
THE EFFECT OF ALLELOPATHICALLY ACTIVE AGENTS ON PLANTS



V. P. Grakhov	✉	Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res. Sci.
O. I. Dzijuba		Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res. Sci.
N. E. Ellanska		Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res. Sci.
N. V. Zaimenko		Dr. Sci. (Biol.), Professor
N. A. Pavliuchenko		Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res. Sci.
I. P. Kharytonova		Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res. Sci.

UDK 581.524.13

*M. M. Gryshko National Botanical Garden,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Timiryazevska str., 1, 01014, Kyiv, Ukraine*

CURRENT WORLD ACHIEVEMENTS IN ALLELOPATHY RESEARCHES

Abstract. Since the idea of the allelopathy emerged the numerous works contributed to the formulation of the notional base in this area of knowledge.

In the present review the large number of the novel allelopathical methods and approaches, developed for several recent decades, are analyzed. Furthermore various opinions on the subject, the forms, the mechanisms and the symptoms of the allelopathy are compared. The interdependence between the notions of 'allelopathy', 'competition' and 'interference' is discovered. The separate attention is paid to a) the principles of the realization of allelopathic interactions; b) the peculiarities in the approaches to the organization of the investigations; c) the significance of edaphic factor; d) the mediated influence of allelochemicals through the medium, where plants grow; e) the concept of the two-phases respond of the bioobjects – the hormesis and to some other interesting respects in the interpretation of the allelopathic phenomena. The controversial points of view on the possibility of synergism in the allelopathy are described.

The great piece of the allelopathical works was focused on various aspects of release and chemical identification allelochemicals during the recent decades. Also the phytocenotical manifestations of the allelopathy were widely researched. The relationships of the plants-edificators with their subordinate species are reviewed. These papers mostly pertained to the extrusions of the native flora by the alien species. In some cases this entails the profound transformations of the ecosystems. Because such phenomena pose a risk, the control of the invasive flora involves the considerable costs. It gives the idea that of the edaphic factor considerably takes part in the development of the allelopathic processes (especially, soil biota, mycorrhizal fungi, free-living microorganisms, moisture and humus). They can strongly modify the character and intensity of the allelochemical-induced effects. The roles of both mycorrhiza and free-living microflora in the development of the allelopathic processes are discussed. The first of them often is regarded as the target and the canal of the alleviated transport for the allelochemicals, and the second one – as the sink for them. Particularly the common mycorrhizza network is analyzed as the factor of the facilitation of the allelochemical transport between the plants (even if they belong to different species). Some researches are devoted the fungi as the target for the allelochemicals impact.

✉ Corresponding author. Tel.: +38044-285-54-53. E-mail: nbg@nbg.kiev.ua

DOI: 10.15421/031412

ISSN 1726-1112. *Ecology and noospherology*. 2014. Vol. 25, no. 1–2

121

The essential research direction in the recent decade was the determination of the precise chemical mechanisms, causing the allelopathy. It was comprehensively shown by the example with catechin. The action of this substance was studied in the biophysical, cell-biological and physiological points of view. Some papers testify the stimulatory and other – the depressive effect of catechin.

It appears that the degree of the soil toxicity can vary in the result of the habitat alternation of the same allelopathic donor-species. The temperature factor plays the similar role for the effect of the putative allelochemicals.

The current ideas about the probable mechanisms of plant adaptation to the allelopathical stresses are presented.

Key words: *allelopathy, synecology, allelochemicals, model investigation, microsymbionts, metabolite.*

УДК 581.524.13

В. П. Грахов
О. И. Дзюба
Н. Э. Элланская
Н. В. Заименко
Н. А. Павлюченко
И. П. Харитоновна

канд. биол. наук, стар. науч. сотр.
канд. биол. наук, стар. науч. сотр.
канд. биол. наук, стар. науч. сотр.
д-р биол. наук, проф.
канд. биол. наук, стар. науч. сотр.
канд. биол. наук, стар. науч. сотр.

*Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришка
Национальной академии наук Украины, ул. Тимирязевская, 1, 01014, г. Киев, Украина,
тел.: +38044-285-54-53, e-mail: nbg@nbg.kiev.ua*

СОВРЕМЕННЫЕ МИРОВЫЕ ДОСТИЖЕНИЯ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПО АЛЛЕЛОПАТИИ

Проанализировано концепции, методологические представления, гипотезы, возникшие в трудах по аллелопатии в последние годы прошлого – в начале этого столетия. Сделано обзор новейших исследований о значении аллелопатически активных растений и аллелохимикалий в синэкологических процессах.

Ключевые слова: *аллелопатия, синэкология, аллелохимикалии, модельное исследование, микросимбионты, продукт обмена веществ.*

УДК 581.524.13

В. П. Грахов
О. І. Дзюба
Н. Е. Елланська
Н. В. Заїменко
Н. А. Павлюченко
І. П. Харитоновна

канд. біол. наук, стар. науч. співр.
канд. біол. наук, стар. науч. співр.
канд. біол. наук, стар. науч. співр.
д-р біол. наук, проф.
канд. біол. наук, стар. науч. співр.
канд. біол. наук, стар. науч. співр.

*Національний ботанічний сад ім. М. М. Гришка
Національної академії наук України, вул. Тимірязєвська, 1, 01014, м. Київ, Україна,
тел.: +38044-285-54-53, e-mail: nbg@nbg.kiev.ua*

СУЧАСНІ СВІТОВІ ДОСЯГНЕННЯ В ДОСЛІДЖЕННЯХ З АЛЛЕЛОПАТІЇ

Проаналізовано концепції, методологічні уявлення, гіпотези, які виникли в працях із алелопатії в останні роки минулого – на початку цього століття. Оглянуто новітні дослідження щодо значення алелопатично активних рослин й алелохімікалій у синекологічних процесах.

Ключові слова: *алелопатія; синекологія; алелохімікалії; модельне дослідження; микросимбионти; продукт обміну речовин.*

Україна належить до чільних агровиробників європейського континенту (Jaggard et al., 2010), тому дія будь-яких факторів, які впливають на врожай культурних рослин, може стосуватися не тільки природних, але й резонувати на суспільно-економічні явища. У сучасному рослинництві важливого значення набув

алелопатичний вплив, адже велика частина господарсько перспективних видів рослин через свої виділення погіршують можливості агроценозу, насамперед едафотопу, щодо формування врожаю. Можна очікувати, що алелопатичні явища сьогодні привертають до себе увагу з погляду як теорії, так і суб'єктів, зацікавлених у рослинницькому виробництві.

Явище опосередкованих речовинами взаємодій між рослинами впродовж тривалого часу викликало в науковців як просто пізнавальний, так і землеробський інтерес. Кількість нових вітчизняних дисертацій (Yefremova, 2007; Radioza, 2008; Kirpenko, 2011; Nnatyuk, 2012; Ivanytska, 2012) та значний масив публікацій красномовно свідчить про це. Разом з тим, відсутність україномовного огляду з алелопатії за останні сім років пояснює інтерес у написанні роботи, яка б узагальнювала новітні напрями в цій галузі досліджень.

