

**КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА**

ННЦ “Інститут біології та медицини”

Кафедра біології рослин

Завідувач кафедри проф. Наталія ТАРАН

Протокол № 16 засідання кафедри

від

**АЛЕЛОПАТИЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ РОСЛИН ТА ЇХ  
ВИКОРИСТАННЯ У ОЗЕЛЕНЕННІ**

Випускна кваліфікаційна робота бакалавра  
студентки 4 курсу

денної форми навчання

Маруняк Катерини Олександрівни

за спеціальністю 206

“Садово-паркове господарство”

Науковий керівник від кафедри

К.б.н., доцент

Войцехівська О. В.

Робота виконана на кафедрі біології рослин

Оцінка захисту роботи

---

**Київ – 2023 р.**

## ЗМІСТ

ВСТУП	3
Розділ 1. ДОСЛІДЖЕННЯ ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНИХ ОСНОВ ВЗАЄМОДІЇ РОСЛИН	7
Розділ 2. ТЕОРЕТИЧНІ ОСНОВИ АЛЕЛОПАТИЧНОЇ ВЗАЄМОДІЇ РОСЛИН	12
2.1. Алелопатія рослин, як одна з найважливіших і характерних форм хімічного зв'язку і взаємодії рослин фітоценозу	14
2.2. Метаболіти рослин як чинники алелопатичної взаємодії	17
2.3. Алелопатична активність рослин	21
2.4. Значення хімічної взаємодії в озелененні	26
Розділ 3. СУЧАСНА МЕТОДОЛОГІЯ АЛЕЛОПАТИЧНИХ ДОСЛІДЕНЬ	32
3.1. Методи польових досліджень	35
3.2. Модельні вегетаційні досліді	37
3.3. Відбір зразків рослинного матеріалу, ґрунт у та отримання алелопатично активних виділень	39
3.4. Методи експрес-оцінювання алелопатичної активності (біотести)	
ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНА ЧАСТИНА	
Розділ 4. АЛЕЛОПАТИЧНА АКТИВНІСТЬ ВИДІВ КВІТКОВИХ РОСЛИН, ПРЕДСТАВЛЕНИХ В ОЗЕЛЕНЕННІ МІСТА КИЄВА	43
ВИСНОВКИ	46
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	47

## ВСТУП

Взаємодія між організмами є однією з найважливіших проблем сучасної біології, оскільки вивчення питань взаємовпливу вищих і нижчих рослин між собою, а також між ними і тваринами має надзвичайне теоретичне і практичне значення. Знання закономірностей, що керують взаємовідношеннями організмів у складних природних формаціях — біогеоценозах, або екосистемах, вкрай необхідне для розуміння процесу еволюції живих організмів, для обґрунтування цілої низки існуючих і для розробки нових агротехнічних, лісотехнічних та інших заходів, воно лежить в основі таких наукових дисциплін, як геоботаніка, екологія, ґрунтознавство та ін.

Проблема взаємодії рослин має загальнобіологічне значення і не лише розробляється в межах ряду ботанічних дисциплін, а й щільно переплітається з проблемами взаємовідношень тварин і мікроорганізмів, з ґрунтознавством, геохімією тощо. Вивчення складних взаємовідношень між рослинами при їх спільному зростанні притягує все більшу увагу дослідників, що якнайкраще характеризує наукову і практичну актуальність цієї проблеми. Праці академіка Гродзинського, основоположника сучасної алелопатії, мають загальне визнання у світовій літературі. Він створив нову схему алелопатії як кругообігу фізіологічно активних речовин у біогеоценозі, яка відіграє роль регулятора внутрішніх та зовнішніх взаємозв'язків та є причиною стійкості, регулярності та зміни рослинних угруповань. Академік розглянув алелопатію як самостійну біологічну проблему вперше. Її розробка є дуже важливою для біохімії та фізіології рослин, рослинництва, геоботаніки та агротехніки.

Після виходу в світ монографій Г. Грюмера, С. І. Чорнобривенка, Г. О. Санадзе, А. М. Гродзинського, І.Н. Рахтеєнка думки фізіологів здебільшого спрямовані в глибину живого, на пізнання внутрішньоклітинного життя, на вивчення структури і функцій найдрібніших часток живої матерії, аж до молекулярного рівня.

Разом з тим розвиток фізіології рослин потребує зусиль і на іншому флангу, в напрямку вивчення життєвих явищ на рівні біогеоценозів. Життя рослин, вплив екологічних факторів, застосування агротехнічних заходів — все це відбувається в ценозах, екосистемах. Те, що відомо для окремої рослини, в природі переломлюється через складні екологічні взаємовідношення. Отже, закономірності, встановлені для ізольованої індивідуальної рослини, можна застосовувати в практиці лише з серйозною поправкою на ценотичний вплив. Взаємодія рослин на підставі спільного використання на явних умов життя відіграє винятково важливу роль у виникненні і розвитку природних фітоценозів, в еволюції видів, у створенні високостійких, продуктивних посівів [2].

Цей тип взаємодії тісно переплітається з хімічною взаємодією рослин, або алелопатією. Загальновідомо, що рослини виділяють в зовнішнє середовище різноманітні органічні фізіологічно активні речовини. Відмерла маса рослин, що розкладається мікроорганізмами та іншими гетеротрофними організмами, є джерелом інших фізіологічно активних речовин. Завдяки безперервному виділенню цих речовин навколо рослини створюється певна біохімічна обстановка, своєрідна захисна сфера з активних речовин, що негативно або сприятливо діють на інші рослини, які зростають поруч. Практично в будь-якому середовищі, де зростають рослини, завжди є вільна органічна речовина, в тих чи інших формах, в тих чи інших кількостях. Ця речовина є спільним продуктом життєдіяльності вищих і нижчих автотрофних рослин і різних гетеротрофних організмів; вона постійно змінюється, руйнується доповнюється новими виділеннями. Майже завжди вона не байдужа у біологічному відношенні, виявляючи на рослини і мікроорганізми шкідливий або позитивний вплив. Залежно від того, під якою рослиною і в якому ценозі збирається ця суміш біологічно активних речовин, її хімічні і біологічні властивості будуть неоднаковими. А це позначається на видовому складі ценозу, бо підбираються рослини, для яких вона нешкідлива або навіть корисна [29, 34].

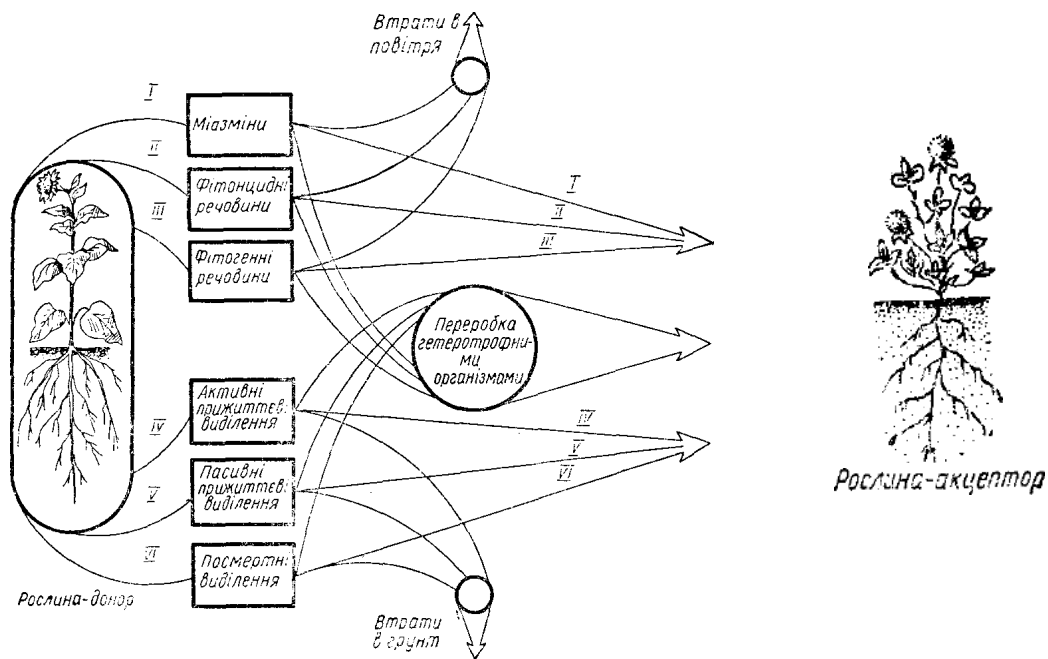


Рис. 1.1. Схема хімічної взаємодії вищих рослин:

I—III— леткі виділення тканин (I— відмерлих, II— пошкоджених, III— нормальних); IV—VI— водорозчинні виділення тканин (IV— нормальних, V— пошкоджених, VI— відмерлих).

Донор — рослина, про виділення якої йдеться; акцептор, або реципієнт, — рослина, яка знаходиться під впливом досліджуваних виділень. Зрозуміло, що у випадку пари рослин кожна з них одночасно є і донором, і акцептором. Очевидно, що виділення рослини-донора діють на акцептора в тому випадку, коли вони можуть якось пересуватись в межах ценозу, тобто коли вони існують в газоподібній або у водорозчинній формі. Тому для алелопатії істотне значення мають два типи речовин — водорозчинні і леткі. До летких речовин на лежать ті, що в біологічному інтервалі температур здатні існувати у формі газу, пари, аерозолів (туману) або пилу [9, 21, 32].

Виділення рослин — надто широке і нечітке поняття. Дехто виділеннями вважає лише нормальні екскрети типу гутації або нектару і тим самим дуже звужує обсяг цього поняття. З іншого боку, до виділень рослин часто відносять весь комплекс фізіологічно активних речовин, що збираються біля рослини і відіграють роль в алелопатії. Ми вважаємо рослинними виділеннями будь-яке

відчуження речовин, якщо воно відбувається в іонній або молекулярній формі. Тобто відокремлення цілих органів і тканин за виділення не вважаємо.

Виходячи з такого визначення, можна розділити виділення рослин на прижиттєві та посмертні, що відбуваються як наслідок відмирання організму або його окремих частин. Прижиттєві виділення в свою чергу можна розділити на активні, або нормальні, обумовлені звичайною життєдіяльністю рослин, і пасивні, які відбуваються, наприклад, внаслідок вилуговування речовин з листків опадами. Відповідно до такого поділу ми розрізняємо серед легких виділень рослин три типи (див. рис. 1.1.): фітогенні, тобто активні і пасивні виділення непошкоджених органів рослин; фітонциди — виділення пошкоджених тканин, що виникають внаслідок порушення цілісності клітин і автолізу; міазміни — виділення з відмерлих, гниючих тканин. Водорозчинні виділення також поділяються на три типи: активні, або ексудати, пасивні, або дифузати, і посмертні, або сапроліни.

На шляху від рослини-донора виділення можуть частково ресорбуватися, тобто поглинатися назад рослиною, що їх виділила, частково підпадати різноманітним перетворенням під впливом абіогенних факторів (світла, кисню тощо) або ж гетеротрофних організмів з утворенням нових активних продуктів чи повністю мінералізуватись, і, нарешті, частина органічних виділень може досягати сусідньої рослини в незміненому вигляді.

Таким чином, в завдання алелопатії, як наукової проблеми, входить вивчення утворення фізіологічно активних речовин у рослинах, виділення цих речовин у середовище, їх перетворення на шляху від одного партнера до іншого і, нарешті, дослідження дії активних речовин на рослину-акцептор. Ці речовини, слідом за Г. Грюмером, ми називаємо колінами, іноді гальмувачами (синонім колінів), хоч гальмівну, токсичну дію вони виявляють лише при певних концентраціях, а при розведенні, навпаки, звичайно стимулюють життєдіяльність [21, 22].

## РОЗДІЛ 1

### ДОСЛІДЖЕННЯ ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНИХ ОСНОВ ВЗАЄМОДІЇ РОСЛИН

Під біологічним механізмом слід розуміти комбінацію узгоджених хімічних, фізичних або біологічних процесів, яка приводить до певного біологічно доцільного результату. У випадку простих живих систем на рівні молекул біологічний механізм може складатися всього з однієї хімічної реакції, наприклад гідролізу чи утворення пептидного зв'язку.

Кажучи про механізми дії колінів, потрібно мати на увазі їх різноманітність. Ми розглянемо питання на двох рівнях організації живої матерії: клітинному (біохімічні механізми) , організмовому (фізіологічні механізми) [21].

**Біохімічні механізми дії колінів.** До складу колінів входять найрізноманітніші речовини, загальною властивістю яких є здатність спричинювати більш чи менш яскравий олігодинамічний ефект. В цілому коліни діють неспецифічно, тобто високі дози або тривалі впливи викликають пригнічення, малі концентрації і короткочасні впливи — стимулюють.

