

ЗАКОНОМІРНОСТІ І ПАРАДОКСИ В АЛЕЛОПАТІЇ ВИЩИХ РОСЛИН: РЕТРОСПЕКТИВНИЙ ПОГЛЯД

Подано історично-аналітичний огляд становлення і розвитку фундаментальної алелопатії в Україні. Узагальнено теоретичні й експериментальні дослідження акад. А.М. Гродзінського та його співробітників. Розглянуто пріоритетні здобутки алелопатії: від описання екологічних механізмів взаємодії вищих рослин і мікроорганізмів до виділення та ідентифікації фізіологічно активних речовин.

Вивчення взаємодії між організмами є однією з найважливіших проблем сучасної біології. Знання закономірностей, що керують взаємовідношеннями організмів у біогеоценозах (екосистемах) необхідне для розуміння механізмів еволюції вищих рослин, що є основою таких наукових дисциплін, як геоботаніка, екологія, алелопатія.

Саме взаємодією організмів, зокрема між вищими рослинами та мікроорганізмами, пояснюється величезна різноманітність видів у природі. У фітоценозах рослини, які спільно зростають, зазнають дії алелопатичних факторів, агротехнічних заходів. В екосистемах виявляються механізми екологічної взаємодії, яка є предметом алелопатії.

Аналіз вивчення сукцесійних змін у природних екосистемах і біосфері в цілому потребує формування сучасних уявлень щодо алелопатії, основною метою яких має бути збереження існуючого біорізноманіття, зокрема реліктових видів рослин, оригінальних колекцій ботанічних садів, дендропарків та заповідників.

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України (НБС) є своєрідною перлиною ландшафтної архітектури древнього Печерська. Його експозиції розміщені на схилах Дніпра, територія (площею 130 га) є

гармонійним продовженням всесвітньо відомої Києво-Печерської Лаври — видатної пам'ятки Давньої Русі.

Ботанічний сад створювали видатні вчені-ботаніки — інтродуктори, ландшафтні архітектори і техніки. При цьому найбільша заслуга фундаторів Ботанічного саду полягає в тому, що його вдалося вписати у схиллий пейзаж стародавнього Печерська. Фахівці з Головного ботанічного саду РАН (Москва), Санкт-Петербурзького ботанічного саду, Полярно-альпійського ботанічного саду — інституту Кольського відділення РАН, ботанічних садів Польщі, Чехії та інших країн відмічали особливу оригінальність ландшафтних експозицій НБС. Це не просте систематизоване зібрання інтродукційних колекцій, це — шедевр зеленого будівництва та ландшафтної архітектури України.

У розбудову Національного ботанічного саду як наукового закладу значний внесок зробили вчені-ботаніки — академік М.М. Гришко, професори Л.І. Рубцов, С.С. Харкевич, М.А. Кохно, І.М. Шайтан та інші.

Динамічний розвиток Ботанічного саду, отримання ним статусу наукової установи пов'язані з ім'ям видатного вченого-ботаніка і фізіолога рослин академіка А.М. Гродзінського. В 1965 р. він започаткував оригінальний напрям у біології — алелопатію рослин, що виник на стику геоботаніки, яка вивчає взаємозв'язки організмів

у фітоценозах, та експериментальної фізіології рослин.

Величезною заслугою А.М. Гродзінського було трансформування відділу фізіології рослин, який був заснований у 1936 р., у відділ алелопатії (1965) і підготовка через аспірантуру цілої плеяди молодих учених — понад 40 кандидатів і 6 докторів наук із різноманітних напрямів біологічної науки: природні фітоценози, агрофітоценози, алелопатична ґрунтовтома, алелопатія лісових екосистем, алелопатія плодкових рослин, методологічні аспекти хімічної взаємодії рослин, включаючи виділення та ідентифікацію алелопатично активних речовин [61]. Найпродуктивнішими, з погляду світового пріоритету, актуальності, наукової новизни і кількості монографій, роботи з алелопатії були в Україні у 70—80-х рр. минулого століття [6, 10, 11, 22].

Зазначимо такі оригінальні наукові напрями українських учених:

- хімічна взаємодія рослин — алелопатія в природних фітоценозах (1970—1974);
- алелопатична ґрунтовтома під польовими, плодovими і декоративними рослинами (1974—1977);
- алелопатична ґрунтовтома в природних і штучних екосистемах (1977—1982), у тому числі спільно з ВНДІ "Біотехніка" (Москва) було проведено дослідження з вивчення алелопатичних властивостей комплексу вищих рослин, що вирощувалися в замкнених об'ємах на живильному субстраті.