Термін «алелопатія» з часу його впровадження (Molisch, 1937) так і не набув загально визнаного формулювання і тлумачиться по-різному існуючими школами дослідників, наприклад, як один із позаорганізменних різновидів взаємодій між рослинами (Molisch, 1937; Winter, 1960; Muller, 1970; Stamp, 2003; Gniazdowska and Bogatek, 2005; Allelopathy..., 2006). З іншої точки зору, явище алелопатії правомірно застосовувати і до представників інших таксономічних царств, зокрема тварин (Whittaker and Feeny, 1971; Rice, 1974; Zelikman, 1977). Узагалі ж сьогодні питання щодо участі тварин в алелопатичних явищах залишається відкритим поряд з двома іншими проблемами: по-перше, коректністю включення позитивних взаємодій до кола алелопатичних явищ, по-друге, віднесенням механізмів дії через неспецифічні продукти обміну до цих явищ.

Важливим моментом робіт із теми алелопатії є система визначення основних понять. Наприклад, форми алелопатичної взаємодії, які свого часу розрізнив А. М. Гродзинський (Grodzynskyy, 1983). До того ж часто доводиться стикатися з ототожненням у розумінні механізмів і симптомів, пов'язаних із алелопатичними ефектами, тому варто наголосити на відмінності цих понять. Стисло механізми (табл. 1) можна визначити як процеси, з яких складається відповідь організму на вплив, а симптоми – як прояви, доступні для спостереження.

В деяких випадках симптоми можна назвати характерними для патологічних змін зовнішніми ознаками. Л. К. Поліщук (Polishchuk, 1967) свого часу прокласифікувала ці зміни за чотирма критеріями: власне зовнішніми проявами, масштабністю проявів відносно розмірів рослини, часовою тривалістю та віком рослин. Вважаємо правомірним застосувати до алелопатії з незначними змінами запропонований Л. К. Поліщук перелік зовнішніх проявів, оскільки новіших класифікацій симптомів нам невідомо.

Р. Богатек і А. Гняздовська (Gniazdowska and Bogatek, 2005) налічують п'ять рівнів організації рослин, на яких виявляється дія алелохімікалів: молекулярний, структурний, біохімічний, фізіологічний та екологічний. В статті цих авторів зазначені рівні висвітлюються в зв'язку з алелопатично зумовленими симптомами та механізмами.

Ще одним вартим уваги моментом є те, що алелопатичні взаємодії можуть відбуватися за двома принципами – ресурсним і медіаторним, – так само як численні інші біологічні процеси (Aleksandrov, 1985; Ostroumov, 1986; Begon et al., 1989). Це означає, що алелохімікалій може стимулювати або пригнічувати мішень пропорційно своїй кількості (ресурсний принцип), або ж певний пороговий рівень такої речовини зумовлює запуск тих чи інших процесів у об'єкті мішені (медіаторний принцип).

Застосування належних методичних підходів у пізнанні природних явищ, зокрема алелопатії, дозволяє уникнути їхнього спотвореного розуміння. Алелопатії притаманні власні уявлення та рекомендації щодо організації досліджень, причому чималу частину з цих уявлень було запропоновано за останні роки.

Дж. Л. Харпер (Harper, 1961, 1964) вважав, що такими двома складовими як алелопатія і конкуренція за ресурси формується явище інтерференції між рослинними організмами, і відтак розглядав конкуренцію за ресурси як фізичну

Класифікація механізмів, через які проявляються аселонатичні взаємодії

За E. L. Rice, 1974	За A. M. Гродзинським, 1983	За іншими авторами
1	2	3
На рівні клітини		
1) інгібуювання активності ферментів та вплив на функціональні групи біологічно активних метаболітів	1) активація ферментів шляхом підвищення «жорсткості» їхньої конформації завдяки заміні водневих зв'язків на йонні	
2) зміна проникності мембран	2) зміна процесів АТФ-залежного трансмембранного перенесення електронів, Na ⁺ та K ⁺	
3) зміни в білковому, ліпідному й органічно-кислотному обміні	3) зміна колоїдних властивостей протоплазми та пов'язаної з цим швидкості її руху	
На рівні як клітини, так і організму		
		4) гормональні зміни, здатні активувати/ пригнітити про- або антиоксидантні системи клітин (Musgrave, 1994; Smirnov, 1995).
На рівні організму		
5) пригнічення проліферації і розтягнення клітин	5) зміни процесів проліферації і розтягнення клітин	
	6) зміни в диференціації клітин	
6) зміни в інтенсивності дихання	7) зміни дихання	
7) пригнічення фотосинтезу	8) зміни у фотосинтезі, зокрема в інтенсивностях засвоєння вуглекислого газу, вмісті хлорофілів	
8) зміни величини листкових проліхів	9) зміни в поглинанні води і поживних речовин	
9) зміна проникності мембран		
10) пригнічення росту, індукованого гіберселловою й інोलіцтовою кислотами		
	10) зміни в транспорті води та поживних речовин провідними тканинами	
	11) зміни морфогенезу, в тому числі органогенезу	

Закінчення таблиці

1	2	3
1) пригнічення біосинтезу гемоглобіну в азотфіксувальних організмів, що призводить до переваг рослин, невибагливих до азотного живлення, перед вибагливими	На надорганізмному рівні	
	від інтенсивності проростання органів вегетативного розмноження і насіння залежить 12) вираши/програш рослин в інтерференції між собою	
	13) зниження імунітету рослин	
	14) посилення активності фітопатогенних мікроорганізмів і грибів	
	15) перебіг речовинних відносин між рослинами-паразитами і рослинами-господарями	
	16) імітація опосередкованого речовинами впливу симбіотрофних грибів	

інтерференцію, алелопатію – як хімічну (Harper, 1977). Відділити алелопатичні ефекти від ефектів конкуренції за ресурси за допомогою простих прийомів складно (Harper, 1977; Connell, 1990; Williamson, 1990; Thijs et al., 1994; Weidenhamer, 1996; Nilssen, 2002), що призвело до розробки спеціальних процедур для оцінки внеску в результати досліджень кожного з цих двох факторів. Прикладом таких процедур є фізичне відокремлення коренів рослин-донорів від коренів рослин акцепторів або ж маніпуляції з густиною стояння рослин (Weidenhamer et al., 1989; Nilsson, 1994; Ridenour and Callaway, 2001).

У багатьох статтях обговорюється можливість досягнення алелохімікаліями фітотоксичних концентрацій у польових умовах (Blair et al., 2005; Perry et al., 2005; Quintana et al., 2008; Norton et al., 2008; Tharayil et al., 2008a; Duke et al., 2009), що зумовило питання щодо необхідності неоднаково підходити до ресстрації фактів хімічних взаємодій між рослинами в природних угрупованнях порівняно з агроекосистемами (Weston and Duke, 2003). Зазначений диференційований підхід може сприяти поступу у вивченні алелопатії в природних екосистемах.

Наступною важливою проблемою в сучасній алелопатії є інтерпретація участі властивостей ґрунту як фактора взаємодій між організмами (Tharayil et al., 2008a). Спроба врахування зазначеного фактора мала місце, зокрема, в дослідженні з дублюванням дослідів на піщаній культурі варіантом із культурою без ґрунту (Tharayil et al., 2008b). Цією роботою показано, що в першому з цих двох варіантів повністю зникла летальна фітотоксичність діючої речовини ексудатів волошки *Centaurea diffusa* – гідрохінону.