Загалом біохімічні способи дії колінів, мабуть, мають багато спільного з впливом екзогенних ростових регуляторів. З питання про дію індолілоцтової кислоти (ІОК) і її дериватів, гіберелінів, кінінів, ретардантів тощо існує неосяжна література. Навіть побіжна обізнаність з цими працями показує, що важко вказати біохімічний процес, який би не зачіпався при зовнішньому впливові ростових речовин. Вони впливають практично на всі прояви життєдіяльності рослинної протоплазми, і це зайвий раз доводить їх універсальну, часто неспецифічну дію.

В останні роки все більш укріплюється думка, що навіть ендогенні інгібітори на ріст рослин діють неспецифічно. Фенольні інгібітори частково беруть участь у синтезі та руйнуванні ауксинів, а інші інгібітори виступають як неспецифічні, наркотичні продукти, що пригнічують життєдіяльність всієї

клітини в цілому. У випадку, коли активна речовина потрапляє в клітину ззовні, незвичайним шляхом, то і її розподіл між органелами та іншими структурами клітини і втручання в біохімічні процеси набувають ще менш контрольованого характеру. Вона діє в такому випадку як загальний, фоновий подразник, цілком подібний впливові високих температур, важких металів, шкідливого опромінення тощо. Отже, найбільш характерною рисою дії колінів є її не специфічність [16].

Розглянемо кілька гіпотез про неспецифічну дію деяких речовин, аналогічних колінам.

В. П. Філатов і А. В. Благовещенський та А. Ю. Кологривова виявили новий клас біологічно активних сполук, що утворюються в тваринних і рослинних тканинах, коли вони потрапляють у несприятливі, близькі до згубних умови: наприклад, витримування тканин при низьких позитивних температурах, механічний шок і т. д. Ці речовини було названо біогенними стимуляторами. Подальші дослідження показали, що вони є дикарбоновими кислотами: аспарагіною, глутаміною, янтарною, фумаровою, тобто продуктами автолітичного розкладання білків і їх наступного дезамінування. Біогенні стимулятори, зокрема янтарна кислота, виявляють сприятливу дію на ріст, урожайність, скорочення строків настання цвітіння і досягання бавовнику та інших рослин, а також підвищують стійкість проти їх грибкових захворювань. Виявилось, що янтарна, фумарова і аспарагінова кислоти діють на всі вивчені ферменти, підвищуючи їх якість, тобто знижуючи енергію активації реакцій, які вони каталізують [28]. Таку універсальну дію можна пов'язати лише з тим, що всі ферменти, по суті, білків і речовини, які складаються з полімерних ланцюжків. «Жорсткість» білкових молекул забезпечується наявністю слабких водневих зв'язків між зшивками і ланцюжками поліпептидних угруповань. Чим більше водневих зв'язків, тим нижчий енергетичний рівень молекул білка-ферменту, тим менше ступенів волі у окремих реактивних груп і тим нижча якість ферменту. Такий стан настає звичайно з старінням білкової молекули. Гідроксильні групи

дикарбонових кислот, що знаходяться в іонізованому стані, можуть вступати в зв'язок з воднем пептидної групи, утворюючи іонний зв'язок, більш міцний, ніж зв'язок водневих місточків. Таким чином, дикарбонові кислоти немовби «омолоджують» ферменти, позбавляють їх водневих місточків, які підвищують внутрішньомолекулярну «жорсткість». Цим самим вони збільшують здатність молекул знижувати енергетичні бар'єри ферментативних реакцій.

Можна висловити припущення, що коліни в певних умовах діють таким же чином, особливо, коли йдеться про стимуляцію життєвих процесів.

Далі, коліни можуть змінювати характер переносу електронів у процесах окислювального фосфорилування. Наприклад, вважають, що місцем дії флоризину є ланка перенесення електронів на засвоєння фосфат-іонів. Певно, деякі коліни впливають на АТФ-азну систему. Так, Г. Джонас встановив, що не тільки водорозчинні виділення листків, а й кореневі виділення наперстянки пурпурової і наперстянки сибірської (*Digitalis purpurea* L. і *D. sibirica*) виявляють пригнічуючий вплив на рослини різних видів, спричинюючи у них симптоми, які нагадують ознаки калійної недостатчі. Виходячи з цього, автор вважає, що дигітоксини наперстянок у рослинах діють так само, як і в тваринах, на транспортування К і Na через пов'язану з цим АТФ-азну систему [12, 21].

**Фізіологічні механізми.** Подібно до того як при тонкому біохімічному дослідженні дія колінів виявляється як загальна неспецифічна зміна всього обміну речовин клітини, так і при розгляді алелопатичного ефекту на цілому організмі і рідко можна виявити якесь специфічне втручання. В загальному вигляді фізіологічна реакція рослини-акцептора виявляється як пригнічення, гальмування росту при високих концентраціях колінів чи тривалій дії або ж як стимуляція, посилення росту при низьких концентраціях чи короткочасному впливові. Як правило, чим ближче до джерела колінів, тим сильніше пригнічення, чим далі — тим воно все слабкіше, доки не змінюється на стимуляцію (рис. 1.2).

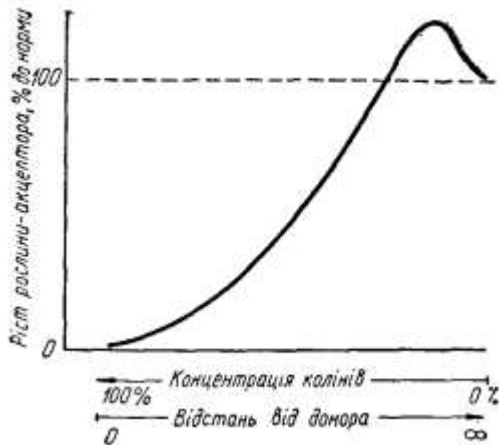


Рис. 1.2. Схема неспецифічної дії колінів на фізіологічні процеси та ріст рослин.

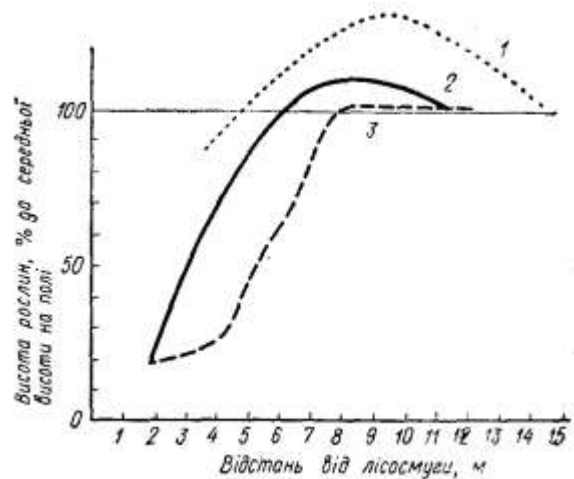


Рис. 1.3. Висота рослин, що вирости поблизу лісосмуги з дуба: 1-соняшник, 2-кукурудза, 3-соя.

У живій природі можна зустріти подібні «діаграми» при спостереженні, наприклад, характеру росту рослин поблизу лісосмуги тощо. Так, біля посадки дуба ріст рослин кукурудзи, сої і квасолі характеризувався теж одновершинною кривою, з максимумом на відстані 5-6 м від дерев, хоч вміст поживних речовин у цьому місці був найнижчим (рис. 1.3) [11, 24].

Дія колінів насамперед виявляється на протоплазмі. Навіть короточасні впливи змінюють швидкість її руху, і цю реакцію використовують як чутливий тест на фізіологічно активні речовини). Під впливом колінів колоїдні властивості протоплазми змінюються: стимуляційні концентрації підвищують її обводнення, лабільність, тоді як високі концентрації ведуть до коагуляції, втрати води і збільшення проникності для іонів. Найчастіше дію колінів пов'язують із змінами ростових процесів, однак насправді спектр їх ефективності значно ширший. Вони зачіпають процеси ділення, розтягання та диференціації клітин, перебіг ферментативних реакцій дихання і фотосинтезу, надходження води і поживних речовин та інші прояви життєдіяльності [32].

Дія колінів на окремі фізіологічні процеси може відбиватися по-різному. Так, інгібуюча дія пирію на пшеницю виражається в тому, що інтенсивність дихання (за газообміном) істотно не змінюється, зате утворення маси сухої

речовини різко знижується. Отже, тут виникла ситуація, коли при незмінній інтенсивності знижується продуктивність дихання. Спостерігали навіть такі випадки, коли під впливом летких виділень пирію гальмувався ріст, а поглинання кисню зростало. Проте, як правило, пригнічення росту супроводжується і пригніченням дихання. Наприклад, леткі інгібітори, що продукуються каліфорнійською шавлією білолистою (*Salvia mellifera*), дуже пригнічували не лише ріст, а й інтенсивність дихання за поглинанням кисню у проростків вівсюга звичайного (*Avena fatua* L.), стоколосу жорсткого (*Bromus rigidus*) і огірків (*Cucumis sativus* L.) [16]. В іншій роботі леткі речовини, що насичували повітря, яке проходило через камеру з листками шавлії, або ж препарат цинеол — найбільш активного компоненту ефірних олій шавлії білолистої — пропускали через воду бульками. Потім на цій воді готували суспензію мітохондрії вівсюга та інших рослин у фосфатному буфері з рН 6,5. Під впливом терпенів пригнічувалася частина реакцій циклу Кребса, зокрема перетворення янтарної кислоти в фумарову або фумарової в яблучну. Крім того, можливо, терпени знижують проникність клітинних мембран, що результується в зменшенні споживання кисню.

Леткі фітогенні сполуки при сприятливих концентраціях стимулюють утворення коренів з калюсної тка нини в темноті, а при токсичних — викликають зупинку росту, потовщення, закручування, утворення зайвої кількості кореневих волосків. Ефірна олія лаванди пригнічувала проростання насіння й ріст проростків салату-латуку, причому пригнічення було сильніше на світлі. Пошкоджені лавандовими терпенами проростки мали викривлені та вкорочені гіпокотилі, потовщені з тупими кінчиками корені.

Підсумовуючи сказане вище, можна зробити висновок про те, що фізіолого-біохімічні механізми алелопатії досліджені ще мало. А втім те, що вже відомо, становить чималий інтерес, бо дає змогу пояснити ряд фітоценотичних явищ і зрозуміти значення алелопатії в різних типах рослин та рослинних угруповань.[9, 12, 30]

## РОЗДІЛ 2

### ТЕОРЕТИЧНІ ОСНОВИ АЛЕЛОПАТИЧНОЇ ВЗАЄМОДІЇ РОСЛИН

Помітити у природі явище алелопатії складно. Необхідно порівнювати біологічну активність виділень різних видів рослин. В останній час виникло декілька понять цього явища, які відрізняються між собою, але узагальнено можна сказати, що алелопатія – відносно молодий напрямок в біологічній науці, який сформувався на стику фізіології рослин і геоботаніки. Він поєднує комплекс проблем по вивченню взаємовідносин організмів в екосистемах з експериментальною фізіологією рослин. Співіснуючи разом, частина рослин позитивно впливають одне на одного, а інші чомусь не уживаються зі своїми сусідами. Одні добре почувають себе і гарно розвиваються на місці одних рослин-попередників, а на місці інших пригнічуються, а іноді навіть гинуть. Виявилось, що сумісність або несумісність рослин обумовлюється дією певних хімічних речовин, що накопичуються в ґрунті (їх називають колінами, алелопатично активними сполуками або алелохімікатами).[10]

У алелопатії мають значення всі виділення рослин. Багато з них було виділено і вивчено їх хімічну структуру. Більша частина цих робіт проводилася в лабораторних умовах в чашках Петрі або в судинах з водної культурою або штучним середовищем. У таких умовах важко було виділити сприятливі та несприятливі взаємодії різних видів рослин. Токсичні виділення були виявлені навіть на стадії набухання насіння.[9]

Коліни (від лат. *colin* — стикатися вороже) — органічні речовини, що виділяються вищими рослинами і пригнічують інші види вищих рослин. Наприклад, етилен, який виділяється з плодів яблук, затримує проростання насіння і розвиток проростків багатьох видів рослин. Коліни відіграють значну роль у формуванні природних і штучних фітоценозів. Залежно від концентрації та хімічного складу коліни діють як стимулятори росту або інгібітори життєвих процесів. Вони значно впливають на проростання насіння, ріст, розвиток і хімічний склад рослин, їх стійкість проти хвороб та шкідників

і несприятливих умов зовнішнього середовища. Вони посилюють або гальмують ростові процеси. Їх виділення можуть бути для одних рослин корисними, а для інших - шкідливими.

Інтерколіни (від лат. *inter* - між та коліни) - різні щодо хімічного складу речовини, що виділяються вищими рослинами, і на відміну від бластоколінів, впливають стимулююче на вищі рослини інших видів, наприклад, глікозиди, що виділяються наперсником *Digitalis purpurea*, стимулюють ріст низки інших рослин.

