними речовинами рослин та фізичними, хімічними й біологічними характеристиками ґрунту. Проаналізовано наявну літературу щодо позитивних і негативних зв'язків, що впливають на фітотоксичність алелохімічних речовин та доступність поживних елементів. Окрім цього, розглянуто якісний баланс алелохімічних речовин у ґрунті, процеси їх ексудації та механізми транспортування через плазматичні мембрани.

Встановлено, що між характеристиками ґрунту та алелохімічними речовинами існує двосторонній зв'язок. Рівень фітотоксичності залежить не лише від окремих характеристик ґрунту, але й від їх комплексного впливу на процеси утримання, транспортування та трансформації алелохімічних речовин. Для глибшого розуміння взаємодій, пов'язаних з алелопатією в ґрунті, необхідні подальші дослідження, які можуть створити нові можливості для стійкого контролю агроєкосистем.

Література

1. Abbate C., Ascher J., Pietramellara G., Ambrosoli R., Gennari M. Analysis of bacterial communities in the rhizosphere of transgenic rolABC citrange Troyer: preliminary studies // *Fresenius Environ. Bull.* – 2005. – Vol. 14. – P. 867–872.

2. Abu-Romman S. Differential allelopathic expression of different plant parts of *Achillea biebersteinii* // *Acta Biologica Hungarica*. – 2016. – Vol. 67, No. 2. – P. 159–168. – <https://doi.org/10.1556/018.67.2016.2.4>.
3. Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*. 2005. <https://doi.org/10.1038/nature03608>.
4. Aldrich R. J. Weed-crop ecology: principles in weed management. – North Scituate, Massachusetts, USA : Breton Publishers, 1984.
5. Asher C. J. Beneficial elements, functional nutrients and possible new essential elements // *Micronutrients in agriculture*. – Washington : Madison, Soil Science Society of America, 1991. – P. 703–723.
6. Aslam F., Khaliq A., Tanveer A., Zahir Z. A., Matloob A. Wheat residue incorporation modulates emergence and seedling growth of canary grass by affecting biochemical attributes and soil properties // *International Journal of Agriculture and Biology*. – 2016. – Vol. 18. – P. 1033–1042.
7. Aulakh M. S., Wassmann R., Bueno C., Kreuzwieser J., Rennenberg H. Characterization of root exudates at different growth stages of ten rice (*Oryza sativa* L.) cultivars // *Plant Biology*. – 2001. – Vol. 3. – P. 139–148. <https://doi.org/10.1055/s-2001-12905>
8. Scavo A., Abbate C., Mauromicale G. Plant allelochemicals: agronomic, nutritional and ecological relevance in the soil system // *Plant Soil*. – 2019. – Vol. 442. – P. 23–48. – <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04190-y>.
9. Badri D. V., Vivanco J. M. Regulation and function of root exudates // *Plant, Cell & Environment*. – 2009. – Vol. 32. – P. 666–681. – <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>.
10. Badri D. V., Vivanco J. M. Regulation and function of root exudates // *Plant Cell and Environment*. – 2009. – Vol. 32. – P. 666–681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>.
11. Bais H. P., Fall R., Vivanco J. M. Biocontrol of *Bacillus subtilis* against infection of *Arabidopsis* roots by *Pseudomonas syringae* is facilitated by biofilm formation and surfactin production // *Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 134. – P. 307–319. <https://doi.org/10.1104/pp.103.028712>.
1. Bertin C., Yang X., Weston L. A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere // *Plant and Soil*. – 2003. – Vol. 256. – P. 67–83. – <https://doi.org/10.1023/A:1026290508166>.
2. Bezuidenhout S. R., Laing M. Allelopathy and its influence in soil system // In: Uphoff N., Ball A. S., Fernandes E., Herren H., Husson O., Laing M., Palm C., Pretty J., Sanchez P., Sanginga N., Thies J. (eds.) *Biological approaches to sustainable soil systems*. – Boca Raton, FL : CRC Press, Taylor & Francis Group, 2006. – P. 231–240.