Іншим вартим уваги питанням є не прямий вплив вторинних фіторметаболітів на рослини, а опосередкований – через середовище зростання (Tharayil, 2009): наприклад, за рахунок погіршення мікоризного мутуалізму (Callaway et al., 2008). Рослини, які здатні засвоювати органічні форми азоту, отримують разом із цими сполуками і високі дози поліфенолів. У ґрунті поліфеноли можуть утворювати комплексні сполуки з білками й амінокислотами, що перешкоджає переходу азоту з органічних до неорганічних форм, а останні є визначальними для існування деяких видів рослин (Joanisse et al., 2009). Швидке проходження реакцій окислення і/або хелатування продуктів вторинного метаболізму рослин сприяє доступності йонів металів для біоти (Tharayil et al., 2008a; 2008b). Низка відомих алелохімікалій подібні за своєю хімічною будовою до поліфенолів як агентів хелатування; у зв'язку з цим такі алелохімікалії можуть викликати токсичні ефекти шляхом переведення йонів металів у форми, недоступні для рослинної метаболізації (Zentmyer, 1944). Взагалі, дослідження Н. Тараїла спрямовуються на вивчення процесу надходження різних сполук із едафотопу до рослин під дією рослинних екзометаболітів.

Окремі автори (Inderjit et al., 2002) переконують у відсутності синергічних закономірностей щодо спільного токсичного впливу певного набору алелохімікалій на рослини. В той же час за даними інших (Tharayil et al., 2008a), одночасна наявність у ґрунті різних токсинів рослинного походження може зумовлювати підвищення персистентності порівняно з тим, якби кожний із них був присутній окремо.

Н. Тараїл (Tharayil, 2009) визначив два механізми дії продуктів вторинного метаболізму на рослини в угрупованнях. У першому з цих механізмів рослини-донори здобувають переваги в засвоєнні хімічних ресурсів; за другим виділення рослин-донорів призводять до отруєння рослин-акцепторів. Авторська інтерпретація цих механізмів через поняття ресурсів ще раз свідчить, що конкуренція за ресурси й алелопатія діють як нерозривно пов'язані між собою явища.

За сучасними уявленнями, однією з причин біотичних стресів рослин є фітотоксичні дози алелохімікалій. Індер'їт (Inderjit, 1995) стверджує, що алелопатичні ефекти «не є незалежними від інших видів стресів». Це положення доводиться автором на прикладі з вивченням фізіологічних і екологічних функцій летких гідрофобних виділень (зокрема α -пінену) деяких вогнетривких видів рослин.

Таким чином, найактуальнішими методологічними питаннями сьогодні є достатність концентрацій для прояву ефектів фітотоксичності у природних екосистемах; залежність надходження алелохімікалій від властивостей ґрунту; розрізнення між прямою й опосередкованою дією алелохімікалій на рослини.

Одержані в ході оригінальних досліджень результати стають вагомими завдяки інтерпретації за допомогою математичного аналізу. Порівняно з ліченими роботами з математичного моделювання алелопатії у водоймах (Jonsson et al., 2009; Roy, 2009; Pal et al., 2009) аналогічні роботи, пов'язані з суходолом, значно чисельніші.

Варто констатувати інтерес до багатофакторного моделювання в алелопатії, зокрема на основі лог-логістичної моделі (Finney, 1978; Streibig, 1988), зокрема видозміненої (Brain and Cousens, 1989). Поєднання зазначеної моделі з низкою прийомів математичного аналізу: 1) «концепцією паралельних ліній – порівняння за ED_{50} ¹»; 2) «зміщенням непаралельних ліній – порівняння спадних ділянок В у функцій»; 3) «кривими ефекту відповіді на дозу залежно від ходу часу»), а також аналізом цих функцій за точками екстремумів, дало змогу описати більшість зі спостережених ефектів відповіді на дозу. Завдяки цьому дослідники (Belz et al., 2005) змогли пов'язати ефект фітотоксичності з таким параметром як доза.

Сьогодні до наукового вжитку ввійшов термін «гормезис» (Гормезис; Calabrese and Baldwin, 2003), яким позначається явище, раніше відоме як двофазна відповідь об'єкта на вплив фактора (Aleksandrov, 1980). Нині не встановлено причин гормезису. Це спонукає до ретельних вивчень фізіологічних, біохімічних і молекулярних механізмів, які його обумовлюють (Cedergreen et al., 2007; Bais et al., 2010). Деякі автори не виключають того, що ефект гормезису виникає винятково в разі напруженої дії екстремальних умов (Calabrese and Blain, 2005; Duke et al., 2007). Явище гормезису часто стосується алелопатичних ефектів. Це підтверджується роботами Індер'їта зі співавт. (модель із різними рівнями доз *n*-гідроксибензойної, *n*-кумарової та ферулової кислот) (Inderjit et al., 2002) та Ліу зі співавт. (алелопатична дія в ролі обмежувачого фактора) (Liu et al., 2011). Оглядові статті з гормезису в алелопатії належать Н. Седергрін зі співавт. (Cedergrenn et al., 2005) та С. О. Д'юкові зі співавт. (Duke et al., 2006).

В справі розробки власне математичних процедур обробки результатів алелопатичних спостережень і дослідів провідне місце посідають Д. Дж. Фінні (Finney, 1978), колектив науковців на чолі з Де Лі Ліу (Liu et al., 2005) та низка інших дослідників.

В працях із алелопатії завжди фігурували поняття рослин-акцепторів і донорів алелохімікалій. Цілеспрямоване вивчення алелопатичного донорства останнім часом стосувалося таких видів як *Lycopersicon esculentum*, *Casuarinia equisetifolia*, *Bidens pilosa*, *Eucalyptus citriodora* й *Ageratum conyzoides* (Shiming, 2005). Також було різносторонньо досліджено момілактон Б з культурального розчину сіянців рису (Kato-Noguchi et al., 2002).

Алелопатичні взаємодії є важливим засобом для прояву домінування деяких видів. За Ч. Е. Мітчелом й А. Д. Пауером (Mitchell and Power, 2006), екзотичні види, поширюючись у нові місцезростання, можуть набувати більшої агресивності порівняно з тим, коли вони зростають за природних для них умов. У ролі системи «домінантний+підпорядкований вид» були залучені такі моделі: мох *Rhynchostregium pallidifolium*+крес-салат *Lepidium sativum* (Kato-Noguchi and Seki, 2010); костриця волотиста *Festuca paniculata*+грязиця збірна *Dactylis glomerata* або стоколос прямий *Bromus erectus* (Viard-Crétat et al., 2009). З'ясування механізмів цього явища обумовлюється завданням розв'язання проблеми, поширеної в місцезростаннях в різних частинах світу: небажаного завоювання домінантного положення інвазивними

¹ ED_{50} – ефект у відповідь на дозу в 50 % випадків.

інтродуцентами відносно аборигенної флори. Існує думка, що недостатнє розуміння цих механізмів спонукає до проведення невиправданих заходів, а це пов'язано зі значними фінансовими витратами: скажімо, для контролювання забур'яненості фаллопіями в Об'єднаному Королівстві було спрямовано 1,6 млрд. фунтів, що не виправдало очікуваних результатів (Kabat et al., 2006).