Екситатори (від лат. *excitator* - збудник) - група речовин, які виділяються мікроорганізмами і стимулюють розвиток інших мікроорганізмів; наприклад, речовини, що виділяються *Actinomyces*, стимулюють розвиток пліснявих грибів [30].

Грунтовтома: Алелопатія є також основною причиною ґрунтової втоми, через що овочеві культури вирощують у сівозмінах, які складають так, щоб ґрунт протягом усього періоду знаходився під культурними рослинами, а не під бур'янами. Цьому також сприяє сівозміна, насичена повторними культурами. В агрофітоценозі домагаються, щоб у сівозміні попередня культура сприяла інтенсивному росту наступної. Так, бобові культури не тільки збагачують ґрунт на азот, але виділення їх сприяють інтенсивному росту таких культур, як огірок, помідор, капуста, морква столова [17].

Дія алелопатичної активності на тварин: Алелопатична активність є також дією корневих та інших виділень на тварин, мікроорганізми, простіших, комах і теплокровних тварин. Вони можуть не лише відігравати роль колінів, а й бути наприклад репелентами для тварин або антибіотиками для мікроорганізмів, а й бути непристосованими [2, 29].

Зокрема, леткі випари горіха грецького або пижма звичайного (*Tanacetum vulgare* L) відлякують мух та інших комах. Встановлено, що кореневі виділення пшениці, вики, гороху, вівса, ячменю, жита, сої гальмують розвиток яєць аскарид або навіть знищують їх, особливо влітку. Нагідки лікарські (*Calendula officinalis*) виділяють коренями речовину, яка знищує

нематоди й інших ґрунтових шкідників, і тому цю рослину рекомендують висівати для очищення ґрунту [31].

Ароматні якості: Багато рослин виділяють у повітря ароматичні речовини (фітонциди). Ми відчуваємо, як пахнуть квіти, бруньки, опале листя, нагріта на сонці глиця сосни тощо. Доволі шкідливі газоподібні виділення волоського горіха. Про це добре знають у народі і вас завжди застережуть лягати спати влітку в тіні під горіхом. Ефірні олії, їх компоненти, а також різні їх комбінації виконують важливу регуляторну роль у функціонуванні агрофітоценозу. Рослина не лише здатна виділяти леткі речовини. Вона може вбирати їх від інших видів, що ростуть близько біля неї [17, 21].

### **2.1. Алелопатія рослин, як одна з найважливіших і характерних форм хімічного зв'язку і взаємодії рослин фітоценозу**

Алелопатія – відносно молодий напрямок в біологічній науці, який сформувався на стику фізіології рослин і геоботаніки. Він поєднує комплекс проблем з вивчення взаємовідносин організмів в екосистемах з експериментальною фізіологією рослин. Співіснуючи разом, частина рослин позитивно впливають одне на одного, а інші чомусь не уживаються зі своїми сусідами. Одні добре почувають себе і гарно розвиваються на місці одних рослин-попередників, а на місці інших пригнічуються, а іноді навіть гинуть. Виявилось, що сумісність або несумісність рослин обумовлюється дією певних хімічних речовин, що накопичуються в ґрунті. Присутність цих речовин в ґрунті є суттєвим екологічним фактором формування рослинного покриву. [28] Сучасні дослідження зосереджені на вивченні алелопатичних властивостей, як цінних інтродукованих рослин: різних видів цибулі, рододендронів, бузків, чорнобривців, ароматичних рослин – шавлії і м'яти, так і бур'янів – осоту та пирію. Алелопатія рослин (грец. Allelon — взаємно і pathos — страждання) — одна з найважливіших і характерних форм хімічного зв'язку і взаємодії рослин фітоценозу, важливий чинник, що визначає видовий

склад, чисельність популяції, структуру і продуктивність фітоценозів. Термін «алелопатія» запровадив німецький учений Г. Моліш у 1937 р. Зумовлена виділенням рослинами в навколишнє середовище хімічних продуктів життєдіяльності, які називають по-різному: фітонциди, біоліни чи фітоліни, а найчастіше — коліни. Вони впливають на рослини та їх хімічний склад безпосередньо або через зміни екологічних факторів. Дослідження алелопатичних особливостей лікарських рослин допомагає вирішенню таких важливих завдань, як відновлення і розведення рослин, створення мішаних насаджень, визначення умов заготівлі рослин тощо. Кожна рослина у природних чи штучних фітоценозах виступає водночас донором і акцептором біологічно активних речовин, тому характеризується двома алелопатичними якостями: активністю — здатністю утворювати й виділяти коліни, і толерантністю — здатністю переносити свої власні коліни (ауто толерантність) або коліни інших видів. При цьому виділення одного виду або різних органів рослини викликають різну відповідну реакцію в інших видів: в одних спостерігається активізація життєвих процесів, у других — гальмування, у третіх ж життєві процеси залишаються незмінними, наприклад водні витяжки із опалого листа липи стимулюють розвиток проростків ясеня, а коліни її коренів суттєво інгібують розвиток стрижневої кореневої системи і не впливають на ріст пагонів. Кореневі виділення берези бородавчастої (*Betula pendula* Roth.) пригнічують ріст і послабляють фотосинтез дуба звичайного (*Quercus robur*), в'язів дрібнолистого (*Ulmus parvifolia* Jacq.) і звичайного (*Ulmus laevis* Pall.). Історично склалося так, що взаємодія коренів з органічними сполуками ґрунту виробила здатність рослин до гетеротрофного живлення, поглинання амінокислот, фенольних сполук, інгібіторів і стимуляторів росту, антибіотиків, алкалоїдів тощо. Зумовлює зміни у загальному обміні речовин, анатомічній структурі рослинних тканин, інтенсивності перебігу фізіологічних процесів: дихання, синтезу, надходження й накопичення поживних та біологічно активних речовин. До завдань алелопатії належать: вивчення синтезу біологічно активних речовин у

рослинах, виділення екзометаболітів, їх перетворення на шляху від одного партнера до іншого, дія на рослину-акцептор. Дослідження алелопатичних особливостей рослин допомагає вирішенню таких важливих завдань, як відновлення й розведення рослин, створення змішаних насаджень, визначення умов заготівлі рослин тощо. Невід'ємними складовими загальноалелопатичного впливу рослин є метаболіти мікрофлори й мікрозоофауни, які здатні посилювати чи послаблювати інтенсивність виділення колінів рослинами, а також змінювати характер їхньої взаємодії. Фізіолопатичну активність і еколого-регуляторний характер виявляють зв'язані сполуки, які присутні в різних органах рослин і надходять в навколишнє середовище з корневими виділеннями (у ґрунт, воду), з леткими сполуками надземних органів (у повітря), а також вимиваються опадами [18, 24].

Кількість і склад речовин, що виділяються, а відповідно і ступінь алелопатичної активності, залежать від виду, сорту, органу, фази розвитку, фізіологічного стану рослини й екологічних умов. Запропоновані різні класифікації рослинних виділень. Так, розрізняють коліни прижиттєві й посмертні, леткі, розчинні й нерозчинні у воді. У свою чергу, прижиттєві водорозчинні виділення поділяють на активні (ексудати) та пасивні (дифузати). Посмертні коліни, або сапроліти, утворюються внаслідок відмирання рослин чи їх частин. Серед летких колінів розрізняють: фітогенні — виділення нетравмованих або ушкоджених рослинних тканин і органів (фітонциди); міазміни — виділення мертвих тканин. Також класифікують коліни за шляхом їх виділення. Класифікація А.М. Гродзинського найбільш повно розкриває походження виділень, принцип їх алелопатичної дії, а також враховує роль факторів зовнішнього середовища. Всі коліни, які беруть участь у хімічній взаємодії рослин, А.М. Гродзинський поділяє на три великі групи. До першої з них належать речовини вторинного походження (органічні кислоти, ефірні олії, алкалоїди, вітаміни, антибіотики сапоніни, глікозиди, флавоноїди, дубильні речовини та інші поліфеноли). Друга група —

високотоксичні сполуки, які утворюються внаслідок гідролітичного автолізу білків рослинного та мікробного походження (пептиди, амінокислоти, нуклеозиди, органічні кислоти, амідні кислот, аміно- та імінопохідні, індолпохідні, аміак). До третьої групи належать різні продукти мінералізації і гуміфікації рослинних тканин (гумінові кислоти та їх похідні, вищі жирні кислоти, нафтохінони, антрахінони, складні хінони, корична кислота та її похідні) [26].

Отже, алелопатія – оригінальний сучасний науковий напрямок, який трансформувалася в наукову дисципліну, котра розглядає закономірності взаємодії видів рослин при груповому їх проростанні в біоценозах і агрофітоценозах на основі кругообігу фізіологічно активних речовин. Гродзинський вперше розробив принципи донорно-акцепторної взаємодії в наземних екосистемах і сформулював поняття хімічної взаємодії, алелопатичної активності, толерантності (інтолерантності) а також запропонував оригінальну схему кругообігу фізіологічно активних сполук в біоценозах [32].

## **2.2. Метаболіти рослин як чинники алелопатичної взаємодії**

Виділення рослинами різноманітних речовин - це активний метаболічний процес, обов'язкова умова нормальної життєдіяльності, яка притаманна всім живим організмам. Відомо, що до складу рослинних виділень переважно в рідкому або газоподібному стані входять різноманітні речовини: цукри, амінокислоти, нуклеїнові й органічні кислоти, фітонциди, мінеральні сполуки, вітаміни, ферменти, пептиди, органічні спирти, алкалоїди, глікозиди, поліфеноли, фітогормони тощо. Видільна функція рослин має сезонний цикл і добову ритмічність, залежить від зовнішніх (екологічних) та внутрішніх (фізіологічних) факторів. Значний вплив на екзометаболізм рослин здійснюють температура, вологість, ступінь аерації, рН ґрунту, рівень

забезпечення рослин елементами мінерального живлення, освітлення й ін. До фізіологічних чинників, що впливають на видільну функцію, належать видові та сортові особливості рослин, фаза розвитку, вік особини та окремих органів тощо. Виконуючи роль продуцента, донора алелопатично активних речовин, рослина виділяє в навколишнє середовище різноманітні органічні сполуки, добова кількість яких становить 10-15 кг/га. За підрахунками А. М. Гродзинського, Г.П.Богдан, Е. А. Головка, О. А. Берестецького кількість корневих виділень досягає 7-12 % сумарної фотосинтетичної продуктивності рослин. Встановлено, що кореневі системи зернових культур виділяють у стерильних умовах 5-10 % вуглецю, фіксованого фотосинтезом, а в нестерильному ґрунті - 12-18 %, що становить 18-25 % загального біосинтезу сухої речовини рослин. Показано [15], що через кореневу систему рослин виділяються майже всі типи органічних сполук, які беруть участь у внутрішньоклітинному обміні, а загальна кількість їх становить 5-10 % маси всієї рослини. Важливе місце серед екзаметаболітів рослин посідають виділення з листя та інших надземних органів. Це гутація, екскреція газоподібних речовин і виділення твердих продуктів. У гутаційній рідині міститься від 600 до 2500 мг/л сухих речовин, з яких біля половини становлять органічні сполуки [17, 21].

**Алелопатична активність фенольних сполук (ФС).** ФС відіграють провідну роль у формуванні алелопатичного середовища фітоценозу. Це зумовлено значним поширенням ФС у рослинному світі, їх високою біологічною активністю та відносною стійкістю до дії ґрунтової мікрофлори. Гальмівна діє ФС зумовлена тим, що дані речовини роз'єднують процеси біологічного окиснення та фосфорилування, знижуючи інтенсивність синтезу АТФ та сповільнюючи метаболізм клітини. Ряд ФС змінюють активність ферментів: фосфорилази, АТФ-ази, пероксидази, каталази, целюлози тощо. Експериментально доведено, що кумарини та хінони пригнічують швидкість фотосинтезу, зменшують інтенсивність дихання коренів багатьох культурних рослин. Важливою ділянкою впливу ФС у акцепторній рослині є

цитоплазматичні мембрани. Феноли змінюють проникність мембран для йонів та активність мембранозв'язаних ферментів. Як наслідок виникають порушення енергетичного і метаболічного обміну [27,].

**Роль вітамінів в алелопатії рослин.** Вітаміни - це низькомолекулярні органічні сполуки різного хімічного походження, які володіють високою біологічною активністю. Дані сполуки тісно пов'язані з ферментами, часто відіграють роль коферментів. Важливими функціями вітамінів є антиоксидантна активність, забезпечення стійкості рослин до несприятливих умов зростання, захист пігментного апарату тощо. Дані сполуки активно виділяються та утилізуються коренями вищих рослин, а також засвоюються ґрунтовою мікрофлорою. Значна кількість вітамінів надходить у ґрунт під час мікробіологічного розкладу післяжнивних решток рослин. Інтенсивність виділення вітамінів коренями залежить від температури навколишнього середовища, умов освітлення, онтогенетичних і таксономічних особливостей рослин. Поряд з тим, вітаміни у складі корневих виділень можуть виконувати роль інгібіторів росту, особливо виражені алелопатичні властивості кверцетину та його глікозидів, рутину, АК [2]. За значної концентрації даних сполук, виявленої у складі екзометаболітів деяких дикорослих і культурних рослин в умовах фізіологічного стресу, зменшується схожість, загальмовуються ростові процеси проростків біотестів, змінюються показники окисно-відновного потенціалу акцепторних рослин [12].