3. Blaeser P. Fungizide Wirkstoffe ans Pflanzenatrakten / P. Blaeser, U. Steiner, H.-W. Dehne // 51. Dtsch. Pflanzenschutztag. Halle-Saale, 5–8 Okt. 1998. – Mill. Boil. Bundesanst, Land– und Forstwirt. Berlin–Dahlem, 1998. – № 357. – S. 167.
4. Blum U. Allelopathy: A soil system perspective / U. Blum. – In: Reigosa M. J., Pedrol N., González L. (eds.) Allelopathy: a physiological process with ecological implications. – Berlin : Springer, 2006. – P. 299–340. https://doi.org/10.1007/1-4020-4280-9_14
5. Blum U., Shafer S. R., Lehman M. E. Evidence for inhibitory allelopathic interactions involving phenolic acids in field soils: concepts vs. an experimental model // *Critical Reviews in Plant Sciences*. – 1999. – Vol. 18. – P. 673–693. – <https://doi.org/10.1080/07352689991309441>
6. Bouwmeester H. J., Matusova R., Zhongkui S., Beale M. H. Secondary metabolite signalling in host–parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*. 2003. Vol. 6. P. 358–364. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00065-7](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00065-7)
7. Bouwmeester H. J., Roux C., Lopez-Raez J. A., Bécard G. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends in Plant Science*. 2007. Vol. 12. P. 224–230. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.03.009>
8. Cheng H. H. A conceptual framework for assessing allelochemicals in the soil environment // In: Rizvi S. J. K., Rizvi V. (eds.) Allelopathy: basic and applied aspects. – London : Chapman & Hall, 1992. – P. 21–29. – https://doi.org/10.1007/978-94-011-2376-1_3
9. Cheng H. H., Koskinen W. C. Effects of “aging” on bioreactive chemical retention, transformation, and transport in soil // In: Xu J., Huang P. M. (eds.) Molecular environmental soil science at the interfaces in the earth’s critical zone. – Berlin, Heidelberg : Springer, 2010. – P. 184–186. – https://doi.org/10.1007/978-3-642-05297-2_55.
10. Chin-A-Woeng T. F. C., De Priester W., van der Bij A. J., Lugtenberg B. J. J. Description of the colonization of a gnotobiotic tomato rhizosphere by *Pseudomonas fluorescens* biocontrol strain WCS365, using scanning electron microscopy // *Mol. Plant Microbe In* – 1997. – Vol. 10. – P. 79–86. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1997.10.1.79>.
11. Clarkson D. T. The mineral nutrition of higher plants / D. T. Clarkson, J. B. Hanson // *Annual Review of Plant Biology*. – 1980. – Vol. 31. – P. 239–298.
12. Curlango-Rivera G., Huskey D. A., Mostafa A., Kessler J. O., Xiong Z., Hawes M. C. Intraspecies variation in cotton border cell production: Rhizosphere microbiome implications // *American Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 100. – P. 1706–1712. – <https://doi.org/10.3732/ajb.1200607>.