Історичні аспекти алелопатії

У системі біологічних наук у кожному науковому напрямі можна виділити одну або кілька історичних епох, відзначених особливим дослідницьким ентузіазмом. Водночас кожен науковий напрям у своєму становленні проходить низку етапів — від простого споглядання через опис, систематизацію спостережень, складні експерименти й моделювання до дедалі повнішого вивчення предмета. В цьому розумінні видатним ентузіастом у галузі хімічної взає-

модії рослин був основоположник сучасної алелопатії академік А.М. Гродзінський. Всесвітньо відомі його монографії — "Алелопатія в житті растений" [18] та "Основи хімічної взаємодії рослин" [26] — відзначалися оригінальністю і новаторством. У монографіях розвивалися ідеї академіка М.Г. Холодного [50] і містилися нові уявлення про біогеоценоз, про застосування біотестів та інших методів в алелопатії [35]. Ці праці є результатом багаторічних експериментальних досліджень А.М. Гродзінського. Вони також містили глибокий аналіз літератури із зазначеного напрямку, у них розкривалися закономірності формування степових рослинних угруповань і пропонувалися новаторські розробки щодо механізмів хімічної взаємодії рослин. Загалом, алелопатія, що виникла як науковий напрям, який узагальнив велику кількість спостережень за функціонуванням рослин у природних угрупованнях або агрофітоценозах, трансформувалася в наукову дисципліну, що описує закономірності взаємодії рослин при спільному зростанні через фізіологічно активні речовини [30].

Від часу опублікування перших фундаментальних монографій А.М. Гродзінського [18, 26], Е. Райса [46], Т.А. Работнова [45], Г.П. Богдан [3], колективних монографій А.М. Гродзінського, Г.П. Богдан, Е.А. Головка із співавт. [28]; А.М. Гродзінського, Е.А. Головка, С.А. Горобець із співавт. [30] у світовій літературі з'явилася велика кількість наукових праць, в яких розглядалися питання хімічної взаємодії рослин у фітоценозах, алелопатична ґрунтовтома, фітотоксичні властивості ґрунтових мікроорганізмів, методичні основи виділення та ідентифікації фізіологічно активних речовин, зокрема монографії Е.А. Головка [5], П.А. Мороза [42], Н.М. Матвеева [40] і видання вибраних праць А.М. Гродзінського [25].

Якщо проаналізувати історичні аспекти розвитку науки про хімічну взаємодію рослин, то можна виділити кілька основних моментів:

- становлення алелопатії на основі узагальнення теоретичних і перших експериментальних даних щодо взаємодії сільськогосподарських рослин;
- збирання експериментальних даних про фізіолого-хімічні взаємовпливи рослин, тобто утвердження алелопатії як науки;
- удосконалення алелопатичних методів досліджень і встановлення взаємозв'язків між алелопатією та фітоценологією, ґрунтознавством, мікробіологією.

Важливим етапом у становленні науки про хімічну взаємодію рослин стала монографія австрійського вченого Г. Моліша "Вплив однієї рослини на іншу. Алелопатія" [64], в якій розглянуто вплив етилену (C_2H_4), що виділяється з поверхні яблук, на рослини, розміщені поруч з ними під скляним ковпаком.

Як було зазначено вище, з вітчизняних учених найбільший внесок у розвиток алелопатії зробили академіки М.Г. Холодний [51] і А.М. Гродзінський [19], які опублікували праці, присвячені летким виділенням рослин і ґрунтових мікроорганізмів.

Великою заслугою співробітників відділу алелопатії було узагальнення численних експериментальних даних з метою з'ясування ролі алелопатії у фітоценології, у взаємодії культурних рослин та бур'янів і у прикладному алелопатичному аспекті — в агрофітоценології. Це дало змогу дослідникам сформулювати класичні поняття: "алелопатична активність", тобто здатність рослин нагромаджувати навколо себе безпосередньо або з допомогою гетеротрофних мікроорганізмів певні кількості колінів, і "толерантність", тобто здатність рослин стійко переносити підвищені концентрації колінів та відчувати потребу в них у біогеоценозах [27].

Зазначені поняття цілком справедливо вживаються у фітоценології і рослинництві. Вони перебувають у центрі уваги американських учених, які працюють над виділенням (з використанням методів генної інженерії) сортів сільськогосподарських культур із заданою алелопатично актив-

ністю. Такий підхід вважався надзвичайно важливим внеском у фундаментальну алелопатію. Агрономічний напрям в алелопатії демонструє складність і багатогранність взаємовпливу рослин в агрофітоценозах, певну керованість і залежність від господарської діяльності людини: через внесення органічних і мінеральних добрив, застосування агротехнічних прийомів і добір компонентів агрофітоценозів. Геоботаніки Казанського університету, спираючись на роботи А.Г. Болотова, В.В. Докучаєва, В.І. Вернадського, В.М. Сукачова, створили оригінальний напрям у біології — агрофітоценологію, що вивчає взаємовідносини рослин у посівах і посадках, між собою і навколишнім середовищем.