**Органічні кислоти як фізіологічно активні сполуки.** Поряд з білками та вуглеводами ОК є найпоширенішими речовинами рослин. Це активні метаболіти рослин, яким належить значна роль у функціонуванні процесів фотосинтезу, фотодихання, дихання, глюконеогенезу; обміну ліпідів (синтез вищих жирних кислот, стероїдів, каротиноїдів). Органічні кислоти як фізіологічно активні сполуки. Поряд з білками та вуглеводами ОК є найпоширенішими речовинами рослин. Це активні метаболіти рослин, яким належить значна роль у функціонуванні процесів фотосинтезу, фотодихання, дихання, глюконеогенезу; обміну ліпідів (синтез вищих жирних кислот,

стероїдів, каротиноїдів). Аліфатичні ОК входять до складу корневих виділень упродовж усього періоду вегетації рослин, забезпечуючи комунікації між вищими рослинами та ґрунтовою мікрофлорою. ФКК є найбільш активними інгібіторами серед ОК, вони легко доступні для рослин і є стійкими за умов ґрунтового середовища. ФКК впливають на проникність мембран, синтез білків, ліпідів, хлорофілу, інтенсивність дихання, фотосинтезу, енергетичного обміну, водний потенціал, підвищують імунітет рослин до дії патогенів [23].

Часто саме накопичення у ґрунті сполук даної групи визначає розвиток ґрунтовтоми. Поряд з тим, у невисоких концентраціях ФКК позитивно впливають на активність ґрунтових мікроорганізмів, підвищують рухомість елементів живлення рослин тощо [13, 14].

**Алелопатичні властивості ефірних олій (ЕО).** Основними компонентами летких метаболітів рослин виступають ЕО - багатокомпонентні суміші летких органічних речовин, які володіють антимікробною, антивірусною, мікосептичною, імунномодулюючою дією тощо. Склад і вміст компонентів ЕО є характерними хемотаксономічними ознаками роду, багато в чому визначають їх біологічну активність і змінюються в умовах інтродукції. Встановлено, що кількісний вміст і якісний склад ЕО рослин змінюється протягом онтогенезу, часу доби, напрямленості метаболізму окремих, їх синтез здійснюється під впливом генетичних та екологічних факторів. Компоненти ЕО - леткі терпени, аліфатичні й ароматичні сполуки, а також їх похідні - виконують різноманітні функції в забезпеченні життєдіяльності рослинних організмів. Терпеноїди приймають участь у синтезі хлорофілу, каротиноїдів та інших життєво необхідних сполук. Встановлено, що ЕО захищають рослину від хвороб і шкідників, а також сприяють загоєнню пошкоджень як антисептичний засіб. Вони беруть участь у формуванні аромату квіток, забезпечуючи при цьому привабливість комах-запилувачів. Леткі сполуки терпенової природи, випаровуючись, зменшують теплопроникність повітря і цим захищають рослину від перенагрівання та переохолодження [1].

Підсумовуючи, необхідно зазначити, що БАР рослин проявляють значну алелопатичну активність і приймають безпосередню участь у формуванні алелопатичного середовища фітоценозів. Накопичення та виділення у навколишнє середовище фізіологічно активних сполук сприяє адаптації рослин до умов довкілля і значно зростає при дії стресових чинників. Дослідження алелопатичних властивостей рослин природної та інтродукованої флори необхідно поєднувати з вивченням рівня акумуляції певних груп БАР або їх комплексів [27].

### **2.3. Алелопатія в природних угрупованнях**

У виникненні і розвитку рослинних угруповань провідна роль належить ґрунтово-кліматичним факторам, що найбільш виразно виявляється в існуванні природних рослинних зон. Температура, кількість днів без морозу, глибина і характер промерзання ґрунту, довжина дня та інтенсивність сонячного світла, кількість вологи і розподіл її на протязі року, фізико-хімічні та механічні властивості ґрунту і материнської породи, рельєф і порода ґрунту тощо – все це в першу чергу визначає можливість існування тих чи інших комплексів і фітоценозів. Алелопатична взаємодія відбувається вже на цьому, екологічному фоні, який є провідним, таким, що визначає і флористичний склад рослинності, і характер сукцесійного процесу, і вигляд первинних і остаточних рослинних угруповань. Поряд з екологічними факторами необхідно, мабуть, назвати ще й антропологічний фактор, тобто свідоме і несвідоме втручання і вплив на рослинний покрив. З кожним роком цей фактор набуває все більшого значення, і якщо під більш-менш інтенсивною експлуатацією – орна площа і пасовища – знаходиться приблизно 26% суходолу, то рослинність на решті території зазнає періодичних впливів у вигляді рубок лісу, пожеж, випадання радіоактивних опадів; колосальних розмірів набирає забруднення повітря газами, пилом і димами, а води – нафтопродуктами. Людина повсюди втручається у природну рівновагу

знищенням трав'янистих тварин, виловом риби, застосуванням пестицидів та іншими заходами, які часом дуже важко контролювати, надзвичайно сильно змінює вигляд і внутрішній склад природних фітоценозів. До останнього часу багато міркувань про хімічну взаємодію рослин базувалося на вивченні впливу водних витяжок з рослин на проростання насіння. Такого роду дослідження принесли певну користь, тому що привернули увагу до алелопатії і продемонстрували велике поширення активних речовин у рослинному світі [14, 18, 29, 34].

«Стратегія» і «тактика» алелопатичного дослідження будь-якого фітоценозу повинна базуватися на виявленні джерела колінів, визначенні їх динаміки у сфері можливої дії залежно від зовнішніх умов, встановленні їх хімічної природи і оцінці фітоценотичного значення. Для визначення активності (вмісту) колінів у ґрунті, воді, повітрі і т.д. потрібно використовувати методи біопроб у поєднанні з хімічними аналізами. Досить добрі результати дає біопроба на насінні редиски з наступним вираженням вмісту колінів в умовних кумаринових одиницях [9].

Розглянемо алелопатичну взаємодію рослин у трав'янистих фітоценозах. У 1942 році Ф.В. Вент опублікував коротку замітку про те, що однорічні рослини, і висловив припущення, що причиною цього є токсичні виділення.

А. Грей і Дж. Боннер підтвердили це припущення і знайшли, що токсична речовина 3-ацетил-6-метоксибензальдегід вилугується з опалих листків в ґрунт. Штучно синтезована і природна речовини гальмували проростки кукурудзи і томатів і не пригнічували сходів самої енцелії, соняшника, вівса і ячменю. В опалих листках в природі токсичність зберігається протягом року. Л. Гюйо і М. Массено спостерігали, що після видалення рослинного покриву в дернинах куцоніжки перистої (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.) починають енергійно розвиватися різні види рослин, з яких 57 видів раніше тут були відсутні. В ґрунті знаходилося багато насіння, проростання якого затримувалося протягом багатьох років. Уже в перший рік

після видалення токсичної частини ґрунту було поборено затримку проростання більшої частини насіння. Таким чином, розкрито причини незначного поширення або повної відсутності теофітів у певних трав'янистих фітоценозах [20, 21].

Нагромадження колінів залежить від типу ґрунту. В мішаних посадженнях з участю двох чи більше порід дерев активність колінів нижча, ніж в чистих насадженнях [16, 27].

Досить багато робіт з вивчення взаємодії рослин проведено у лісових ценозах. У нас в країні ведуться багаторічні комплексні стаціонарні дослідження, добре оснащені приладами та іншою технікою. Великі узагальнення, в тому числі й алелопатичних праць, зроблено І.Н. Рахнаєнко і М.В. Колесниченко. Різні аспекти взаємодії деревних порід вивчалися М.А. Кохно, О.Л. Машинським та багатьма іншими авторами, головним чином шляхом спостережень за поведінкою рослин в змішаних посадках, на стиках так званих полішарових культур тощо. Такі спостереження принесли багато висновків для теорії і практики. Зокрема, алелопатичні дослідження займають тут ще незначну долю. Алелопатичний фактор у першу чергу розглядали при насіннєвому відновленні лісу після вирубки або пожеж. Г.Б. Горшинський цьому фактору в лісах відводить незначну роль. Алелопатія, на його думку, виявляється у формі пригнічення проростання насіння при сильному зволоженні підстилки в кислично-папоротневому ялиннику. Затримка проростання досягає 20,5 % в порівнянні з контролем і 40% - порівняно з оптимальними умовами в лісі того ж типу. Проте до моменту проростання насіння ялин у природі вологість підстилки знижується до такого ступеня, при якому алелопатичне пригнічення змінюється алелопатичною стимуляцією. Тому відносне значення алелопатичного фактора не перевищує 3-4 % і ним можна знехтувати. Вміст фізіологічно активних речовин у коренях і ризосфері дерев, рослин, підстилки і лісовому ґрунті залежить від типу лісу і віку деревостану. Напруженість алелопатичного режиму в лісових угрупованнях протягом року змінюється досить однотипно. Максимуми

нагромадження колінів у середовищі ценозу припадають на розпал літа (липень) і на початок листопада-жовтень, мінімуми – на травень-червень і на вересень. Як правило, зниження рівня колінів співпадає з дощовими періодами; в сухі, бездощові декади напруженість алелопатичного режиму зростає. Протягом зимового періоду (жовтень-березень) запаси колінів у ґрунті здебільшого зростають. Несприятливі умови існування рослин, на думку Ю.В. Титова, підвищують роль алелопатичного фактора у взаємовідносинах рослин у деревних фітоценозах. По-перше, в таких умовах рослини більше виділяють у середовище токсичних метаболітів. По-друге, підвищується збереження метаболітів вищих рослин у зв'язку з погіршенням діяльності мікрофлори в середовищі. По-третє, в несприятливих для росту рослин умовах дія токсинів на ослаблений рослинний організм виявляється сильнішою [9, 13, 15].

Деревні рослини становлять особливий інтерес для вивчення накопичення колінів, тому що порівняно з трав'янистими видами вони довго існують на одному місці, утворюючи велику масу органічних речовин. Для прикладу розглянемо вплив посадки дуба на ріст кукурудзи, соняшника, сої і квасолі (рис. 2.4). Десятирічна лісосмуга з дуба звичайного знаходилася на північний схід від ділянок з культурними рослинами. Ділянки розміщено перпендикулярно до лісосмуги. Рослини, які знаходилися в безпосередній близькості до дубів, були дуже пригнічені, в міру віддалення від дуба ріст їх покращувався, на відстані 4-6 м вони досягали нормальної величини (як і на решті поля); в зоні 8-10 м від лісосмуги у кукурудза, соняшника і сої спостерігалася стимуляція росту, і далі від цієї зони рослини були нормального розміру.

Пригнічення виявляється не тільки в меншій висоті рослин перед збиранням врожаю, а й у вазі надземної маси та в зниженні врожайності.



Рис. 2.4. Ріст сої на різній відстані від лісосмуги

Пояснити пригнічення росту рослин поблизу лісосмуги конкуренцією за воду і світло не можна, тому що опадів було більш ніж досить. Грунт від весни до осені майже весь час знаходився у перезволоженому стані. Умови освітлення для поодинокі стоячих пригнічених рослин були набагато кращими, ніж для непригнічених рослин, які утворювати замкнутий стеблестій [9].

Можна було б припустити, що пригнічення спричинювалося конкуренцією з боку дуба за поживні речовини, проте вміст калію знижувався в напрямку від дуба до поля, нітрати виявлялися тільки в безпосередньому сусідстві з дубом, а вміст фосфорної кислоти, хоч і був поблизу дуба в декілька разів нижчим, ніж у полі, все ж був досить високим і не міг спричинювати таке різке зниження росту. І нарешті, зазначений факт стимуляції рослин на віддалі 8—10 м від дубів ніяк не можна пояснити конкуренцією. Наразі, цілком очевидно, що важливу роль в цих явищах відіграють фізіологічно активні речовини, які виділяються дубом. Наявність таких речовин у виділеннях дуба встановлена методом біотестів [11, 21, 24].

З наведених даних можна зробити висновок, що наразі накопичений достатньо значний експериментальний матеріал щодо алелопатичного впливу в найрізноманітніших біогеоценозах. Подальші дослідження принесуть, безперечно, додаткові факти, які дозволять твердити, що алелопатія —

надзвичайно поширене і важливе екологічне явище, яке потрібно враховувати при дослідженні природних рослинних угруповань. Розвиток методологічних підходів та використання сучасних методів та обладнання дозволять поглибити як фундаментальні дослідження, так і прикладні аспекти, зокрема практичне використання хімічної взаємодії у рослинництві відкритого та закритого ґрунту.