Дослідження загрозливих інвазивних інтродуцентів проводилися на шести занесених до Європи видів різнотрав'я на фоні з шістьма аборигенними видами різнотрав'я і шістьма видами тонконогових (Scharfy et al., 2001), а крім того на декількох видах фаллопій (Murrell et al., 2011); очерету *Phragmites australis* в східній частині США (Rudrappa et al., 2007; Vains et al., 2009); європейського виду кінського часнику черешкового *Alliaria pettiolata*, здатного до серйозного перетворення видової структури північноамериканських лісів (Stinson et al., 2006); загрозливої для Пн. Америки волошки чоловічої *Centaurea stoebe* = *Centaurea masculosa* (Blair et al., 2005; Duke et al., 2009).

Висловлено думку, що пригнічення місцевої рослинності може підтримуватися з-поміж інших механізмів також алелопатичними процесами: наприклад, виснаженням ґрунту на гриби арбускулярної мікоризи, що відіграють роль мікросимбіонтів аборигенних рослин (Vogelsang et al., 2004; Stinson et al., 2006), а також гіпотеза «нової хімічної зброї» (Callaway and Ridenour, 2004). Гіпотеза полягає в тому, що фітотоксичні ексудати надають інвазивній флорі конкурентної переваги в «окупованому» місцезростанні. В той же час у рослин-співжителів із нативних місцезростань виробилась толерантність до цих колінів (Vivanco et al., 2004; He et al., 2009; Rudrappa et al., 2009).

У багатьох публікаціях як фітотоксин волошки згадується катехін, а *Phragmites australis* – мезоксалева (диоксималонова) кислота. Припускається, що вона виробляється внаслідок фотодеструкції галової кислоти. Виникає каскад складових процесів загибелі клітини, подібний до раніше запропонованого для галової кислоти (Rudrappa et al., 2007). Інвазія волошки з Європи до Північної Америки в останнє десятиліття вважалася проблемою. Про це, зокрема, свідчать роботи, в яких вивчено механізм дії катехіну, в тому числі в рослинному організмі (Bais et al., 2003; Weir et al., 2003; Prithiviraj et al., 2007; Chobot et al., 2009). С. О. Дюком зі співавт. (Duke et al., 2009) доведено однаковий рівень фітотоксичності для (+)- і (-)-ізомерів катехіну. Разом із тим було виявлено, що використана (Bais et al., 2003) у ході дослідів концентрація (-)-катехіну на рівні 100 мг/л, практично недосяжна в природних ґрунтових умовах (Blair et al., 2005; 2006). Загалом, одні автори (Blair et al., 2005; 2006; Duke et al., 2009a; 2009b) дотримуються точки зору про нездатність, а інші (Bais et al., 2003; Inderjit et al., 2008; Perry et al., 2005; 2007; Pollock et al., 2009; Ridenour et al., 2008; Weir et al., 2006; Thiedwasser et al., 2009) навпаки стверджують здатність катехіну набувати фітотоксичності в природних умовах ґрунту. Юглону та ще деяким хінонам властиво бути так званою ланкою, що переносить заряд (Petrova et al., 1990; Bertin et al., 2003). Нещодавні електрохімічні вивчення (Chobot et al., 2009) засвідчили наявність цієї ж властивості в катехіну. Саме здатність до перенесення заряду й обумовлює фізіологічну активність цих речовин. Аргументуючи глибше свої дослідження, група на чолі з В. Чоботом (Chobot et al., 2009) інтерпретує фізіологічне функціонування катехіну в світлі окисно-відновних процесів, які розгортаються в рослинному організмі. З експериментів Г. П. Баїса зі співавт. (Bais et al., 2010) стало відомо, що відносно арабідопсису токсичнішим є саме (-)-, а не (+)-енантіомер катехіну; з точки зору дослідників, горметична відповідь не пов'язана з ауксиновим обміном у цього виду. В свою чергу, Б. Прітивірай зі співавт. (Prithiviraj et al., 2009) свідчать про те, що обробки рослин суб-мінімально пригнічувальною концентрацією (0,3-10·10⁻³ ‰) суміші (+/-)-енантіомерів цієї речовини порівняно з контролем не викликали достовірних змін у рослинах.

Нещодавні вивчення розширюють попередні уявлення (Rice, 1974; Grodzynskyu, 1983) про властивість едафотопу, насамперед, ґрунтової біоти (Zhu et al., 2011), зокрема вільноживучої мікрофлори (Kaur et al., 2009) та мікоризних грибів (Malinowski and Belesky, 2000) змінювати ефекти, спричинювані органічними речовинами рослинного походження. На прикладі алелопатично найактивніших речовин, які походять з *Eupatorium adenophorum*, (9-кето-10,11-дегідроагеафорон та 9b-дегідроксиагеафорон) (Yang et al., 2006; 2008)) показано негативну дію стерилізації ґрунту на ліквідацію його фітотоксичності для *Brassica rapa* як тест-об'єкту. Попри здатність як вічнозеленого, так і листопадного широколистяного лісу до ліквідації цієї фітотоксичності в першому з них вона проходила сильніше. Цікаво, що змиви з *E. adenophorum* стимулювали ріст мікрофлори ґрунту, відібраного з дорожнього узбіччя. Матеріали дослідження з *E. adenophorum* порівнюються з подібними результатами, описаними для вторинних метаболітів із *Alliaria petiolata* (Barto and Cipollini, 2009), м-тирозину (Bertin et al., 2009; Kaur et al., 2009), фенольних речовин (Zhang et al., 2010), сорголеону (Gimsing et al., 2009).

Об'єднаним німецько-індійським дослідницьким колективом (Kaur et al., 2009) започатковано вивчення ролі фактора температури (в діапазоні від 22 до 30 °C) на деградації м-тирозину – припускається, що його високі рівні спричиняють алелопатичні ефекти. З точки зору авторів, температурно-залежна деградація може бути немікробною, мікробною і ризосферо-специфічною (під рослинами бамбука). Рослини не виділяють м-тирозину в кількостях, достатніх для індукції фітотоксичних ефектів, у той же час ґрунтова мікрофлора, діючи як головний стік, запобігає накопиченню рослинних екзометаболітів до фітотоксичних рівнів.

Холодостійкі трави, в певному відомому з результатів досліджень діапазоні, пристосовуються до різних біотичних і абіотичних стресів завдяки колонізації ендofітною мікрофлорою. Незначна вивченість механізмів цього пристосування спонукала польських вчених (Malinowski and Belesky, 2000) описати два пристосувальні механізми на прикладі з кострицею тростинною *Festuca arundinacea* Schreb. Перший – це морфологічні зміни: стоншення діаметру коренів та подовження кореневих волосків. Другий – хімічні зміни в зоні ризосфери завдяки виділенню коренями похідних фенолу. Фенольним кореневим ексудатам властиво утворювати хелатні сполуки з алюмінієм, в даному разі на поверхні коренів костриці тростинної, зараженої ендofітною мікрофлорою. Автори вважають, що це запобігає осадженню алюмінієм фосфору, даючи рослинам переваги за умов нестачі останнього.