Ідеї М.Г. Холодного, праці Б.П. Токіна, Г. Моліша, Г. Грюммера, С.І. Чорнобривенка стали підґрунтям для створення А.М. Гродзінським власного наукового напрямку в алелопатії рослин [61]. Перші роботи з питань алелопатії рослин стосувалися описання екологічних механізмів фізіологічної дії алелопатично активних речовин, які виділяються рослинами або синтезуються в їх безпосередньому оточенні мікроорганізмами.

У 1965 р. А.М. Гродзінський [18] вперше обґрунтував поняття "алелопатична активність", "толерантність" і "інтолерантність", створив принципово нову оригінальну схему алелопатії, в якій представлено кругообіг фізіологічно активних речовин у біогеоценозах. Він також показав, що фізіологічно активні сполуки відіграють роль регуляторів внутрішніх та зовнішніх взаємовідносин і є основою для рівноваги, стійкості та зміни рослинних угруповань. У схемі наведено основні типи рослинних виділень та показано шляхи їх дії, підкреслюється роль гетеротрофних організмів і зовнішніх факторів. Зазначена схема донорно-акцепторної взаємодії вищих рослин була визнана провідними світовими школами з алелопатії і наводиться в узагальнюючій роботі проф. Р. Віліса "Термінологія і тренди в алелопатії" [69] під назвою "Схема алелопатич-

ної взаємодії Гродзінського". В схемі виділено такі основні класи сполук: фітогенні речовини, фітонциди, активні кореневі виділення, поживно-кореневі рештки. Показано, що вищі рослини виділяють у навколишнє середовище багатокомпонентні органічні фізіологічно активні сполуки.

Поживно-кореневі рештки рослин, взаємодіючи з гетеротрофними організмами, також є невичерпним джерелом фізіологічно активних сполук [19]. При цьому навколо рослин створюється специфічна біохімічна сфера (своєрідна захисна оболонка), яка стимулює або гальмує розвиток інших організмів [40]. А.М. Гродзінський [26] доходить простого за змістом, але глобального з погляду розкриття суті функціонування біогеоценозів висновку, що в будь-якому середовищі рослинами, які активно вегетують, завжди нагромаджується рухома органічна речовина в різних формах і в різних кількостях. Ця органічна речовина є спільним продуктом життєдіяльності вищих і нижчих рослин, включаючи різноманітні гетеротрофні організми. Своєрідний пул органічних сполук постійно змінюється, трансформується в активні компоненти, деградує за хімічним складом і доповнюється комплексом корневих виділень вищих рослин.

А.М. Гродзінський [27] вперше у фізіології рослин ввів поняття "донорно-акцепторна взаємодія рослин", зазначаючи при цьому, що донор — це рослина, що виділяє органічні сполуки, а акцептор, або реципієнт, — це рослина, яка зазнає впливу досліджуваних виділень корневих систем, а також описав 15 екологічних механізмів донорно-акцепторної взаємодії рослин у біогеоценозах.

Донорно-акцепторний механізм взаємодії організмів здійснюється через кореневі виділення, фітонцидні речовини і продукти життєдіяльності ґрунтових мікроорганізмів. Початковий і завершальний етапи цього кругообігу — нагромадження алелопатично активних речовин, їх поглинання і дія на інші рослини — вивчаються фізіологією рослин, проміжний етап — біохімією ґрун-

тів і ґрунтовою мікробіологією. Своїм вивченням донорно-акцепторної взаємодії вищих рослин А.М. Гродзінський на багато років випередив американських учених, зокрема Е. Райса [46], який розглядав хімічну взаємодію рослин як шкідливий вплив виділень одних рослин на інші.

Для алелопатії істотне значення мають біокомпонентні типи речовин — водорозчинні й леткі. До летких речовин належать ті, що в біологічному інтервалі температур здатні існувати у формі газу, пари, аерозолів [21]. Слід зазначити пріоритет акад. М.Г. Холодного [51], який описав біологічні властивості фітогенних органічних речовин в атмосфері, називаючи їх "атмовітамінами" і розглядаючи їх як олігодинамічний фактор щодо мікроорганізмів ґрунту. Фундаментальне вчення про леткі виділення вищих рослин — фітонциди розробив Б.П. Токін [48].

Леткі виділення створюють специфічний алелопатичний фон — за 1 добу 1 га листяного лісу виділяє до 2 кг, а 1 га шпилькового — до 5 кг летких органічних сполук [38]. Хімічний склад летких виділень дуже різноманітний: альдегіди, терпени, етилен, спирти, бензольні сполуки, карбонільні сполуки у вигляді гідразонів, аліфатичні вуглеводні, ефірні олії [29]. Аліфатичні вуглеводні є найважливішими складовими летких виділень вищих рослин. Механізм дії летких виділень з погляду А.А. Часовенної [52] досить простий: леткі виділення проникають крізь продихи листків у міжклітинники і далі в клітини. Тому фізіологічна дія фітонцидів переважно виявляється при освітленні рослин.