13. Czarnota M. A., Paul R. N., Weston L. A., Duke S. O. Anatomy of sorgoleone-secreting root hairs of *Sorghum* species // *International Journal of Plant Sciences*. – 2003. – Vol. 164. – P. 861–866. – <https://doi.org/10.1086/378661>
14. De-la-Peña C., Lei Z., Watson B.S., Sumner L.W., Vivanco J.M. Root-microbe communication through protein secretion // *J. Biol. Chem.* – 2008. – Vol. 283. – P. 25247–25255. <https://doi.org/10.1074/jbc.M801967200>.
15. Dennis P. G., Miller A. J., Clark I. M., Taylor R. G., Valsami-Jones E., Hirsch P. R. A novel method for sampling bacteria on plant root and soil surfaces at the microhabitat scale // *J. Microbiol. Methods* – 2008. – Vol. 75. – P. 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2008.04.013>.
16. Doornbos R.F., van Loon L.C., Bakker P.A.H.M. Impact of root exudates and plant defense signalling on bacterial communities in the rhizosphere. A review // *Agron. Sustain. Dev.* – 2012. – Vol. 32. – P. 227–243. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0028-y>
17. Fleming A. On the antibacterial action of cultures of a *Penicillium* with special reference to their use in the isolation of *B. influenzae* // *British Journal of Experimental Pathology*. – 1929. – Vol. 10. – P. 226–236.
18. Gomez-Roldan V., Fermas S., Brewer P. B., Puech-Pagès V., Dun E. A., Pillot J. P. et al. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*. 2008. Vol. 455. P. 189–194. <https://doi.org/10.1038/nature07271>
19. Grümmer H. Mutual influence of higher plants: allelopathy / H. Grümmer; [translated from English by A. M. Grodzinsky]. – [Place of publication not specified] : Foreign Languages Publishing House, 1957. – 261 p.
20. Gyamfi S., Pfeifer U., Stierschneider M., Sessitsch A. Effects of transgenic glufosinate-tolerant oilseed rape (*Brassica napus*) and the associated herbicide application on eubacterial and *Pseudomonas* communities in the rhizosphere // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2002. – Vol. 41. – P. 181–190. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00979.x>.
21. Headley A. D., Callaghan T. V., Lee J. A. The phosphorus economy of the evergreen tundra plant *Lycopodium annotinum* / A. D. Headley, T. V. Callaghan, J. A. Lee // *Oikos*. – 1985. – Vol. 45. – P. 235–245.
22. Inderjit, Weiner J. Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2001. – Vol. 4. – P. 3–12. – <https://doi.org/10.2134/agronj2001.93179x>
23. Kobayashi K. Factors affecting phytotoxic activity of allelochemicals in soil // *Weed Biology and Management*. – 2004. – Vol. 4. – P. 1–7. – <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2003.00112.x>.
24. Lucas Garcia J. A., Barbas C., Probanza A., Barrientos M. L., Gutierrez Mañero F. J. Low molecular weight organic acids and fatty acids

in root exudates of two *Lupinus* cultivars at flowering and fruiting stages // *Phytochemical Analysis*. – 2001. – Vol. 12. – P. 305–311. – <https://doi.org/10.1002/pca.596>

25. Miller P. C. Quantitative plant ecology / P. C. Miller // *Analysis of ecosystems*. – Columbus : Ohio State Univ. Press, 1999. – P. 179–231

26. Osmont K. S., Sibout R., Hardtke C. S. Hidden branches: developments in root system architecture // *Annual Review of Plant Biology*. – 2007. – Vol. 58. – P. 93–113. – <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.104006>

27. Pineros M. A., Magalhaes J. V., Alves V. M. C., Kochian L. V. The physiology and biophysics of an aluminium tolerance mechanism based on root citrate exudation in maize // *Plant Physiology*. – 2002. – Vol. 129. – P. 1194–1206. – <https://doi.org/10.1104/pp.002295>

28. Qin B., Perry L. G., Browckling C. D., Du J., Stermitz F., Paschke M. W., Vivanco J. M. Phytotoxic allelochemicals from roots and root exudates of leafy spurge (*Euphorbia esula* L.) // *Plant Signal Behav.* – 2006. – Vol. 1. – P. 323–327. <https://doi.org/10.4161/psb.1.6.3563>.

29. Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment // *American Journal of Science*. – 1958. – Vol. 46. – P. 205–221.

30. Rice E. L. Allelopathy. 2nd ed. – New York : Academic Press, 1984.

31. Rietveld W. J., Schlesinger R. C., Kessler K. J. Allelopathic effects of black walnut on European black alder coplanted as a nurse species // *Journal of Chemical Ecology*. – 1983. – Vol. 9. – P. 1119–1133. – <https://doi.org/10.1007/BF00982216>.

32. Sanadze G. A. Conditions for diene C₅H₈ (isoprene) emission from leaves // *Fiziologiya Rasteniy*. – 1964. – Vol. 2. – P. 49–52. – (Soviet Plant Physiology, Engl. Transl.).

33. Saric M. R. Genetic specificity in relation to plant mineral nutrition / M. R. Saric // *Journal of Plant Nutrition*. – 1981. – Vol. 3. – P. 743–766.