Поряд із вологістю ґрунту (Blair et al., 2006), присутністю і складом гумусу, здатного адсорбувати алелохімікалії (Schmidt and Ley, 1999), мікробоценоз постає також як важливий едафічний фактор у розгортанні алелопатичних ефектів. Іноді мікоризні гриби розглядаються не більше як мішень дії алелохімікаліїв (Stinson et al., 2006; Wolfe et al., 2008). Натомість існує погляд, що спільна мережа мікоризи (СММ) виконує функцію каналу, яким переносяться алелохімічні агенти (Barto et al., 2011). Це сприяє розширенню зони біоактивної дії цих речовин. СММ може бути представлена як арбускулярною мікоризою, так і ектомікоризними грибами, що вступають у біотичну взаємодію одночасно з багатьма рослинами різних видів. Передумовами для цього є невисока специфічність мікросимбіонтів щодо рослин-партнерів, поєднана з можливістю виникнення анастомозів на перетинах гіфів грибів-представників одного виду. СММ зв'язує рослини різних видів у єдине рослинне угруповання (Simard and Durall, 2004; Giovannetti et al., 2004), що не властиво існуючій у ґрунті розгалуженій системі сапротрофних грибів і нитчастих бактерій (Tate, 1995). СММ дає змогу переміщуватись не тільки воді, але й поживним і сигнальним речовинам (Querejeta, 2003; Allen, 2007; Gyuricza et al., 2010). Частина речовин-сигналів забезпечує реалізацію захисних реакцій рослин (Song et al., 2010). Порівняно з ґрунтовою товщею СММ пришвидшує перенесення органічних речовин – зменшується їхній контакт із ґрунтовою мікрофлорою, що пригнічує мікробну

деградацію сполук (Tate, 1995), відтак втрачається менше речовин на шляху від донорів до реципієнтів. Зазначений ефект досягається зниженням кривизни траєкторії міграції речовин (Hillel, 1998), а також рухом цитоплазми, здатним на декілька порядків прискорити обмін речовин як на поверхні (Allen, 1998), так і всередині гіфів (Giovannetti et al., 1999). Прагнення перевірки цих положень сприяло розробці імітаційної моделі (Barto et al., 2011). В ґрунт уводили спеціальну сталеву пластинку, яка обмежувала поширення мікоризи, та, разом із тим, не перешкождала руху ґрунтового розчину. Експеримент засвідчив стримування сталеву пластинкою процесу переміщення алелохімікалів через СММ. Цей факт задіяно для пояснення негативних результатів із відтворення алелопатичних ефектів у численних більш ранніх дослідах, які проводилися з ґрунтовым матриксом. Ефекти взаємодії між рослинами, колонізованими мікоризою розширено наступними аргументами: 1) втратою поживних речовин із ґрунту, збагаченого СММ; 2) зменшенням потенціалу інокулюму мікоризи; 3) безпосереднім впливом СММ на досліджувані рослини; 4) покращенням перенесення алелохімікалій іншими нитчастими мікроорганізмами окрім СММ; 5) можливістю зміни структури ґрунту завдяки СММ, що інтенсифікує потік розчинених у ґрунтовому розчині речовин. Волошка чоловіча (*C. masculosa*), ймовірно завдяки корневим виділенням, відтісняє деякі види грибів, не тільки від себе, але й від свого рослинного оточення. За допомогою цього припущення Е.К.Барто зі співавт. обґрунтовують здатність СММ до структурування багатовидових фітоценозів. Нарешті, сформульовано цікаві для дослідження в майбутньому питання стосовно СММ: 1) локалізація алелохімікалій під час перенесення СММ: біля поверхні чи всередині гіфів? 2) інтенсивність поширення алелохімікалій; 3) кількісна оцінка безпосереднього пригнічення росту грибних гіфів алелохімікаліями; 4) вплив власне СММ на немікоризну мікрофлору та рослин-акцепторів (Barto et al., 2011).

ВИСНОВКИ

Світовою наукою до цього часу нагромаджено багато публікацій, які присвячені алелопатії та слугують основою для формулювання основних понять цієї теми: предмету алелопатії, її форм, механізмів, симптомів, а також окремих поглядів на це явище. В основу визначення цих понять в даній роботі, насамперед, було покладено метод порівнянь.

У вивченнях із алелопатії найважливіші методичні здобутки останнього десятиліття стосуються питань 1) достатності концентрацій алелохімікалій для прояву ефектів фітотоксичності у природних екосистемах; 2) впливу ґрунту на ці хімічні агенти; 3) проблеми конкретизації прямого й опосередкованого впливу алелохімікалій на міжорганізмні взаємодії; 4) взаємодія алелохімікалів із іншими факторами середовища.

Можна стверджувати, що серед дослідників дедалі більше утверджується уявлення про присутність горметичних закономірностей в алелопатичних ефектах; до того ж підходи до математичного аналізу алелопатичних явищ протягом останніх років збагатилися 1) моделлю Ен-Джонсона-Ловетта, яка була модифікована за допомогою введення в неї обмежуючого екологічного фактора та сигмоїдальних рівнянь; 2) розрізненням синергічного й антагоністичного принципів співдії алелохімікалій; 3) новими методиками, призначеними для того, щоб у явищі інтерференції між рослинами відділити конкуренцію за ресурси від алелопатичних взаємодій.

В аналізі міжорганізмних хімічних взаємодій, так само як і раніше, вагоме місце посідають дослідження щодо: 1) виділень алелохімікалій рослинами-донорами; 2) алелопатичні механізми ценотичних взаємовідносин, зокрема в рослинних угрупованнях у зв'язку з поширенням інвазивних видів; 3) участі мікробних

угруповань і мікоризи, а також ґрунту (як середовища життя коренів і ґрунтових організмів) у поширенні та модифікації дії алелохімікалій.