Роботи з фітонцидних властивостей вищих рослин були з розумінням сприйняті А.М. Гродзінським. У 1977 р. у ЦБС НАН України була запрошена група співробітників Київського університету, яка активно включилася в роботи із застосування в медицині і для санації диспетчерських приміщень ефірних олій лікарських рослин. Плідна праця вчених зумовила створення лабораторії фітотерапії, яка згодом пере-

творилася на відділ медичної ботаніки. За результатами роботи було опубліковано 3 монографії [32, 37, 39].

Нинішній етап алелопатичних досліджень та історія розвитку уявлень про хімічну взаємодію рослин описані А.М. Гродзінським як інтенсивний розвиток і формування вже третьої парадигми алелопатії [23]. Перша парадигма розглядала алелопатію в основному як шкідливий вплив одних рослин на інші [23, 65], тоді як друга присвячена ідеї, що алелопатично активною є вся сукупність корневих виділень рослин і їх дія є головним чином неспецифічною.

Аналіз сучасного стану алелопатичних досліджень, зокрема матеріалів Третього світового конгресу з алелопатії, який відбувся в Японії (Third World Congress on Allelopathy: Challenge for the New Millennium, Tsukuba, Japan, August, 2002) і доповідей Другого європейського симпозиуму з алелопатії, що проходив у Польщі (Second European Allelopathy Symposium "Allelopathy from understanding to application", Poland, June, 2004) показує, що головним фізіологічно регулюючим механізмом функціонування степових, лісових біогеоценозів і особливо агрофітоценозів є алелопатичні особливості вищих рослин і донорно-акцепторна взаємодія вищих рослин з виділенням цілого пулу алелопатично активних сполук [8, 56, 58, 59].

Кругообіг алелопатично активних сполук в агрофітоценозах

Одним із важливих напрямів збереження біорізноманіття рослин та збагачення рослинних ресурсів є розробка алелопатичних методів відновлення родючості чорноземних ґрунтів. Класичні праці В.І. Вернадського про роль ґрунтового покриву у функціонуванні біоценозів, були доповнені експериментальними роботами А.М. Гродзінського із співробітниками з алелопатичної ґрунтової [19, 28, 42]. З метою оздоровлення ґрунту та зниження фітотоксичної дії алелопатичної ґрунтової розроблено ефек-

тивні агротехнічні заходи: посів ущільнюючих рослин (конюшини, райграсу, травосуміші люцерни з чиною, гірчиці олійної, ріпаків озимого та ярого, редьки олійної, астрагалу понтійського). Показано, що сидерати хрестоцвітних (16—36 т/га) оздоровлюють мікробоценоз ґрунту, підвищують чисельність бактерій у 2,5—4 рази, знижують фітотоксичність ґрунту і поліпшують біосинтез амінокислот, фенолкарбонових кислот і фенольних сполук [15, 16, 53, 54].

В існуючих системах землеробства практично не вирішується питання поєднання екологічної структури агрофітоценозів з головними компонентами довкілля. Функціонування таких систем дуже далеко від законів природи і призводить до розвитку ерозії ґрунтів, деградації їх фізичних властивостей. Унаслідок надмірного аграрного виробництва відбулися істотні зміни в структурі ґрунтового покриву, які призвели до значного зниження їх родючості. При цьому кількість гумусу як головного показника родючості ґрунтів знизилася в 2,0—2,5 рази, а насиченість їх важкими металами, продуктами деградації гербіцидів і пестицидів значно перевищує європейські норми [1, 9]. Тому важливим фактором створення стійких агроландшафтів є відновлення науково-обґрунтованого співвідношення між ріллею, луками, лісами та іншими компонентами довкілля. Цим вимогам відповідає біологічна система землеробства, яка включає застосування енергозберігаючих систем обробки ґрунту і вирощування бобових рослин. Слід зазначити, що симбіоз бобових рослин з бульбочковими бактеріями є найбільш досконалим екологічним механізмом алелопатії. Мікробні симбіонти асимілюють молекулярний азот, сприяють трансформації елементів мінерального живлення рослин, продукують фізіологічно активні сполуки, виконують захисну функцію. З позиції алелопатії при формуванні і становленні високоефективної бобово-ризобіальної системи важливо було показати не лише значення бульбочкових бактерій, а й роль корневих виділень бобових рослин [13, 14].