34. Scavo A, Restuccia A, Mauromicale G (2018a) Allelopathy: principles and basic aspects for agroecosystem control. In: Gaba S, Smith B, Lichtfouse E (eds) *Sustainable Agriculture Reviews 28. Sustainable Agriculture Reviews*, Springer, Cham, vol 28, pp 47–101

35. Scavo A., Restuccia A., Pandino G., Onofri A., Mauromicale G. Allelopathic effects of *Cynara cardunculus* L. leaf aqueous extracts on seed germination of some Mediterranean weed species // *Italian Journal of Agronomy*. – 2018. – Vol. 13. – P. 119–125. – <https://doi.org/10.4081/ija.2018.1021>

36. Steenhoudt O., Vanderleyden J. *Azospirillum*, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic,

biochemical and ecological aspects // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2000. – Vol. 24. – P. 487–506. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00552.x>.

37. Van Loon L. C. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria // In: Bakker P. A. H. M., Raaijmakers J. M., Bloemberg G., Höfte M., Lemanceau P., Cooke B. M. (eds) *New perspectives and approaches in plant growth-promoting rhizobacteria research.* – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 243–254. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6776-1_2.

38. Waksman S. A. *The antibiotic era: how the battle against bacterial infections was won and lost.* – New York : New York University Press, 1962.

39. Walker T. S., Bais H. P., Grotewold E., Vivanco J. M. Root exudation and rhizosphere biology // *Plant Physiology.* – 2003. – Vol. 132. – P. 44–51. – <https://doi.org/10.1104/pp.102.019661>.

40. Weidenhamer J. D. Distinguishing resource competition and chemical interference: Overcoming the methodological impasse // *Agronomy Journal.* – 1996. – Vol. 88. – P. 866–875. – <https://doi.org/10.2134/agronj1996.00021962003600060005x>.

41. Weil R. R., Brady N. C. *The Nature and Properties of Soils.* – 15th ed. – Pearson Education, 2017. – ISBN 9780133254488.

42. Weston L. A., Ryan P. R., Watt M. Mechanisms for cellular transport and release of allelochemicals from plant roots into the rhizosphere // *Journal of Experimental Botany.* – 2012. – Vol. 63. – P. 3445–3454. – <https://doi.org/10.1093/jxb/ers054>.

43. Гродзинський А. М., Богдан Г. П., Головка Е. А. та ін. *Алелопатична ґрунтовтома.* – К.: Наукова думка, 1979. – 278 с.

44. Атаманюк Ю. А., Головка Е. А. Біотехнологічні основи альтернативного землеробства // *Вісник аграрної науки.* – 1994. – № 1. – С. 80–84.

45. Гойман А. Взаємодії між рослинами: роль летких сполук // *Аграрна наука.* – 1965. – Т. 33, № 2. – С. 123–130.

46. Головка Е. А. Закономірності і парадокси в алелопатії вищих рослин: ретроспективний погляд // *Інтродукція рослин.* – 2005. – № 3. – С. 88–101.

47. Горобець С. А. Фізіолого-біохімічні особливості овочевих рослин в умовах субстратовтоми : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.12 «Фізіологія рослин» / С. А. Горобець. – К., 1982. – 18 с

48. Гродзинський А. М. Алелопатія рослин і ґрунтовтома: вибрані праці / А. М. Гродзинський; [Е. А. Головка, В. В. Кваші]. – Київ : Наукова думка, 1991. – 432 с.

49. Гродзинський А. М. Проблема алелопатичного обґрунтування і алелопатія / А. М. Гродзинський // *Фізіологічні та біохімічні основи*

взаємодії рослин у фітоценозах: [зб. наук. пр. / наук. ред. А. М. Гродзинський]. – К. : Наукова думка, 1974. – Вип. 5. – С. 3–9.

50. Гродзинський А. М., Кострома Є. Ю., Шроль Т. С. Прямі методи біотестування ґрунту та метаболітів мікроорганізмів // *Алелопатія та продуктивність рослин* : [зб. наук. тр. / Навч. ред. А. М. Гродзинський]. К. : Наукова думка, 1990. С. 121–124

51. Гродзинський А. М. Знову про фітоценотичну роль фізіологічно активних виділень рослин // *Український ботанічний журнал*. – 1983. – Т. 40, № 4. – С. 1–10.