Таким чином, ми спробували висвітлити сучасні системи понятійних і методологічних уявлень в алелопатії, зокрема задіювані нею методи математичного аналізу, а також розкрити місце алелопатії у вивченнях синекологічних відносин. Разом із цим питання до статті не ввійшов пласт питань, пов'язаних з сучасними дослідженнями аутоекологічних особливостей розвитку алелопатичних явищ, адаптації рослин до алелохімічного стресу, а також зв'язку алелопатичних досліджень із прикладними розробками. Це коло тем ми плануємо розглянути в окремій роботі.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Aleksandrov, V. Y., 1985.** Reaktivnost kletok i belki [Cell reactivity and proteins]. Nauka, Leningrad (in Russian).
- Allelopathy: a physiological process with ecological implications, 2006.** Edited by M. J. R. Reigosa, N. Pedrol and L. González. Springer, Dordrecht (Netherlands). 635 p.
- Allen, M. F., 1996.** The ecology of arbuscular mycorrhizas: a look back into the 20th century and a peek into the 21st. *Mycological Research*. 100, 769–782.
- Allen, M. F., 2007.** Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal*. 6, 291–297.
- Bains, G., Kumar, A. S., Rudrappa, T., Alff, E., Hanson, T. E., Bais, T. E., 2009.** Native plant and microbial contributions to a negative plant-plant interaction. *Plant Physiology*. 151, 2145–2151.
- Barto, E. K., Cipollini, D., 2009.** Half-lives and field-soil concentrations of *Alliaria petiolata* secondary metabolites. *Chemosphere*. 76, 71–75.
- Barto, E. K., Hilker, M., Müller, F., Mohny, B. K., Weidenhamer, J. D., Rillig, M. C., 2011.** The fungal fast lane: Common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils. *PLoS ONE*. 6(11). Article No: e27195.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R., 1986.** *Ekologiya: Osobi, populatsii i soobshchestva* [Ecology: Individuals, Populations and Communities]. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 876 p (in Russian).
- Belz, R. G., Hurle, K., Duke, S. O., 2005.** Dose-response – a challenge for allelopathy? *Nonlinearity in Biology, Toxicology, and Medicine*. 3, 173–211.
- Bertin, C., Harmon, R., Akaogi, M., Weidenhamer, J. D., Weston, L. A., 2009.** Assessment of the phytotoxic potential of myrosinase in laboratory soil bioassays. *Journal of Chemical Ecology*. 35, 1288–1294.
- Bertin, C., Yang, X. H., Weston, L. A., 2003.** The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*. 256, 67–83.
- Blair, A. C., Nissen, S. J., Brunk, G. R., Hufbauer, R. A., 2006.** A lack of evidence for an ecological role of the putative allelochemical (+/–)-catechin in spotted knapweed invasion success. *Journal of Chemical Ecology*. 32, 2327–2331.
- Blair, A. C., Hanson, B. D., Brunk, G. R., Marrs, R. A., Westra, P., Nissen, S. J., Hufbauer, R. A., 2005.** New techniques and findings in the study of a candidate allelochemical implicated in invasion success. *Ecology Letters*. 8, 1039–1047.
- Brain, P., Cousens, R., 1989.** An equation to describe dose responses where there is stimulation of growth at low doses. *Weed Research*. 29, 93–96.
- Calabrese, E. J., Baldwin, L. A., 2003.** Hormesis at the National Toxicology Program (NTP): Evidence of hormetic dose responses in NTP dose-range studies. *Nonlinearity in Biology, Toxicology, and Medicine*. 1(4), 455–467.
- Calabrese, E. J., Blain, R., 2005.** The occurrence of hormetic dose responses in the toxicological literature, the hormesis database: an overview. *Toxicology and Applied Pharmacology*. 202, 289–301.
- Callaway, R. M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G. C., Hallett, S. G., Prati, D., Stinson, K., Klironomos, J., 2008.** Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*. 89(4), 1043–1055.
- Callaway, R. M., Ridenour, W. M., 2004.** Novel weapon invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers of Ecology and the Environment*. 2, 436–443.
- Cedergreen, N., Ritz, C., Streibig, J. C., 2005.** Improved empirical models describing hormesis. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 24(12), 3166–3172.
- Cedergreen, N., Streibig, J. C., Per, Kudsk, Mathiassen, S. K., Duke, S. O., 2007.** The

- occurrence of hormesis in plants and algae. *Dose Response*. 5, 150–162.
- Chobot, V., Huber, C., Trettenhahn, G., Hadacek, F., 2009.** (±)-Catechin: Chemical Weapon, Antioxidant, or Stress Regulator? *Journal of Chemical Ecology*. 35, 980–996.
- Connell, J. K., 1990.** Apparent versus ‘real’ competition in plants. Perspectives on plant competition. Edited by J. Grace and D. Tilman. Academic Press, San Diego, CA. 9–26.
- Duke, S. O., Blair, A. C., Dayan, F. E., Johnson, R. D., Meepagala, K. M., Cook, D., Bajsa, J., 2009.** Is (-)-catechin a novel weapon of spotted knapweed (*Centaurea stoebe*)? *Journal of Chemical Ecology*. 35(2), 141–153.
- Duke, S. O., Cedegreen, N., Velini, E. D., Belz, R. G., 2006.** Hormesis: Is it an important factor in herbicide use and allelopathy? *Outlooks on Pest Management*. 17, 29–33.
- Finney, D. J., 1978.** Statistical method of biological assay. Charles Griffin, London.
- Gimsing, A. L., Baelum, J., Dayan, F. E., Locke, M. A., Sejerø, L. H., Jacobsen, C. S., 2009.** Mineralization of the allelochemical sorgoleone in soil. *Chemosphere*. 76(8), 1041–1047.
- Giovannetti, M., Azzolini, D., Citernes, A. S., 1999.** Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied and Environmental Microbiology*. 65, 5571–5575.
- Giovannetti, M., Sbrana, C., Avio, L., Strani, P., 2004.** Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist*. 164, 175–181.
- Gniazdowska, A., Bogatek, R., 2005.** Allelopathic interactions between plants. Multi site action of allelochemicals. *Acta Physiologiae Plantarum*. 27(3B), 395–407.
- Grodzynskyy, A. M., 1973.** Osnovy khimichnoi vzaemodii roslin [Fundamentals of Chemical Interaction between Plants]. Naukova Dumka, Kyiv (in Ukrainian).
- Gyuricza, V., Thiry, Y., Wannijn, J., Declerck, S., de Boulois, H. D., 2010.** Radiocesium transfer between *Medicago truncatula* plants via a common mycorrhizal network. *Environmental Microbiology*. 12, 2180–2189.
- Harper, J. L., 1961.** Approaches to the study of plant competition. Mechanisms in Biological Competition, Symp. Soc. Exp. Biology. Edited by F. L. Milthorp. Cambridge University Press, London. 15, 1–39.
- Harper, J. L., 1964.** The nature and consequence of interference among plants. Proceedings 11th International Conference of Genetics. 465–481.
- Harper, J. L., 1977.** Population Biology of Plants. Academic Press, New York. 892 p.
- He, W. M., Feng, Y. M., Ridenour, W. M., Thelen, G. C., Pollock, J. L., Diaconu, A., Callaway, R. M., 2009.** Novel weapons and invasion: biogeographic differences in the competitive effects of *Centaurea maculosa* and its root exudate (+/-)-catechin. *Oecologia*. 159(4), 803–815.
- Hillel, D., 1998.** Environmental soil physics. Academic Press, London. 771 p.
- Hnatyuk, N. O., 2012.** Alelopatichni vlastyvoli aromatychnykh roslin vydiv *Monarda didyma* L., *Dracocephalum moldavicum* L., *Hyssopus officinalis* L. [Allelopathic properties of the aromatic plants of *Monarda didyma* L., *Dracocephalum moldavicum* L., *Hyssopus officinalis* L.]. The dissertation abstract on competition of a scientific degree of cand. biol. sci.: speciality: 03.00.16 Ecology. Kyiv (in Ukrainian).
- Inderjit, Seastedt, T. R., Callaway, R. M., Pollock, J. L., Kaur, J., 2008.** Allelopathy and plant invasions: traditional, congeneric and biogeographical approaches. *Biological Invasions*. 10, 875–890.
- Inderjit, Streibig, J. C., Olofsdotter, M., 2002.** Joint action of phenolic acid mixtures and its significance in allelopathy research. *Physiologia Plantarum*. 114(3), 422–428.
- Ivanytska, B. O., 2012.** Autekologichni osoblyvosti rozvytku roslin vydiv rodyny *Araceae* Juss. ex situ [Autecological properties of development of plants, belonging to *Araceae* Juss. ex situ]. The dissertation abstract on competition of a scientific degree of cand. biol. sci.: speciality: 03.00.16 Ecology. Kyiv (in Ukrainian).
- Jaggard, K. W., Qi, A., Ober, E. S., 2010.** Possible changes to arable crop yields by 2050. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B: Biological Sciences*. 365, 2835–2851.
- Joanisse, G. D., Bradley, R. L., Preston, C. M., Bending, G. D., 2009.** Sequestration of soil nitrogen as tannin-protein complexes may improve the competitive ability of sheep laurel (*Kalmia angustifolia*) relative to black spruce (*Picea mariana*). *New Phytologist*. 181(1), 187–198.
- Jonsson, P. R., Pavia, H., Toth, G., 2009.** Formation of harmful algal blooms cannot be explained by allelopathic interactions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A. 106(27), 11177–11182.
- Kabat, T. J., Stewart, G., Pullin, A. S., 2006.** Are Japanese knotweed (*Fallopia japonica*) control and eradication interventions effective?: Systematic Review No. 21. Centre

for Evidence-Based Conservation, Birmingham, UK.