Вивчення аелопатичних властивостей сидеральних культур показало, що вони можуть розвивати біологічно активну кореневу систему в гумусовому шарі ґрунту завтовшки від 0—20 до 40—60 см. Такими рослинами можуть бути люцерна і сільфія пронизанолиста, редька олійна і ріпак озимий, мальва кучерява і щавель гібридний "Румекс". З літературних джерел відомо, що збагачення ґрунту швидкогідролітичною органічною речовиною нормалізує ґрунтово-мікробіологічні процеси, знижує ґрунтовому в сівозмінах під основними сільськогосподарськими культурами за один вегетаційний період. Зелені добрива поліщують фізичні властивості ґрунту, підвищують забезпеченість ґрунту рухливими формами поживних речовин. Тому в майбутньому у землеробстві надаватиметься перевага енергозберігаючим сівозмінам, внесенню гною і мінеральних добрив на його основі, зеленим добривам, а також формам біологічного захисту рослин. Усе це повинно сприяти нагромадженню в ґрунті органічної речовини, поліпшити фізичні і хімічні властивості ґрунту. В зв'язку з цим в останні роки велика увага приділяється використанню рослин родини Brassicaceae як сидеральних культур. Однак, на нашу думку, слабо вивченою ланкою в кругообігу органічних речовин є вплив сидеральних культур родини Brassicaceae на біохімічні та агрохімічні властивості ґрунту [24].

Основна властивість ґрунту — родючість — залежить не тільки від природного типу ґрунту, а й великою мірою від шляхів її використання, причому сучасне землекористування повинно не знижувати, а підвищувати його родючість. Одним із перспективних напрямів підвищення родючості ґрунту може бути внесення в ґрунт свіжої негуміфікованої органічної речовини, яка стимулює чисельність і активність ґрунтових мікроорганізмів. Найважливішим джерелом негуміфікованої органічної речовини, включаючи аелопатично активні сполуки, є дрібні корінці, а також кореневі виділення, листовий опад і різноманітні поживні решт-

ки. До загального пулу рухомої органічної речовини потрібно включити кореневі виділення і зелену масу бур'янів, рослинні рештки багаторічних трав та сидератів. Засоби насичення ґрунтів рухливою органічною речовиною за раціонального використання рослинних решток є предметом класичного вивчення мінералізації і гуміфікації органічних речовин у ґрунті [1, 7, 28, 54].

Аналізуючи літературні джерела, можна відмітити, що лучна рослинність може залишати від 2 до 6 т/га сухої наземної маси та 7—12 т/га коренів. У лучному степу на чорноземах ці показники становлять приблизно 7 т/га наземної маси та 25 т/га коренів. Основним компонентом рослинних решток є клітковина, вміст якої змінюється у надземній масі рослин. Під час мінералізації рослинних решток спостерігається сукцесія мікробних асоціацій відповідно до їх структури і функції. На початку мінералізації найбільш інтенсивно гідролізуються легкодоступні компоненти рослинних решток, а саме: пептозани, прості цукри, протеїн. У цей час головну роль у структурі мікробоценозів відіграють неспоруючі бактерії, в основному представники роду псевдомонад, а також пікнідіальні гриби. В подальшому у мінералізації рослинних решток беруть участь спороутворюючі, целюлозоруйнівні бактерії і мікроскопічні гриби [1, 4, 12]. Целюлоза руйнується в ґрунті представниками різних систематичних груп мікроорганізмів: аеробними та анаеробними бактеріями, міксобактеріями, актиноміцетами та мікроскопічними грибами. В ході деструкції целюлози нагромаджуються різноманітні проміжні продукти, зокрема органічні кислоти (щавлева, янтарна, кротонова, акрилова, бензойна), альдегіди, спирти, амінокислоти (аланін, лізин, лейцин, пролін, валін, аспарагінова та глутамінова кислоти), різноманітні фізіологічно активні речовини [41]. Оскільки мінералізація супроводжується гуміфікацією, яка є джерелом гумусових речовин у ґрунтах та на завершальних етапах деструкції целюлози, у структурі мікробних ценозів

грунту спостерігається інтенсивний розвиток специфічної мікрофлори, яка бере участь в окисленні гумусових речовин [55].

Водорозчинні сполуки негуміфікованих рослинних решток — це цілком доступне для мікроорганізмів джерело енергії та поживних речовин [58]. Мінералізація рослинних решток сприяє вивільненню водорозчинних органічних сполук та біосинтезу фізіологічно активних речовин, серед яких особливу роль відіграють фенольні сполуки, що інгібують проростання насіння та ріст рослин. Тому різноманітні поживні рештки слід розглядати не тільки з позиції забезпечення ґрунту негуміфікованою органічною речовиною. Рослинні рештки — це насамперед джерело енергетичних ресурсів мікробоценозів та алелопатично активних речовин.