#### **2.4. Значення хімічної взаємодії в рослинництві**

В останні роки геоботаніками посилено розробляється вчення про агрофітоценоз, як про особливу форму рослинних угруповань [36]. В основі цього вчення лежать уявлення про взаємодію компонентів агрофітоценозу і ставиться завдання використання фітоценотичних закономірностей у рослинництві.

У класичній геоботаніці і фітоценології визначення фітоценозів і їх класифікацію провадять на базі провідних рослин — домінантів або едифікаторів, що становлять основу травостою і його найхарактернішу особливість. За характером домінантів можна зробити висновок про умови місцезростання: болото, ліс, степ, луки і т.п. Умови місцезростання мають першорядне значення у виникненні того чи іншого фітоценозу. Інакше кажучи, комплекс місцевих умов наперед визначає, яким фітоценозам тут бути. Внаслідок порушення природного вкриття після оранки, пожежі, витоптування тваринами тощо місце на якийсь час займають тимчасові піонерні угруповання, різні стадії перелогового заростання, які, поступово уповільнюючи свій розвиток, змінюють одна одну і все ближче нагадують «ідеал» — типове для даної місцевості рослинне угруповання [2, 33].

Отже, певним умовам місцезростання притаманні певні піонерні і ще більш певні термінальні угруповання, за якими можна розпізнавати ці умови місцезростання. І хоч екологічні умови первинні, а природні фітоценози — вторинні, використовувати для класифікації фітоценозів ознаки рослин-

домінантів цілком припустимо, тому що тут існує міцний природний зв'язок. До того ж домінанти тривалих угруповань самі є могутнім фактором зміни середовища.

Практично всі біогеоценози, що існують на земній поверхні, відчувають вплив людини. З кожним роком цей вплив зростає. А втім у програмах біогеоценологічних досліджень значення людської діяльності майже не враховується. А втім людина виявляє надзвичайно сильний вплив, який кількісно, а особливо якісно, зовсім відрізняється від впливу тварин [17, 34].

Людина не є частиною біогеоценозу, територія якого обмежується звичайно межами фітоценозу; вона, як правило, не живе в біогеоценозі, однак тепер не можна, мабуть, назвати на земній кулі угруповання, яке б тою чи іншою мірою не зазнало впливу людини. Навіть найвіддаленіші тундрові й тропічні лісові фітоценози знаходяться під впливом радіоактивних і інших забруднень. Величезні площі зазнали змін через ерозію, промислове забруднення, надто інтенсивне використання тощо. Чим далі, тим сильнішим виявляється вплив господарчої і безгосподарчої, несвідомої або й злочинної діяльності людини на рослинний і тваринний світ, а тому відкидати цей надзвичайно важливий чинник і розглядати біогеоценоз лише як чисто природне явище було б недоцільним і неефективним. В рослинництві закритого ґрунту і, особливо, в замкнених біологічних системах контролю з боку людини можуть підлягати в принципі майже всі фактори (рис. 2.5). З наведеної схеми видно, що коли для природних первинних або навіть вторинних угруповань можна обмежитися дослідженнями суто природних процесів взаємодії між рослинами, природного самопоновлення, значення інших біогенних і абіогенних факторів, то в інших ценозах все більше потрібно брати до уваги свідому (моделюючу) й побічну, несвідому (модифікуючу) діяльність людини [4, 12].

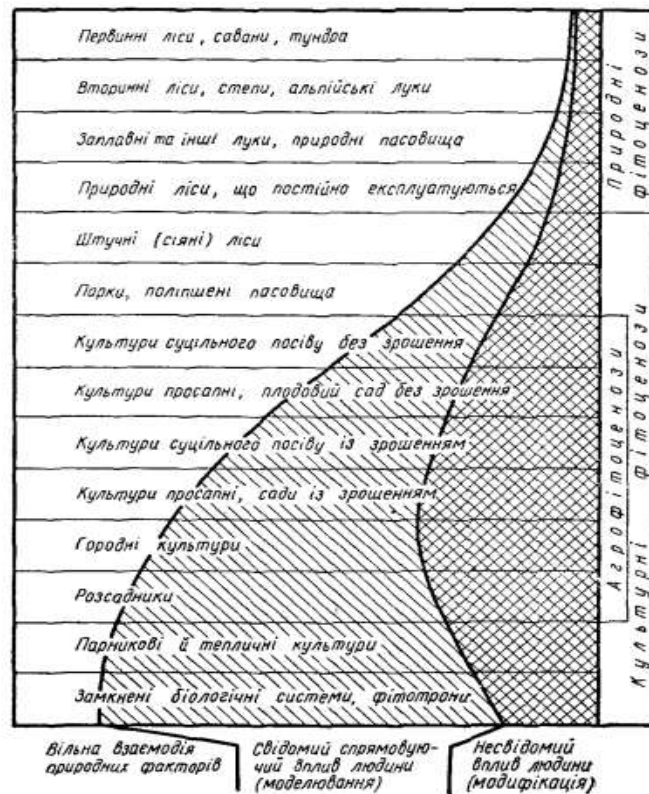


Рис. 2.5. Класифікація біогеоценозів залежно від ролі антропогенного фактора

Оскільки агрофітоценологія, як і будь-яка інша наука, має бути поставлена на службу потребам людства, то і поняття «агрофітоценоз», і завдання досліджень, що з цього впливають, повинні формулюватися під кутом зору практичної користі для людини. Якщо для дефініції агрофітоценозів брати притаманні для даної місцевості бур'яни, то агрофітоценологія вступить у протиріччя з практикою, яка ці бур'яни тотально знищує і тим самим вибиває основу з-під дій агрофітоценолога [34].

Одним з найважливіших наслідків алелопатії у рослинництві є необхідність чергування культур у сівозміні її неможливість монокультури. Між іншим, своєрідна «плодозміна» відбувається і в природних угрупованнях, однак там це буває само по собі. Внаслідок багатовікового досвіду сільське господарство твердо переконалося в необхідності плодозміни, розробило на підставі емпіричних спроб цілу низку заходів для подолання несприятливого впливу рослин самих на себе шляхом певного розташування на площі,

удобрення і т. д. і вивчило взаємну придатність рослин як попередніх, так і наступних культур. У багатьох випадках ці емпіричні знання, мабуть, пов'язані саме з алелопатичною взаємодією рослин, однак це ще не розкрито і сільське господарство використовує алелопатичні закономірності, нічого не знаючи про алелопатію.[2,19]

Передумовою для участі алелопатії у взаємодії між попередником і наступною культурою мають бути такі обставини:

- 1) інгібітори з коренів і листків з післяжнивних залишків прямо або після мікробного перетворення потрапляють у ґрунт;
- 2) ці речовини повинні накопичуватися в ґрунті в достатніх для фізіологічного ефекту кількостях;
- 3) інгібітори повинні зберігатися в ґрунті протягом періоду росту наступної культури, тобто близько року; вони мають бути досить стійкими проти мікробного або хімічного розкладання.

Як повідомив нам Д. Ф. Томашевський, ряд років він вивчав значення різних попередників для вирощування кукурудзи в умовах Лісостепу України і виявив негативний вплив ґрунту з-під цукрового буряка. Загальна картина пригнічення особливо чітко виявлялася на початку вегетації, коли відмінності у вазі надземної маси досягати 30 %. Після викидання султанів відмінності між варіантами поступово згладжувалися, так що в деякі роки врожай зерна і соломи був такий же, як і в контролі, хоч досягання рослин кукурудзи на ґрунті після буряка затримувалося на п'ять—сім днів.

Пригнічення росту кукурудзи після цукрового буряка було сильніше у посушливі роки і більш слабке — у вологі. Мінеральне удобрення не знімало гальмування росту. У вегетаційних і лабораторних дослідах Д. Ф. Томашевський показав, що кореневі виділення буряка негативно впливають на ріст кукурудзи.

Використання алелопатичних властивостей культурних рослин у генетиці, селекції, рослинництві та агротехніці становить, можливий резерв майбутнього підвищення продуктивності посівів і якості врожаю [2].

На підставі огляду багатьох досліджень можна сформулювати такі загальні закономірності. У рослин, що давно введені в культуру (доместикованих), алелопатична активність, як правило, значно нижча, ніж у відповідних дикорослих родичів. Так, найбільш давні культури — пшениця, овес, рис, виноград, тютюн, картопля, кукурудза — нагромаджують в своєму оточенні дуже невисокі кількості активних речовин. Культури молодші — жито, гречка, ячмінь, соняшник — і, особливо, зовсім нові — конюшина, люцерна, житняк, суданська трава, — а також більшість інтродукованих з природної флори рослин являються часто дуже активними в алелопатичному відношенні [14, 23].

Очевидно, алелопатичні властивості рослин по-різному проявлятимуться при різній густоті посіву. Відомо, що дорослі рослини пригнічують молоді екземпляри того ж виду. Таке внутрішньовидове пригнічення призводить, наприклад, до того, що прийом підсадки кукурудзи на місце рослин, які випали, якщо він провалиться пізніше, ніж за п'ять діб після появи сходів, практично марний — ці рослини врожаю не дадуть.

Підвищення алелопатичної активності у культивованих рослин становить значний інтерес з точки зору використання її для біологічної боротьби з бур'янами в сівозміні. Прикладами емпірично знайденої алелопатичної «прополки» можуть бути залишення землі для відновлення степової рослинності в часи перелогової системи землеробства або використання багаторічних трав, жита, гречки, суданки — відомих конкурентів бур'янів. Існують чіткі зв'язки між посіяною культурою і бур'янами, що з'являються під її вкриттям. Гірчиця польова (*Sinapis arvensis* L.) звичайний супутник вівса. І хоч овес за своїми екологічними вимогами дуже подібний до ячменю і інших злакових зернових, гірчиця саме в його посівах розвиваються найбільш буйно (рис. 2.6). Невелика домішка бур'янів може стимулювати ріст і підвищувати врожайність культурної рослини. Цей факт, достовірно встановлений багатьма дослідниками, зайвий раз свідчить про те, що у взаємовідношеннях між культурними рослинами і бур'янами

існує не лише «конкуренція» за умови життя, а й неспецифічні алелопатичні впливи, які, як ми знаємо, при невеликих концентраціях діючих речовин можуть бути сприятливими [5, 11, 19].



Рис. 2.6. Ріст і розвиток гірчиці польової під озимим житом (1), озимією пшеницею (2), під ячменем (3), і вівсом (4).

Підсумовуючи, можна вказати такі шляхи практичного використання алелопатичних властивостей культивованих рослин по відношенню до засмічуючих видів:

1) пряме пригнічення бур'янів інтенсивною алелопатично активною культурою із врахуванням специфічної здатності кожного виду і сорту очищати ґрунт від бур'янів; цей шлях використовуються в сівозміні відповідно до засміченості земельного вгіддя;

2) посів культури, що провокує появу сходів бур'янів з насіння, яке знаходиться у стані спокою, з розрахунком, що бур'яни будуть скошені на зелений корм у вегетуючому стані, загинуть від морозу при підзимньому посіві або будуть знищені ще якимсь іншим способом разом з культурою;

3) використання бур'янів як домішки до посіву для підвищення якості її кількості врожаю або кормової вартості післяжнивних залишків [2, 29, 34].

### РОЗДІЛ 3

## СУЧАСНА МЕТОДОЛОГІЯ АЛЕЛОПАТИЧНИХ ДОСЛІДЕНЬ

Алелопатія – це біологічна дисципліна, яка вивчає закономірності біохімічних взаємодій рослин при спільному рості в біогеоценозах та агрофітоценозах через кругообіг біологічно активних речовин (Гродзинский, 1991). Алелопатія як природне явище передбачає безпосередній або опосередкований вплив рослин на процеси росту та розвитку інших рослин через виділення у довкілля алелопатично активних речовин (Torres et al., 1996). Опосередкований вплив може включати біохімічні взаємодії вищих рослин з водоростями, мікроорганізмами, комахами, а також зміни фізичних та хімічних характеристик ґрунту, які, в свою чергу, впливають на ріст, розвиток та розподіл вищих рослин в угрупованнях (Amb et al., 2016).

Більшість досліджених на сьогодні явищ алелопатичних взаємодій у природних та агроекосистемах пов'язують саме з опосередкованою дією рослини-донора на рослину-акцептор. До алелопатично активних речовин відносять вторинні метаболіти, що синтезуються рослинами, мікроорганізмами, вірусами, грибами та впливають на ріст та розвиток рослинних систем на різних рівнях організації, включаючи стимулювальний та пригнічувальний ефекти (Torres et al., 1996). До алелопатично активних речовин можуть бути віднесені й первинні метаболіти біологічних організмів (наприклад, карбонові та амінокислоти), які виступають у ролі екологічних сигналів, а не поживних речовин (Гродзинский, 1991).