Kato-Noguchi, H., Ino, T., Sata, N., Yamamura, S., 2002. Isolation and identification of a potent allelopathic substance in rice root exudates. *Physiologia Plantarum*. 115(3), 401–405.

Kato-Noguchi, H., Seki, T., 2010. Allelopathy of the moss *Rhynchostegium pallidifolium* and 3-hydroxy- β -ionone. *Plant Signaling and Behavior*. 5(6), 702–704.

Kaur, H., Kaur, R., Kaur, S., Baldwin, I. T., Inderjit, 2009. Taking ecological function seriously: Soil microbial communities can obviate allelopathic effects of released metabolites. *PLoS ONE*. 4(3). Article No: e4700.

Kirpenko, N. I., 2011. Mekhanizmy biotychnoho vzaemovplyvu prysnovodnykh mikrovodorostei [Mechanisms of biotic cross-influence between freshwater algae]. The dissertation abstract on competition of a scientific degree of doc. biol. sci.: speciality: 03.00.17 Hydrology. Kyiv (in Ukrainian).

Liu, D. L., An, M., Johnson, I. R., Lovett, J. V., 2005. Mathematical modelling of allelopathy: IV. Assessment of contributions of competition and allelopathy to interference by barley. *Nonlinearity in Biology, Toxicology, and Medicine*. 3, 213–224.

Liu, Y., Chen, X., Duan, S., Feng, Y., An, M., 2011. Mathematical modeling of plant allelopathic hormesis based on ecological-limiting-factor models. *Dose Response*. 9, 117–129.

Malinowski, D. P., Belesky, D. P., 2000. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses mechanisms of drought and mineral stress tolerance. *Crop Science*. 40, 923–940.

Mitchell, C. E., Power, A. G., 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*. 421, 625–627.

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

Muller, C. H., 1970. Phytotoxins as plant habitats variables. *Recent Advances in Phytochemistry*. 3, 106–121.

Murrell, C., Gerber, E., Krebs, C., Parepa, M., Schaffner, U., Bossdorf, O., 2011. Invasive knotweed affects native plants through allelopathy. *American Journal of Botany*. 98(1), 38–43.

Musgrave, M. E., 1994. Cytokinins and oxidative processes. *Cytokinins: Chemistry, activity, and function*. Edited by D. W. S. Mok and M. C. Mok. CRC Press, Inc., Boca Raton, FL. 167–178.

Nilsen, E. T., 2002. Ecological relevance of allelopathy: some considerations related to Mediterranean, subtropical, temperate, and boreal forest shrubs. *Chemical ecology of plants: allelopathy in aquatic and terrestrial ecosystems*. Edited by Inderjit, A. U. Mallik. Birkhäuser Verlag, Switzerland. 109–129.

Nilsson, M.-C., 1994. Separation of allelopathy and resource competition by the dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. *Oecologia*. 98, 1–7.

Norton, A. P., Blair, A. C., Hardin, J. G., Nissen, S. J., Brunk, G. R., 2008. Herbivory and novel weapons: no evidence for enhanced competitive ability or allelopathy induction of *Centaurea diffusa* by biological controls. *Biological Invasions*. 10, 79–88.

Ostroumov, S. A., 1986. Vvedenie v biokhimeskuiu ekologiiu [Introduction in Biochemical Ecology]. Publishing House MSU, Moscow (in Russian).

Pal, R., Basu, D., Banerjee, M., 2009. Modelling of phytoplankton allelopathy with Monod-Haldane-type functional response – a mathematical study. *Biosystems*. 95(3), 243–253.

Perry, L. G., Johnson, C., Alford, E. R., Vivanco, J. M., Pasche, M. W., 2005. Screening of grassland plants for restoration after spotted knapweed invasion. *Restoration Ecology*. 13, 725–735.

Perry, L. G., Thelen, G. C., Ridenour, W. M., Callaway, R. M., Pasche, M. W., Vivanco, J. M., 2007. Concentrations of the allelochemical (+/-)-catechin in *Centaurea maculosa* soils. *Journal of Chemical Ecology*. 33, 2337–2344.

Petrova, S. A., Kolodyazhny, M. V., Ksenzhek, O. S., 1990. Electrochemical properties of some naturally-occurring quinones. *Journal of Electroanalytical Chemistry*. 277, 189–196.

Polishchuk, L. K., 1967. Patolohichna fiziologhiia roslin z osnovamy imunitetu [Plant Pathological Physiology with the Bases of Immunity]. Kyiv University, Kyiv (in Ukrainian).

Pollock, J. L., Callaway, R. M., Thelen, G. C., Holben, W. E., 2007. Catechin-metal interactions as a mechanism for conditional allelopathy by the invasive plant. *Journal of Chemical Ecology*. 97, 1234–1242.

Prithiviraj, B., Perry, L. G., Badri, D. V., Vivanco, J. M., 2007. Chemical facilitation and induced pathogen resistance mediated by a root-secreted phytotoxin. *New Phytologist*. 173, 852–860.

Querejeta, J. I., 2003. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal

symbionts during severe soil drying. *Oecologia*. 134, 55–64.

Quintana, N., Weir, T. L., Du, J., Broeckling, C. D., Rieder, J. P., Stermitz, F. R., Paschke, M. W., Vivanco, J. M., 2008. Phytotoxic polyacetylenes from roots of Russian knapweed (*Acroptilon repens* (L.) DC.). *Phytochemistry*. 69(14), 2572–2578.

Radioza, S. A., 2008. Ahroekolohichni ta alelopatychni vlastyvoli roslin rodu *Calendula* L. [Agroecological and allelopathic properties of plants of *Calendula* L. genus]. The dissertation abstract on competition of a scientific degree of cand. biol. sci.: speciality: 03.00.16 Ecology. Kyiv (in Ukrainian).

Rice, E. L., 1974. Allelopathy. Academic Press, New York-San Francisco-London. 353 p.

Ridenour, W. M., Callaway, R. M., 2001. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*. 126, 444–450.

Ridenour, W. M., Vivanco, J. M., Feng, Y. L., Horiuchi, J., Callaway, R. M., 2008. No evidence for trade-offs: *Centaurea* plants from America are better competitors and defenders. *Ecological Monographs*. 78, 369–386.

Roy, S., 2009. The coevolution of two phytoplankton species on a single resource: allelopathy as a pseudo-mixotrophy. *Theoretical Population Biology*. 75(1), 68–75.