Парадокси в алелопатії: донорно-акцепторна взаємодія степової рослинності

Степові рослинні угруповання, яких в Україні збереглося приблизно 1% від загальної площі, є унікальним об'єктом для алелопатичних досліджень. Раніше нами уже відмічалось, що А.М. Гродзінський [18] свої перші роботи присвятив дослідженню степових фітоценозів України. Значну увагу сукцесії рослинності прерій США з погляду алелопатії приділяв Е. Райс [66, 67]. Він побудував класичну схему сукцесії рослинності під час заростання покинутих орних площ. Тому наша увага була зосереджена на вивченні алелопатичних властивостей степових рослинних угруповань з позиції еволюції поглядів і методичних підходів в алелопатії.

Михайлівська цілина — єдина в Україні заповідна територія злаково-різнотравного лучного степу в межах Лісостепу, площа якого дорівнює 203 га, де зростає 520 видів рослин. Фітокомплекси заповідника "Михайлівська цілина" виділяються проміжним положенням флористичних і ценотичних структур, які мають у своєму складі степові (34,1%), лучні, лучно-болотні та лісові компоненти [44]. Починаючи із 70—80-х років

минулого століття, простежується сукцесія степової рослинності у напрямі витіснення дернинних злаків кореневищними і посилення мезофітизації рослинного покриву заповідника під дією заповідного режиму. Щорічна косовиця окремих територій заповідника, навпаки, спричиняє розвиток дернинних злаків і ксерофітизацію рослинного покриву [48]. При цьому рослинні угруповання є не простим набіром видів рослин, а закономірним їх об'єднанням, яке історично склалося на основі їх біологічних особливостей і екологічних факторів їх формування, включаючи донорно-акцепторну взаємодію видів.

Основа травостою Михайлівського цілинного степу становлять щільнодернинні злаки: ковила волосиста (*Stipa capillata* L.), рідше к. пірчаста (*Stipa pennata* L.), поодинокі — костриця борозниста (*Festuca sulcata* Hack), а також кореневищні злаки — стоколос безостий (*Bromus inermis* Leyss.) і тонконіг вузьколистий (*Poa anqustifolia* L.). У цілому степові рослинні угруповання вирізняються високим рівнем екологічної рівноваги за рахунок збалансованості взаємодії із ґрунтовим мікробоценозом, саморегуляції відновлення і кругообігу фізіологічно активних речовин і можуть розглядатися як адаптивна модель оптимального функціонування [15, 17, 36].

При дослідженні алелопатичної активності ґрунту методом прямого біотестування канд. біол. наук В.А. Дерев'янка було показано, що найбільша кількість фізіологічно активних сполук нагромаджується в ризосфері дроку красильного (*Genista tinctoria* L.), рутвиці малої (*Thalictrum minus* L.), грядиці збірної (*Dactylis glomerata* L.) та шавлії лікарської (*Salvia officinalis* L.). Для переважної більшості степових рослин Михайлівської цілини притаманна висока алелопатична активність, причому фізіологічно активні речовини продукуються надземною частиною і кореневими системами рослин. Простежується корелятивна залежність між алелопатичною активністю степових рослин (ковили волосистої, рутвиці малої і

шавлії лікарської) і нагромадженням фізіологічно активних сполук у ризосферному ґрунті.

Хомутовський степ за площею (1028 га) є одним з найбільших цілинних степів Приазов'я. За рослинним типом покриття він належить до ксеротичного варіанта різнотравно-типчаково-ковилових степів, в яких домінантами виступають дернинні злаки і численні види степового різнотрав'я. Фітоценози степу займають проміжне положення в системі районування степової рослинності України. Рослинність Хомутовського степу здавна привертала увагу ботаніків-систематиків, фізіологів, зоологів. Переважна більшість місцевих степових рослин відрізняється високим рівнем нагромадження фізіологічно активних речовин. Проведені В.А. Дерев'янюк дослідження показали, що найвища аелопатична активність притаманна цибулі Вальдштейна (*Allium waldsteinii* Don.), шавлії пониклій (*Salvia nutans* L.), карагані кущовий (*Caragana frutex* (L.) С. Koch), залізняка бульбистому (*Phlomis tuberosa* L.) і горошку тонколистому. Причому, зазначені види рослин істотно відрізнялися за аелопатичною активністю надземних органів і кореневих систем. Найбільший вклад у функціонування степових фітоценозів вносять види, що продукують фізіологічно активні сполуки через ексудатцію кореневих виділень. Такими видами є залізник бульбистий, цибуля Вальдштейна, карагана кущова.