Алелопатично активні речовини можуть потрапляти в довкілля різними шляхами через випаровування, виділення надземних частин та коренів (активні – екsudати, пасивні – дифузати), вилуговування з опаду (сапроліни). Як природні сполуки алелопатично активні речовини легко розкладаються у ґрунті; період напіврозпаду може коливатися від декількох годин до декількох місяців. Це пов'язано з їх концентрацією, типом ґрунту, складом ґрунтових ферментів і мікробоценозу (Матвеев, 1994).

Сучасними науковими дослідженнями доведено, що алелопатичні взаємодії контролюють чисельність та розподіл видів у рослинних угрупованнях. Зокрема, встановлено певну роль алелопатично активних речовин у високій конкурентній здатності інвазійних рослин, таких як водяний гіацинт *Eichhornia crassipes* Mart. (Zheng et al., 2015), волошка плямиста *Centaurea maculosa* Lam. (Broeckling et al., 2008), амброзія полинолиста *Ambrosia artemisiifolia* L. (Beres et al., 2002), далекосхідна гречка японська

*Reynoutria japonica* Houtt. (Serniak, 2016) та її гібрид *Reynoutria*×*bohemica* (Murrell et al., 2011), золотарник канадський *Solidago canadensis* L. (Abhilasha et al., 2008). Грунтовтома, спричинена тривалим вирощуванням монокультур сільськогосподарських та декоративних рослин, також може бути значною мірою зумовлена алелопатичним чинником. Так, при тривалому вирощуванні монокультури люцерни, конюшини, люпину в ґрунті можуть накопчуватися фітотоксичні концентрації сапонінів; пшениці, жита, кукурудзи – бензоксазинони та фенольні кислоти; сорго – сорголеон тощо.

Вирішити проблему алелопатичної ґрунтовтоми в агроекосистемах та підвищити їхню продуктивність можна, впровадивши сівозміни та полікультури з алелопатично сумісних видів сільськогосподарських рослин (Cheng et al., 2015). Алелопатично активні речовини відзначаються певною видоспецифічністю, тобто неоднозначно впливають на різні види рослин. Це використовується для розроблення екологічно безпечних заходів щодо контролю бур'янів. Наприклад, бензоксазиноїди пшениці, жита та кукурудзи пригнічують головним чином дводольні бур'яни, тоді як представники родини тонконогових порівняно толерантні до цих сполук. Подібні властивості притаманні сорголеону – алкалоїду кореневих виділень сорго (*Sorghum bicolor*), який нині застосовують як біогербіцид (Cheng et al., 2015).

Дослідженнями останніх років доведено, що вирішення завдань, пов'язаних з відновленням природної рослинності (зокрема аборигенних лісів, лучно-степових фітоценозів), збереженням фіторізноманіття та популяцій рідкісних та зникаючих видів рослин потребує врахування алелопатичного чинника (Zeng et al., 2008). Фахівці різних біологічних напрямів усвідомлюють необхідність застосовувати алелопатичні методи для вирішення широкої низки наукових проблем.

Як науковий напрям, алелопатія формувалася на перетині декількох біологічних дисциплін: екології, фізіології та біохімії рослин, геоботаніки, мікробіології, ґрунтознавства тощо. Тому методологічна база алелопатії включає як класичні методи названих наук, так і синтетичні підходи, що поєднують декілька дисциплін, наприклад, геоботаніку та фізіологію рослин тощо. Зазвичай алелопатичні дослідження розпочинаються з польових спостережень за особливостями розподілу особин рослин у межах ценопопуляцій або ценотичних позицій останніх в угрупованнях. Кожний фітоценоз характеризується певним біологічним середовищем, яке, за аналогією зі світловим, водним, тепловим, називають "алелопатичним режимом". Алелопатичний режим – це складний динамічний за кількісним та якісним складом комплекс алелопатично активних речовин, що формується

внаслідок накопичення та трансформації виділень рослин, які складають фітоценоз, та їх гетеротрофних консортів (Матвеев, 1994). Алелопатичний режим угруповання розглядають як алелопатичний чинник, тобто екологічний чинник, який впливає на склад і динаміку рослинних угруповань поряд з іншими чинниками середовища (Матвеев, 1994). Відомо, що види з високим алелопатичним потенціалом зазвичай ростуть поодинокі, інколи утворюють навколо себе добре помітні зони пригнічення росту сусідніх рослин. Прикладом таких видів можуть слугувати соняшник (*Helianthus annuus* L.), батат (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.), аспарагус (*Asparagus officinalis* L.), горіх (*Juglans nigra* L.), щучка дерниста (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.), адоніс волзький (*Adonis wolgensis* Steven ex DC), катран татарський (*Crambe tataria* Seb.), цератіола ериковидна (*Ceratiola ericoides* Michx.) (Гродзінський, 1970; Матвеев, 1994; Hewitt et al., 2008) та ін. Середньоактивні успішно захоплюють нові місцезростання й можуть утворювати монодомінантні зарості з незначною представленістю інших алелопатично толерантних видів рослин.

Проте внаслідок акумуляції у ґрунтовому середовищі фітотоксичних концентрацій алелопатично активних речовин через декілька років на старих місцях таких угруповань можна помітити ознаки самозрідження та поступового заселення іншими видами рослин. Ці види можуть бути домінантами проміжних стадій 11 сукцесій, проте нетривалий час. Прикладами рослин із середнім рівнем алелопатичної активності є куничник наземний (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth), пирій повзучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), конюшина повзуча (*Trifolium repens* L.), спориш звичайний (*Polygonum aviculare* L.) (Гродзінський, 1970).

Види рослин із низьким алелопатичним потенціалом включають едифікаторів клімаксових угруповань, наприклад, представники роду ковила (*Stipa* sp.), тонконіг лучний (*Poa pratensis* L.) та однорічний (*P. annua* L.), пажитниця багаторічна (*Lolium perenne* L.), фацелія (*Phacelia tanacetifolia* Benth.), липа серцелиста (*Tilia cordata* Mill.), клен гостролистий (*Acer platanoides* L.), робінія звичайна (*Robinia pseudoacacia* L.) (Гродзінський, 1970; Матвеев, 1994; Lickfeldt et al., 2001) та ін. Фото 1. Чорнобривці й томати – приклади видів з високим алелопатичним потенціалом. Завдяки цьому вони пригнічують розвиток бур'янів Фото 2. Високий алелопатичний потенціал золотарнику канадського – однієї з найбільш інвазивних рослин у Європі, дає можливість цьому виду витіснити аборигенну рослинність.

Залежно від проблематики досліджень, наступним етапом після польових спостережень можуть бути польові або вегетаційні факторні експерименти, які дають змогу оцінити можливий внесок алелопатичного

чинника у досліджуваних явищах. Далі, у разі виявлення алелопатичних взаємодій, переходять до більш поглибленого аналізу біологічної активності та хімічної природи діючих речовин.

Іноді застосовують інший методологічний підхід: після формулювання гіпотези щодо можливої участі алелопатичного чинника проводять скринінг алелопатично активних речовин з різних органів, опаду (або підстилки) та ґрунту ризосфери в лабораторних тестах. Визначають найбільш активні фракції діючих речовин та аналізують їхню хімічну природу. Заключним кроком обох підходів є модельні польові або лабораторні досліди, які імітують досліджені алелопатичні явища. Наприклад, діючі речовини вносять у середовище навколо рослини-акцептора. При цьому бажано дослідити їхній біологічний ефект не тільки на вищі рослини, а й на ґрунтові мікроорганізми, кислотність ґрунтового розчину, біодоступність елементів мінерального живлення. Важливим чинником також є персистентність алелопатично активних сполук у довкіллі.

### **3.1. Методи польових досліджень**

Алелопатичні взаємодії між рослинами можна вивчати безпосередньо в середовищі природних або керованих фітоценозів. Для цього застосовують геоботанічні методи оцінювання розподілу та життєвого стану ценопопуляцій залежних видів рослин за різної щільності або відстані до рослин діючого виду (донора алелопатично активних речовин). Польові спостереження можуть допомогти виявити алелопатично активні види рослин, визначити характер (стимуляцію або інгібування) їхнього впливу на залежні види, а також оцінити алелопатичну чутливість останніх до алелопатичного фактора. Завдяки методам, зібраним у цьому розділі, можна краще зрозуміти екологічні механізми, які зумовлюють структуру та динаміку рослинних угруповань.

#### **Польові експерименти з підсівом (підсаджуванням) рослин-фітометрів**

**Призначення методики.** Можна оцінити алелопатичний режим природних та культурних фітоценозів у динаміці (сезонній, порічній тощо).

**Хід роботи.** Спеціально підібрані за видовом та/або екоморфним складом тест-рослини (фітометри) підсівають у природні або культурні фітоценози. Зазвичай застосовують культурні однорічники, наприклад соняшник, бобові та капустяні культури. У межах дослідженого фітоценозу закладають паралельно трансекти (довжиною 40 м і більше) на відстані,

достатній, щоб уникнути впливу рослинності суміжних пробних ділянок. Уздовж трансект закладають пробні ділянки (розміром від 1 м<sup>2</sup> і більше, залежно від екоморфотипу залежних і діючих видів рослин). Інші види рослин регулярно видаляють скошуванням їхніх надземних частин. Підземні частини залишають, щоб не порушувати ґрунтову мікрофлору та фауну, а також кореневі системи діючого та залежних видів. Пробні ділянки мають вирізнятися за рясністю діючого виду (наприклад, з проєктивним покриттям 0–5%, 5–25%, 25–50%). На 29 кожній ділянці реєструють характеристики ґрунту (вміст води, вміст поживних речовин, рН) та умови освітлення для рослин-фітометрів. Перед підсівом (підсаджуванням) рослин-фітометрів поверхню ґрунту звільняють від опадів, мохів, інших видів рослин, окрім діючого (скошених надземних частин). Насіння тест-рослин підсівають на звільнене місце на пробних ділянках на однаковій відстані від рослин діючого виду. Після появи проростків залишають 10–20 рослин-фітометрів на пробну ділянку. Решту проростків виполюють. Щонайменше тричі протягом вегетаційного сезону визначають відсоткове проєктивне покриття діючого виду та показники життєвого стану фітометрів (кількість рослин, які вижили, висоту надземних пагонів, площу поверхні листків, швидкість наростання надземної маси, кількість генеративних органів, вміст фотосинтетичних пігментів у листках тощо). У кінці вегетаційного сезону скошують надземні частини фітометрів і визначають їхню фітомасу.

**Статистичний аналіз результатів.** Вплив діючого виду на показники життєвого стану рослин фітометрів визначають за допомогою дисперсійного та кореляційного аналізів. У разі значної кількості зареєстрованих морфометричних та фізіологічних показників, спочатку застосовують метод головних компонент (Principal Component Analysis (PCA)), для того щоб визначити найбільш інформативні (ключові) показники життєвого стану рослин-фітометрів. Ці показники використовують для подальшого аналізу. Наступним етапом аналізують вплив абіотичних чинників середовища (вмісту води, поживних речовин, рН, рівня освітленості тощо) на рясність діючого виду та ключові показники життєвого стану рослин-фітометрів. Для цього можна застосовувати метод головних компонент (таблиці парних коефіцієнтів кореляцій Спірмена ( $r$ )). Кореляційний зв'язок вважають істотним у разі  $|r| > 0,7$  (Dormann et al., 2013). Також достовірність та силу впливу досліджених чинників можна оцінити за допомогою дисперсійного аналізу. Виявлені залежності впливу абіотичних чинників середовища на 30 діючі та залежні види порівнюють з результатами кореляційного та дисперсійного аналізів впливу рясності діючого виду на життєвий стан рослин-фітометрів.

### 3.2. Модельні вегетаційні досліді

Веgetаційні експерименти передбачають дослідження основних життєвих функцій рослин, а також процесів, що відбуваються в системі «ґрунт — рослина» за контрольованих умов середовища протягом певного часу (від кількох днів до кількох років). Для цього застосовують спеціальні будиночки під склом або кліматичні камери для вирощування рослин. За вегетаційного методу експериментальними одиницями слугують посудини, які заповнюють ґрунтом, піском, перлітом або іншим субстратом. Основною перевагою вегетаційного методу є те, що він дає змогу виділити окремі чинники з комплексу екологічних чинників середовища й детально дослідити їхній вплив на рослину та параметри ґрунту ризосфери за повного контролю решти чинників.

#### Оцінювання алелопатичної активності летких алелопатично активних речовин у вегетаційних дослідіах

**Призначення методики.** Дає змогу вивчити вплив летких алелопатично активних речовин на ріст, розвиток, фізіологобіохімічні показники життєвого стану рослин-акцепторів у вегетаційних дослідіах.