52. Гродзинський, А. М. (1974). Проблема алелопатичної ґрунтової і алелопатія. // *Фізіологічні і біохімічні основи взаємодії рослин у фітоценозах*: [зб. наук. праць / наук. ред. А. М. Гродзинський]. – Київ: Наукова думка. – Вип. 5. – С. 3–9.

53. Грузевський О. А., Протченко П. З., Стороженко В. Б. Мікробне забруднення рослинної лікарської сировини. Фітопатогенні мікроорганізми / О. А. Грузевський, П. З. Протченко, В. Б. Стороженко // *Одеський медичний журнал*. – 2005. – № 2. – С. 107–110.

54. Динаміка ліпідного складу кореневих екзометаболітів у процесі розвитку *Triticum aestivum* L. / О. І. Божков, Н. Г. Мензянова, В. П. Леонтович, О. М. Білоус // *Доповіді національної академії наук України*. – 1998. – № 3 – С. 166–174.

55. Заверуха Н. М. Основи екології : навч. посіб. / Заверуха Н. М., Серебряков В. В., Скиба Ю. А. – К. : Каравелла, 2006. – 368 с.

56. Іванов В. П. Взаємодія кукурудзи та кормових бобів через кореневі системи при їх спільному вирощуванні // *Фізіологія рослин*. – 1962. – Т. 9, № 2. – С. 16.

57. Кізло Р. І. Вплив фітоценотичних умов на ризосферну мікрофлору лікарських рослин / Р. І. Кізло // *Фармацевтичний журнал*. – 1996. – № 5–6. – С. 98–100

58. Кучерявий В. П. Екологія : підручник / В. П. Кучерявий. – 2-е вид. – Львів : Світ, 2001. – 500 с.

59. Мороз П. А. Алелопатія в плодкових садах. – Київ : Наукова думка, 1990. – 208 с.

60. Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Славний П. С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. – К. : Фітосоціоцентр, 2001. – 200 с.

61. Нечитайло В. А., Кучерява Л. Ф. Ботаніка. Вищі рослини : підручник / В. А. Нечитайло, Л. Ф. Кучерява. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – 432 с.

62. Снешкене В. К., Юронис В. А., Станкявичене А. А. Інгибуюча дія ефірних масел *Lavandula angustifolia* і *Salvia officinalis* на рост міцелія фітопатогенних мікроміцетів // *Фітопатогенні бактерії*.

Фітонцидологія. Алелопатія : міжнар. конф., 4–6 жовт. 2005 р.: тези допов. – К., 2005. – С. 245–249.

63. Ткаченко К. Г., Казарінова Н. В. Розміщення рослин у приміщеннях та вирішення проблеми санації повітря. Медичний фітодизайн у боротьбі з інфекціями // Біологічна різноманітність. Інтродукція рослин: Третя міжнар. наук. конф., 23–25 вересня 2003 р.: матеріали. – СПб., 2003. – С. 263–266.

64. Тульчинська В. П., Юргелайтіс Н. Г. Рослини – проти мікробів. [2-е вид., перероб. і доп.]. – К. : Урожай, 1981. – 64 с.

65. Щербакова Т. О. Алелопатичні властивості інтродукованих видів роду Ехінацея (*Echinacea* Moench) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.12 «Фізіологія рослин» / Т. О. Щербакова. – К., 2004. – 21 с.

66. Юрчак Л. Д. Екологічні основи алелопатичної взаємодії та післядії ароматичних рослин в агрофітоценозах : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора с.-г. наук : 03.00.16 «Екологія» / Л. Д. Юрчак. – К., 2002. – 35 с.

Information about the author:

Hnatiuk Nataliia Oleksandrivna,

Candidate of Biological Sciences,

Associate Professor at the Department of Ecology and Life Safety

Uman National University of Horticulture

1, Institutskaya St., Uman, Cherkasy Region, 20301, Ukraine