Таким чином, степова рослинність заповідника "Хомутовський степ" може слугувати своєрідним еталоном функціонування аелопатично активних видів у вигляді окремих видів (шавлія поникла, шавлія австрійська (*Salvia austriaca* Jacq), кермек широколистий (*Statice latifolia* Sm.)) і різнотравно-типчаково-ковилової та різнотравно-ковило-вузьколистотонконової асоціацій. А.М. Гродзінський у Хомутовському степу виділив три групи залежно від сили аелопатичного впливу [26].

1. Аелопатично дуже активні рослини: катран татарський (*Crambe tatarica* Sebe-

ok), шавлія австрійська, горицвіт волзький (*Adonis wolgensis* Stev.).

2. Рослини з менш активними кореневи-ми виділеннями, але достатньо сильними, щоб витіснити і пригнічувати інші види: пирій повзучий (*Agropyrum repens* (L.) P.B.), п. волосистий (*A. trichophorum* (Link.) Richt.), стоколос безостий, куничник наземний (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth).

3. Рослини з малотоксичними кореневи-ми виділеннями, які діють вибірково на непристосовані, нестійкі види або є аелопатичними індикаторами. До цієї групи належить більшість найпоширеніших домінантів пізніх стадій сукцесій рослинності. Вони здатні сотні років зростати в одному фітоценозі, не спричиняючи аелопатичної ґрунтової та випадіння видів. Найтиповішими видами є: костриця овеча (*Festuca sulcata* Hack.), тонконіг вузьколистий, ковила волосиста.

Наведена класифікація степової рослинності може бути застосована для пояснення механізмів сукцесії фітоценозів на перелогових ділянках або на полях агрофітоценозів, які не використовуються для вирощування сільськогосподарських рослин. Теоретично на перших стадіях заростання покинутих полів звичайно з'являються бур'яни, переважно однорічні, частина з яких є дуже активними в аелопатичному відношенні. Поступово їх замінюють кореневищні багаторічники, які розмножуються вегетативно, колонізують площу більший період і менш активні аелопатично. Нарешті, на завершальному етапі сукцесії, на даній місцевості виникають стійкі угруповання, в яких переважають аелопатично не дуже активні види. Зазначений сукцесійний механізм можна спостерігати в трав'янистих і лісо-чагарникових угрупованнях [25].

У літературних джерелах [40, 62] трапляється багато аналітичних оглядів щодо аелопатичної активності рослинного біорізноманіття. Здебільшого ці дані одержані різними методами і часто є суб'єктивними. Однак вони становлять певну теоретичну цінність як експериментальний доказ по-

ширення хімічної взаємодії рослин у природних екосистемах та агрофітоценозах і, можливо, як індикаторний показник для пошуку алелопатично активних сполук вищих рослин.

Аналіз одержаних нами експериментальних даних підтверджує теоретичні погляди А.М. Гродзінського [27] про існування в біогеоценозах і агрофітоценозах донорно-акцепторного механізму взаємодії вищих рослин. Природні фітоценози відрізняються високим рівнем екологічної рівноваги за рахунок саморегуляції, ефективного використання кореневих ексудатів та рослинних решток, включаючи продукти взаємодії з ґрунтовою мікрофлорою. За однакової дії екологічних факторів переважний розвиток тих чи інших видів рослин степових угруповань може бути зумовлений саме їх алелопатичними властивостями. Виявлена широка варіабельність алелопатичної активності степової рослинності дає можливість здійснення скринінгу алелопатично активних видів. Таким чином, степові рослини угруповання є своєрідною моделлю вивчення алелопатичного потенціалу рослин і ризосферного ґрунту як дія і післядія кругообігу фізіологічно активних речовин.

Роль фенольних сполук у взаємодії вищих рослин та мікроорганізмів

У природі постійно здійснюється алелопатичний кругообіг речовин. Природні фенольні сполуки, які беруть участь у такому кругообігу, піддаються трансформуючій дії мікрофлори — бактерій, грибів, актиноміцетів. Гетеротрофні мікроорганізми продукують фізіологічно активні речовини, які впливають на ріст та розвиток вищих рослин. Тому гетеротрофна частина будь-якого угруповання дуже важлива для вивчення взаємовідносин його компонентів. На думку А.М. Гродзінського [25] та Е. Райса [68], провідну роль в алелопатії вищих рослин і мікроорганізмів відіграють природні фенольні сполуки. Ця група речовин поширена як екзометаболіти в різних біогеоценозах і є фактором їх динаміки та еволюції. Вільні

фенольні сполуки постійно присутні в ґрунті: фенольні кислоти легко адсорбуються ґрунтовими міцелами і так само легко вивільнюються в середовище, включаючись у біосинтез гумусових речовин, в яких бере участь ґрунтова мікробіота. Вільні фенольні сполуки завжди доступні як для мікробіологічної трансформації, так і для поглинання вищими рослинами.