Rudrappa, T., Bonsall, J., Gallagher, J. L., Seliskar, D. M., Bais, H. P., 2007. Root-secreted allelochemical in the noxious weed *Phragmites australis* deploys a reactive oxygen species response and microtubule assembly disruption to execute rhizotoxicity. *Journal of Chemical Ecology*. 33(10), 1898–1918.

Rudrappa, T., Choi, Y. S., Levia, D. F., Legates, D. R., Lee, K. H., Bais, H. P., 2009. *Phragmites australis* root secreted phytotoxin undergoes photo-degradation to execute severe phytotoxicity. *Plant Signaling and Behavior*. 4(6), 506–513.

Scharfy, D., Funk, A., Venterink, H. O., Güsewell, S., 2011. Invasive forbs differ functionally from native graminoids, but are similar to native forbs. *New Phytologist*. 189(3), 818–828.

Schmidt, S. K., Ley, R. E., 1999. Microbial competition and soil structure limit the expression of allelopathy. *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions*. Edited by Inderjit, D.M.M.Dakshini and C.L.Foy. CRC Press, Boca Raton, FL. 339–351.

Shiming, L., 2005. Allelopathy in South China agroecosystems. *Proceedings and Selected Papers of the 4th World Congress on Allelopathy "Establishing the Scientific Base"*.

Simard, S. W., Durall, D. M., 2004. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany=Revue Canadienne de Botanique*. 82, 1140–1165.

Smirnov, N., 1995. Antioxidant systems and plant response to the environment. BIOS Scientific Publishers, Oxford, UK.

Song, Y. Y., Zeng, R. S., Xu, J. F., Li, J., Shen, X., 2010. Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks. *PLoS ONE*. 5. Article No: e13324.

Stamp, N., 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology*. 78(1), 23–55.

Stinson, K. A., Campbell, S. A., Powell, J. R., Wolfe, B. E., Callaway, R. M., Thelen, G. C., Hallett, S. G., Prati, D., Klironomos, J. N., 2006. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*. 4(5). Article No: e140.

Stinson, K. A., Campbell, S. A., Powell, J. R., Wolfe, B. E., Callaway, R. M., 2006. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*. 4, 0727–0731.

Streibig, J. C., 1988. Herbicide bioassay. *Weed Research*. 28, 479–484.

Tate, R. L., 1995. *Soil Microbiology*. John Wiley & Sons, Inc, New York. 398 p.

Tharayil, N., 2009. To survive or to slay. *Plant Signaling and Behavior*. 4(7), 580–583.

Tharayil, N., Bhowmik, P. C., Alpert, P., Walker, E., Amarasiriwardena, D., Xing, B., 2008b. Dual purpose secondary compounds: Phytotoxins of *Centaurea diffusa* also facilitates nutrient uptake. *New Phytologist*. 181, 424–434.

Tharayil, N., Bhowmik, P. C., Xing, B., 2008a. Bioavailability of allelochemicals as affected by companion compounds in soil matrices. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 56, 3706–3713.

Thijs, H., Shann, J. R., Weidenhamer, J. D., 1994. The effect of phytotoxins on competitive outcome in a model system. *Ecology*. 75, 1959–1964.

Triebwasser, D., Tharayil, N., Callaway, R. M., 2009. Diurnal rhythm of catechin exudation by an invasive plant – spotted knapweed (*Centaurea masculosa*). *Weed Science Society of America Meeting*.

Viard-Crétat, F., Gallet, C., Lefebvre, M., Lavorel, S., 2009. A leachate a day keeps the seedlings away: mowing and the inhibitory effects of *Festuca paniculata* in subalpine grasslands. *Annals of Botany*. 103, 1271–1278.

- Vivanco, J. M., Bais, H. P., Stermitz, F. R., Thelen, G. C., Callaway, R. M., 2004.** Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*. 7, 285–292.
- Vogelsang, K. M., Bever, J. D., Griswold, M., Schultz, P. A., 2004.** The use of mycorrhizal fungi in erosion control applications: Final Report for Caltrans. California Department of Transportation, Sacramento (California). 150 p.
- Weidenhamer, J. D., 1996.** Distinguishing resource competition and chemical interference: overcoming the methodological impasse. *Agronomy Journal*. 88, 866–875.
- Weidenhamer, J. D., Hartnett, D. C., Romeo, J., 1989.** T. Density-dependent phytotoxicity: distinguishing resource competition and allelopathic interference in plants. *Journal of Applied Ecology*. 26, 613–624.
- Weston, L. A., Duke, S. O., 2003.** Weed and crop allelopathy. *Critical Review in Plant Science*. 22, 367–389.
- Whittaker, R. H., Feeny, P. P., 1971.** Allelochemicals: chemical interaction between species. *Science*. 171(3973), 757–770.
- Williamson, G. B., 1990.** Allelopathy, Koch's postulates, and the neck riddle. *Perspectives on plant competition*. Edited by J. Grace and D. Tilman. Academic Press, San Diego, CA. 143–162.
- Winter, A. G., 1960.** Allelopathie als Stoffwanderung und Stoffumwandlung. *Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft*. 73(9).
- Wolfe, B. E., Rodgers, V. L., Stinson, K. A., Pringle, A., 2008.** The invasive plant *Alliaria petiolata* (garlic mustard) inhibits ectomycorrhizal fungi in its introduced range. *Journal of Ecology*. 96, 777–783.
- Yang, G. Q., Wan, F. H., Liu, W. X., Guo, J. Y., 2008.** Influence of two allelochemicals from *Ageratina adenophora* (Spreng.) on ABA, IAA and ZR content in roots of upland rice seedlings. *Allelopathy Journal*. 253–262.
- Yang, G. Q., Wan, F. H., Liu, W. X., Zhang, X. W., 2006.** Physiological effects of allelochemicals from leachates of *Ageratina adenophora* (Spreng.) on rice seedlings. *Allelopathy Journal*. 18, 237–245.
- Yefremova, H. V., 2007.** Vplyv pidshivannia trav na produktyvnist luchnykh ugid u pivnichnomu Lisostepu Ukrainy [Influence of the legume grasses oversowing on the grassland productivity in the North of the Forest-Steppe zone of Ukraine]. The dissertation abstract on competition of a scientific degree of cand. agricult. sci.: speciality: 06.01.12 Forage production and grasscropping. Kyiv (in Ukrainian).
- Zelikman, E. A., 1977.** Netroficheskie rehuliatorynye vzaimootnoshcheniia u morskikh bespozvonoghnykh [Non-trophic regulatory interrelations between marine invertebrates]. *Ocean Biology (Oceanology)*. Nauka, Moscow. 2, 23–33 (in Russian).
- Zentmyer, G. A., 1944.** Inhibition of metal catalysis as a fungistatic mechanism. *Science*. 100, 294–295.
- Zhang, Z. Y., Pan, L. P., Li, H. H., 2010.** Isolation, identification and characterization of soil microbes which degrade phenolic allelochemicals. *Journal of Applied Microbiology*. 108(5), 1839–1849.
- Zhu, X., Zhang, J., Ma, K., 2011.** Soil biota reduce allelopathic effects of the invasive *Eupatorium adenophorum*. *PLoS ONE*. 6(9). Article No: e25393.

Стаття надійшла в редакцію: 27.11.2013

Рекомендує до друку: чл.-к. НАНУ, д-р біол. наук, проф. А. П. Травлев