**Реактиви, розчини, середовища, вимоги:** субстрат для вирощування рослин, насіння тест-рослин.

**Посуд, устаткування:** прозора (скляна або пластикова) камера, клейка стрічка, посуд для вирощування рослинакцепторів, налофанова або поліетиленова кришка (або плівка, ширша за отвір камери)

**Початкові операції, відбір та підготовка зразків.** Перед закладкою дослідів субстрат для вирощування рослин стерилізують та просіюють через сито з отворами 2 мм. Насіння тест-рослин стерилізують 3% гіпохлоритом натрію протягом 15 хв. Стерилізоване насіння промивають дистильованою водою та переносять до чашок Петрі (діаметром 9 см) зі зволженим фільтрувальним папером і пророщують при температурі 25–28 °С у темряві. Хід роботи Свіжозібрані надземні частини або корені рослини-донора у кількості 2–10 г (за масою сирої речовини) на 1 л об'єму герметичного скляного (або виробленого з прозорого пластику) контейнера закріплюють клейкою стрічкою до налофанової (або поліетиленової) кришки (рис. 2.7). Через кожні 2 доби рослинний матеріал замінюють на свіжий. Замість рослинного матеріалу можна застосовувати синтетичні аналоги летких алелопатично активних сполук або розчин ефірної олії в етанолі. В останньому випадку шматок фільтрувального паперу (2 × 1 см) просочують 1 мл

дослідного розчину (або лише етанолом для контрольного оброблення), витримують кілька секунд поза камерою для 60 випаровування етанолу, а потім підвішують до кришки, яку герметично заклеюють до камери. Кожні 2 доби шматок фільтрувального паперу, просочений дослідним розчином, поновлюють. Посуд для вирощування тест-рослин наповнюють підготовленим (стерилізованим та просіяним) субстратом (піском, ґрунтосумішшю, перлітом тощо). Простерилізоване та промите насіння тест-рослин висівають у вегетаційні посудини у кількості 25 насінин на одну посудину. За необхідності кінці кришки заклеюють клейкою стрічкою. Тест-рослини культивують при контрольованих умовах температури, освітлення та вологості.

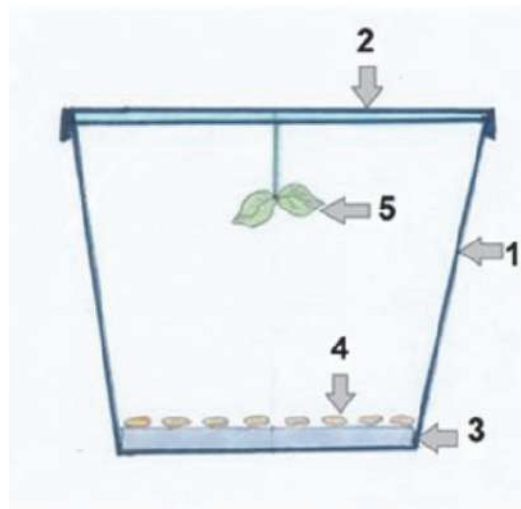


Рис. 3.1. Схема вегетаційного дослідження, що моделює вплив летких алелопатично активних речовин: 1 – прозорий контейнер; 2 – кришка з налофану; 3 – посуд із субстратом; 4 – насіння тест-рослин; 5 – свіжозібрані частини рослини-донора

Протягом періоду культивування тест-рослин рахують кількість пророслого насіння, проростків, що вижили. Наприкінці дослідження тест-рослини виймають із субстрату, визначають висоту надземної частини, довжину кореневої системи, кількість бічних корінців, масу сухої речовини надземних частин та коренів тощо. Алелопатичну активність визначають, застосовуючи показник відносного алелопатичного ефекту (RAE – relative allelopathic effect), який запропонували для визначення інтенсивності алелопатичного впливу на проростання насіння та ріст сянців (Gavinet et al., 2019; Hashoum et al., 2017). Індекс RAE розраховували як  $(O-C) / C \times 100$ , де  $O$  – значення ознаки рослини (проростання чи зростання) за впливу алелопатичних сполук, а  $C$  – середнє значення цієї ознаки за умов контролю. Негативне значення RAE вказує на гальмівний ефект, тоді як позитивне

значення RAE вказує на стимулюючий ефект. **Оброблення та представлення результатів.** Відмінності у швидкості проростання насіння та морфометричних показниках росту надземних частин та коренів оцінюють за допомогою дисперсійного аналізу з подальшим оцінюванням рівня значимості результатів, застосовуючи загальноприйняті статистичні критерії.

### **3.3. Вибір зразків рослинного матеріалу, ґрунт у та отримання алелопатично активних виділень у польових умовах**

Вивченню хімічної природи алелопатично активних речовин або оцінюванню їхньої біологічної активності у лабораторних експериментах передують збирання зразків рослинного матеріалу або ґрунту. Отримання репрезентативних зразків потребує використання відповідних методів відбору залежно від типу досліджуваного матеріалу та методів екстракції алелопатично активних речовин. У цьому розділі окреслено основні вимоги до відбору зразків рослинного матеріалу й ґрунту, а також методи отримання виділень (активних та пасивних) надземних частин та коренів у польових умовах для подальшого аналізу їх алелопатичної активності або хімічної природи.

#### **Вилуговування алелопатично активних речовин із листків**

**Призначення методики.** Дає змогу отримати для подальшого аналізу алелопатично активні речовини, які вимиваються опадами з листків. Окрім безпосередньо екзометаболітів листків та пагонів, отримана суміш може містити екзометаболіти мікроорганізмів філосфери, біотрофних консортів, що максимально наближує склад діючої суміші до польових умов.

**Посуд, устаткування:** горизонтальні рамки 1×1 м або 50×50 см на підставках, поліетиленова плівка, марля або капронова тканина.

Метод 1.

**Хід роботи.** Під кронами дерев або чагарників установлюють горизонтальні рамки (1×1 м) на підставках, обтягнуті поліетиленовою плівкою у формі лійки таким чином, щоб дощові опади, просочуючись крізь крону дерев, стікали у спеціальну посудину під лійкою. Зібрані дощові змиви використовують для поливу дослідних рослин. В контролі рослини поливають дощовою водою, зібраною на відкритому місці (або дистильованою водою).

## Метод 2.

**Хід роботи.** На дерев'яну рамку (50×50 см) натягують марлю (або капронову тканину). З нижнього боку на рамку натягують поліетиленову плівку у формі лійки, подібно до попереднього методу. Рамку укріплюють на підставках у горизонтальному положенні. Кінець лійки з поліетиленової плівки поміщають у посудину. На марлю (або капронову тканину) рівномірно розкладають свіжозібрані листки в кількості, яка відповідає щільності листового покриву на 0,25 м<sup>2</sup> у даному фітоценозі. Листя піддають штучному дощуванню за допомогою пульверизатора та дистильованої води. Рідину, яка стікає з листків, збирають у посудину та використовують для поливу дослідних рослин. У контрольному варіанті тест-рослини поливають відповідною кількістю дистильованої води. Кількість води для дощування визначається, виходячи з кількості опадів у середньому за один дощовий день (з травня по серпень) у даному регіоні. Після збирання дощових опадів марлю (або капронову тканину) ретельно прополіскують у дистильованій воді.

### **3.4. Методи експрес-оцінювання алелопатичної активності (біотести)**

Методи біотестування дають змогу здійснити експрес-оцінювання біологічної активності рослинного матеріалу або зразків ґрунту по відношенню до модельних видів рослин (тестоб'єктів). Цю групу методів, зазвичай, застосовують для первинного оцінювання фізіологічних механізмів алелопатичних взаємодій, а також на початкових стадіях виділення та ідентифікації хімічної природи діючих речовин. Зокрема, оцінювання біологічної активності фракцій екстрактів з рослинного матеріалу, отриманих послідовним екстрагуванням розчинниками зі зростаючою полярністю, дає можливість зробити попередні висновки щодо хімічної природи досліджуваних сполук. Методами біотестування за мінімальний проміжок часу та з мінімальними затратами оцінюють характер фізіологічної дії алелохімікатів (стимулювання або інгібування), залежність фізіологічного ефекту від концентрації, а також порівнюють дані, отримані різними дослідниками (у разі застосування ними однакових біотестів), щодо алелопатичної активності різних за походженням та хімічною природою діючих речовин.

### **Оцінювання алелопатичної активності водорозчинних речовин ґрунту**

**Призначення методики.** Дає змогу швидко оцінити алелопатичну активність водорозчинних речовин ґрунту.

**Реактиви, розчини, середовища, вимоги:** дистильована вода, насіння тест-рослин: крес-салату (*Lepidium sativum* L.), амаранту (*Amaranthus paniculatus* L.), огірка (*Cucumis sativus* L.) та пшениці (*Triticum aestivum* L.).

**Посуд, устаткування, обладнання:** чашки Петрі, скляні плоскодонні колби, сито з отворами діаметром 2 мм, фільтрувальний папір, лабораторна центрифуга, термостат. **Початкові операції, відбір та підготовка зразків:** Відсортоване насіння висівають на фільтрувальному папері, зволоженому дистильованою водою, і ставлять у термостат для пророщування при температурі 26 °C протягом 18 год. Ґрунт попередньо просіюють через сито з отворами діаметром 2 мм.

**Хід роботи.** Водорозчинні речовини ґрунту вивільнюються шляхом екстрагування водою у вагово-об'ємному співвідношенні 1:1 (50 г ґрунту та 50 мл води) чи 1,5:1 (75 г ґрунту та 50 мл води) або, краще, 2:1 (100 г ґрунту та 50 мл води) протягом 24 год. В останньому випадку вода майже повністю утримується ґрунтом. Після настоювання суспензію центрифугують при 6–8 тис. обертів за хвилину протягом 10–15 хв. Водну витяжку зливають та аналізують. Проростки, корені яких досягли довжини 3–5 мм, по 20 (крессалат, амарант) або 15 (пшениця, огірок) штук уміщують у чашку Петрі з фільтром, який попередньо зволожують 5 мл витяжки з ґрунту, у контролі – 5 мл води (або витяжки з контрольного ґрунту). Перед зволоженням на фільтрі м'яким простим олівцем відмічають варіант та повторність досліду. Чашки Петрі ставлять у термостат і через добу (для крес-салату та амаранту) або 48 год. (для пшениці та огірка) вимірюють довжину коренів і колеоптилів (для пшениці). Запис результатів досліду необхідно починати з контрольних даних. Оброблення та представлення результатів Алелопатичну активність водорозчинних речовин ґрунту виражають як приріст коренів та колеоптилів проростків тест- 76 рослин у відсотках по відношенню до приросту контрольних проростків (на воді або на витяжці з контрольного ґрунту), який береться за 100%.

**Коментарі.** Оскільки водозатримна здатність відрізняється залежно від типу ґрунту, отримання ґрунтової витяжки найбільш наближеної до концентрації алелопатично активних речовин у природних умовах, викликає певні складнощі. В цілому чим вища концентрація витяжки, тим більше вона наближена до ґрунтового розчину в природних умовах. Крім того, не всі

алелопатично активні речовини можуть вилугуватися водою. Як правило, пшениця є найбільш толерантною тест-рослиною.

## РОЗДІЛ 4

### АЛЕЛОПАТИЧНА АКТИВНІСТЬ ВИДІВ ГАРНОКВІТУЧИХ КУЩІВ, ПРЕДСТАВЛЕНИХ В ОЗЕЛЕНЕННІ МІСТА КИЄВА

Київ, як сучасний мегаполіс, є урбоекосистемою, створеною штучно природними і антропогенними комплексами. Вона відрізняється від природних екосистем, які самостійно підтримуються, через порушені біогеохімічні цикли, велику кількість неутилізованих відходів та перевагу гетеротрофних організмів. Отже, головними завданнями сучасного містобудування є планування "зелених островів" та "екологічного каркасу" в місті, а також підтримка фітоценозів (продуцентів). Щоб поліпшити стан міського середовища, необхідно вивчити та захистити ці екосистеми, а також зберегти їх біорізноманіття. Вибір правильних рослин для оптимізації паркових насаджень, з урахуванням їх властивостей та біологічної сумісності, є складним питанням, яке впливає на стійкість, тривалість життя та декоративність насаджень. У цьому контексті важливо враховувати алелопатичні особливості гарноквітучих кущів, які впливають на їх спільний ріст. Алелопатія, яка виникла на стику геоботаніки і фізіології рослин, є науковим напрямом біології, вивчає хімічну взаємодію між рослинами. Ця молода галузь біологічної науки поєднує класичну геоботаніку, яка досліджує вплив організмів у фітоценозах, з експериментальною фізіологією рослин.

**Об'єкт дослідження** – гарноквітучі кущі, що представлені в озелененні парків Києва.

**Мета дослідження** – визначити приналежність видів гарноквітучих кущів, що представлені в озелененні Києва, до відповідної групи алелопатичної активності.

**Об'єктами досліджень** були гарноквітучі кущі, що представлені в озелененні парків Києва. Інвентаризація зелених насаджень проводилась згідно з інструкцією з технічної інвентаризації. Для визначення алелопатичних властивостей застосовувалась методика біопроб. Для проведення біотестів з використанням дифузатів надземних частин рослин були взяті листки, стебла та квіти гарноквітучих кущів, що зростають у центральних парках міста (Маріїнський парк, Хрещатий парк, Міський сад, Парк слави, Аскольдова могила). Для визначення алелопатичних властивостей ґрунту було досліджено матеріал, взятий з верхнього шару під дослідними рослинами, а як

контрольний - ґрунт за межами крони, тобто поза алелопатичним полем рослини.

Окрім рекомендованої концентрації витяжки, отриманої із змивів надземних частин досліджуваних видів та ґрунту – 1:10, проведено дослідження з використанням дифузатів, співвідношення яких становило 1:50, 1:100 та 1:200. Саме такі співвідношення, на думку вчених, є найбільш наближеними до існуючих умов зростання рослин. Тест-об'єктом дослідження було пророщене насіння *Lepidium sativum* L. та *Raphanus sativus* L. var. *Radicula* Pers. Повторюваність досліду була трикратна та відповідала фенологічним фазам розвитку рослин (масове обліщення, масове цвітіння, початок опадання листя). Алелопатичну активність дослідних розчинів виражено в УОК (умовних одиницях по кумарину) відповідно до методики А.М. Гродзинського (1965).

Для розрахунку індексу алелопатичної активності використано формулу

$$A = (Lk - Lo)/Lk,$$

де: А – алелопатична активність виду; Lk – довжина проростання тест-об'єктів контролю; Lo – довжина проростання тест-об'єктів досліду. Далі отримані результати оцінено відповідно до шкали, запропонованої Н.М. Матвєєвим, згідно з якою, за активністю фізіологічних виділень рослини поділяють на три групи:

- алелопатично сильноактивні (500 УОК та більше)
- алелопатично середньоактивні (300-500УОК)
- алелопатично малоактивні (0-300 УОК).

**Результати дослідження.** За період досліджень 2009-2014 рр. проведено інвентаризацію гарноквітучих кущових рослин у 100 парках Києва. За результатами наших спостережень та виконаних робіт з інвентаризації рослин виявлено, що паркові насадження Києва представлені 21 видом цієї категорії кущів (табл.). Після проведення всіх лабораторних досліджень та обчислень методами математичної статистики отримано результати, які представлено в таблиці.

Назва рослини			
	сильно активні (500 УОК та більше)	середньо активні (300-500 УОК)	мало активні (0-300 УОК)

<i>Chaenomeles maulei</i> C.K. Schneid.	+		
<i>Cornus mas</i> L.		+	
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.	+		
<i>Deutzia scabra</i> Thunb.			+
<i>Forsythia europea</i> Deg. et Bald.	+		
<i>Forsythia suspensa</i> (Thunb.) Vahl.	+		
<i>Hydrangea arborescens</i> L.	+		
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	+		
<i>Mahonia agguifolium</i> Nutt.	+		
<i>Philadelphus coronarius</i> L.			+
<i>Physocarpus opulifolius</i> L.		+	
<i>Potentilla fruticosa</i> L.	+		
<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	+		
<i>Sambucus nigra</i> L.		+	
<i>Swida alba</i> (L.) Opiz.	+		
<i>Spiraea japonica</i> L.		+	
<i>Spiraea media</i> Fr.Schmidt	+		
<i>Syringa vulgaris</i> L.	+		
<i>Tamarix ramosissima</i> Ledeb.			+
<i>Viburnum opulus</i> L.	+		
<i>Weigela florida</i> DC.			+

Відповідно до даних, наведених у табл., можна зробити висновок, що переважна більшість видів гарноквітучих кущів, які використовуються в озелененні Києва, мають високі показники УОК і належать до групи алелопатично сильно активних рослин. Це такі види, як *Mahonia agguifolium* Nutt., *Spiraea media* Fr.Schmidt, *Chaenomeles maulei* C.K. Schneid., *Hydrangea arborescens* L., *Viburnum opulus* L., *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl., *Forsythia europea* Deg. Et Bald., *Syringa vulgaris* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Rosa rugosa* Thunb., *Potentilla fruticosa* L., *Ligustrum vulgare* L., *Swida alba* (L.) Opiz.

Проте більшість вчених згодна, що для отримання більш об'єктивних результатів алелопатичної активності видів, крім стандартної концентрації 1:10, доцільно використовувати концентрації, які найбільше наближені до природних умов зростання рослин. Наші дослідження показали, що алелопатична активність дослідних видів кущів залежить від зменшення концентрації розчину. Зниження концентрації фізіологічно активних речовин у витяжках призводить до зменшення пригнічення росту коренів. Навіть при концентрації 1:200 деякі дослідні види показали протилежні результати

алелопатичної активності. Наприклад, *Rosa rugosa* Thunb. та *Chaenomeles maulei* С.К. Schneid. виявилися активними інгібіторами росту *Lepidium sativum* L., тоді як *Philadelphus coronarius* L. сприяв його проростанню порівняно з контролем. Крім того, було помічено, що дифузати надземних частин рослин змінювали свою інгібіторну здатність залежно від фази фенологічного розвитку дослідних рослин. Алелопатична активність досягала максимального значення близько середини вегетаційного сезону і зменшувалася, коли рослини готувалися до зимового спокою.

Дослідження показали, що індекс алелопатичної активності гарноквітучих кущів зменшується в такій послідовності: *Rosa rugosa* Thunb., *Viburnum opulus* L., *Syringa vulgaris* L., *Chaenomeles maulei* С.К., *Ligustrum vulgare* L., *Potentilla fruticosa* L., *Spiraea media* Fr. Schmidt, *Forsythia europaea* Deg. et Bald., *Mahonia agguifolium* Nutt., Schneid., *Hydrangea arborescens* L., *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl., *Cotinus coggygria* Scop., *Swida alba* (L.) Opiz., *Cornus mas* L., *Sambucus nigra* L., *Spiraea japonica* L., *Physocarpus opulifolius* L., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Deutzia scabra* Thunb., *Weigela florida* DC., *Philadelphus coronarius* L.

**Висновки** наших досліджень показали залежність росту коренів тест-об'єкта від концентрації фізіологічно активних речовин витяжки з надземних частин рослин і ґрунту. Також було виявлено зміну алелопатичної активності гарноквітучих кущів залежно від фази їх фенологічного розвитку.

Використання індексу алелопатичної активності гарноквітучих кущів дало можливість класифікувати дослідні види за рівнем їх активності. Найбільш активний вид – *Rosa rugosa* Thunb., найменш активний – *Philadelphus coronarius* L.

Загалом, серед досліджених видів гарноквітучих кущів, які зустрічаються в парках Києва, 62% належать до групи алелопатично активних видів, 19% до групи середньоактивних та 19% до групи малоактивних видів.

**СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ**

1. Берестецкий, О., Возняковская, Ю., та Доросинский, Л. (1984). *Биологические основы плодородия почв.* – М.: Колос, – 287 с.
2. Бойко П.І., Коваленко Н.П. (2006). *Алелопатична активність і екологічний стан ґрунту та посівів у сівозмінах // Зб. наукових праць Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України.* – Київ, – С. 34-38.
3. Возняковская, О. (1990). *Некоторые аспекты взаимодействия здоровых растений с микроорганизмами // Алелопатия и продуктивность растений.* – Киев: Наукова думка, – 119 с.
4. Волкогон, В. (1997). *Особенности формирования азотфиксирующих ассоциаций бактерий с травами та регулювання їх активності : Автореф.дис. ... д-ра с.г. наук.* – К., –36 с.
5. Головка, Э., Биляновская, Т. та Воробей, И. и др. (1999). *Алелопатия культурных растений // Физиология и биохимия культ. растений.* – Т.31. №2 с.103-110.
6. Головка, Э. (1984) *Микроорганизмы в алелопатии высших растений.* – Киев: Наукова думка, -200 с.
7. Гордній, М., Шикуча, М., Гудков І.М. та ін. (1993). *Агроекологія.* К.: Вища школа, – 414 с.
8. Грахов, В. (2014). *Сучасні світові досягнення в дослідженнях з алелопатії / Ecologj and noospherologj, – Vol. 25. – №. 1-2.*
9. Гродзинський, А. (1973). *Основи хімічної взаємодії рослин / К.:* Наукова думка.
10. Гродзинський, А., Головка, Е. та Горобець, А. та ін. (1987). *Експериментальна алелопатія.* - Київ: Наукова думка.
11. Гродзинский, А. (1965). *Алелопатия в жизни растений и их сообществ.* – Киев: Наукова думка, – 198 с.
12. Гродзинський, А. (1973). *Основи хімічної взаємодії рослин.* – Київ:

- Наукова думка, – 205 с.
13. Гродзинский, А. (1991). *Алелопатия растений и почвоутомление: избр. тр.* – Киев: Наукова думка, – 432 с.
  14. Гродзинский, А., Богдан, Г., Головки, Э. и др. (1979). *Алелопатическое почвоутомление.* – Киев: Наукова думка, – 248 с.
  15. Гродзинский, А., Головки, Э., Горобец, С. и др. (1987). *Экспериментальная алелопатия.* – Киев: Наукова думка, – 226 с.
  16. Гродзинский, А., Головки, Э., Безмелов, А. (1992). *Взаимодействие летучих выделений в замкнутой экосистеме.* – Киев: Наукова думка, – 125 с.
  17. Грюммер, Г. (1957). *Взаимное влияние высших растений. Алелопатия.* – М.: Изд-во иллюстр. лит., – 261 с.
  18. Еременко Ю.А. (2014). *Алелопатическая активность инвазионных древесных видов // Журнал Биологических Инвазий, - № 2. – С. 33.*
  19. Ещенко В.О., Новак А.В. (2003). *Алелопатична дія водних витяжок з рослинних решток попередників на проростання і початковий розвиток рослин ярого ріпаку // Біологічні науки і проблеми рослинництва. Зб. наук. пр. Уманського ДАУ. Умань, – С. 589- 591.*
  20. Злобин, Ю. (1989) *Принципы и методы изучения ценологических популяций растений.* – Казань: Изд-во Казан.ун-та, - 147 с.
  21. Иванов, В. (1973). *Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов.* – М.: Наука, – 249 с.
  22. Кант, Г. (1988). *Биологическое растениеводство: возможности биологических агросистем.* – М.: Агропромиздат, – 208 с.
  23. Крупа, Л., та Фигурская, А. (1990). *Фенольные соединения в почве под зерновыми культурами // Алелопатия и продуктивность растений.* – Киев: Наукова думка, –с. 46-50.
  24. Крючкова А.І., Кульбачко Ю.Л. (2014). *Алелопатическая активность листового опада древесных растений, почвы и копролитов в парках г. Днепрпетровск // Scientific Journal “ScienceRise”, - № 4/1(4). – С. 20-*

- 23.
25. Матвеев, Н. (1994). *Алелопатия как фактор экологической среды*. – Самара: Самар.к.л.изд-во, – 06 с.
26. Миркин, Б. (1990). *Что такое растительные сообщества*. – К.: Наукова думка, –208 с.
27. Мороз, П., Осипова, И., Деревянко, В. (2006). Алелопатическая функция фенольных соединений плодовых растений. *Інтродукція рослин*. Київ, - С.105-114.
28. Мусієнко, М. (2005). *Фізіологія рослин*. – К.: Либідь, 808 с.
29. Мусієнко, М., Войцехівська, О. (2010). *Загальна екологія*. – К.: Сталь, 395 с.
30. Осипова, И.О. (1999). *Алелопатическая активность прижизненных выделений // Физиология и биохимия культурных растений*. – Т. 31 - № 4. – С. 31-36.
31. Приступа, І.В., Шляхова В.В. (2011). *Оцінка алелопатичних властивостей однорічних квітково-декоративних рослин при їх спільному вирощуванні // Вісник Запорізького національного університету*, – № 1. – С. 10-15.
32. Райс, Э. (1978). *Алелопатия*. М.: Мир, – 392 с.
33. Шайман, И., Мороз П., Клименко С. (1983). *Інтродукція и селекція южных и новых плодовых растений*. – Киев: Наукова думка, 216 с.
34. Юрчак, Л. (2005). *Алелопатія в агробіоценозах ароматичних рослин*. К.: Фітосоціоцентр, – 41 с.
35. [Електронний ресурс]: [http://sites.znu.edu.ua/bioindication/issues/2009-14-1/Schanda\\_Voroschilova.pdf](http://sites.znu.edu.ua/bioindication/issues/2009-14-1/Schanda_Voroschilova.pdf)
36. [Електронний ресурс]: [https://www.nas.gov.ua/text/pdfNews/Worldview\\_Magazine\\_allelopathy\\_2018\\_2.pdf](https://www.nas.gov.ua/text/pdfNews/Worldview_Magazine_allelopathy_2018_2.pdf)