А.М. Гродзінським [18, 26, 30] вперше було сформульовано принципи донорно-акцепторної взаємодії рослин у біогеоценозах через кореневі виділення, фітонциди та продукти життєдіяльності ґрунтової мікрофлори. Алелопатія на рівні біогеоценозу є кругообігом фізіологічно активних речовин в його середовищі, центральною ланкою якого виступають продукція алелопатично активних речовин вищими рослинами, вивільнення їх у середовище, можливі трансформації мікробіотою, поглинання та фізіологічна дія на вищі рослини. З цих уявлень випливають два фундаментальних поняття, що характеризують види вищих рослин як компоненти певного біогеоценозу, — "алелопатична активність" і "алелопатична толерантність". Такий підхід вважається надзвичайно важливим внеском у фундаментальну алелопатію. Яскравою ілюстрацією цього положення є формулювання А.М. Гродзінським основних екологічних механізмів біохімічної взаємодії рослин у біогеоценозах, в яких алелопатично активними речовинами виступають насамперед фенольні сполуки [20].

Майже всі відомі нині екологічні механізми взаємодії зводяться на завершальному етапі до нагромадження в навколишньому середовищі алелопатично активних речовин, які є типовими вторинними, в основному низькомолекулярними сполуками. Більшість з тих, що ідентифіковані, є фенольними сполуками [43, 45, 46].

Серед речовин, що беруть участь у хімічній взаємодії рослин, виділяють 15 груп, зокрема антрахінони і комплексні хінони, терпеноїди та стероїди, прості феноли, бензойна кислота та її похідні, корична кисло-

та та її похідні, кумарини, флавоноїди та інші речовини.

Головним джерелом фенольних сполук є кореневі виділення алелопатично активних видів рослин та виділення їх поживно-корневих решток. Джерело фенольних кислот — проміжні продукти гумусоутворення (гваякол, гваякол-оксифеніл похідні та ін.). Окислення цих продуктів супроводжується істотними змінами в їх структурі (руйнування бічного ланцюга, окислення до хінонів, полімеризація). В природних умовах фенольні кислоти звичайно адсорбовані ґрунтовими часточками і тому важливим завданням алелопатії є розробка методів виділення фенолів з ґрунту. А.М. Гродзінським із співробітниками вперше розроблена оригінальна методика десорбції фенольних сполук з ґрунту за допомогою іонообмінних смол, які моделюють розчинну і поглинальну здатність коренів до органічних речовин [31].

Алелопатична роль фенольних сполук у природних фітоценозах зумовлює сукцесію степових рослин і бур'янів [34, 60]. Більш того, хлорогенова, ізохлорогенова, галова, танінова та п-кумарова кислоти пригнічують азотфіксацію симбіотичними та вільноживучими мікроорганізмами.

Алелопатичний вплив рослин на ґрунтові мікроорганізми, а також мікроорганізмів на вищі рослини найчіткіше виявляється в монокультурі. Важливу роль у ґрунтовай відіграють фітотоксичні речовини, які виділяються сапрофітною мікрофлорою. Ці речовини можуть бути представлені як продуктами метаболізму самих мікроорганізмів, так і речовинами, що утворюються під час трансформації ними органічних та неорганічних сполук ґрунту. Під впливом монокультури у мікроорганізмів відмічається посилений синтез фітотоксичних речовин, які нагромаджуються у ґрунті до рівня вияву фітогормонального впливу на рослини.

Нами було встановлено, що в складі грибів, виділених з ґрунту беззмінної культури озимої пшениці, фітотоксичних було 91,7%, тоді як з ґрунту сівозміни тільки

36,0% культур. Схожа картина спостерігалася з бактеріальними культурами. В наших досліджах фітотоксичність мікроорганізмів корелювала з кількістю фенольних сполук, виділених у середовище [33]. При цьому було показано, що мікроорганізми з фітотоксичними властивостями входять до складу різних систематичних груп. Серед бактерій основними токсиноутворювачами є представники родів *Bacillus* і *Pseudomonas*. Рідше трапляються фітотоксичні форми серед *Bacterium* і *Arthrobacter*. Фітотоксичні форми мікроскопічних грибів представлені головним чином родами *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium* і *Trichoderma*. Фітотоксичність мікроорганізмів монокультури рослин зумовлена синтезом та екстрацелюлярним виділенням фізіологічно активних речовин, природа яких недостатньо вивчена. Склад і властивості фітотоксичних речовин, які виділяються ґрунтовими мікроорганізмами, досить різноманітні [5, 60].

Особливості взаємодії рослин донорів-акцепторів у фітоценозах визначаються не тільки складом корневих виділень, а й рівнем розвитку ризосферних і ризопланових мікроорганізмів та їх продуктами життєдіяльності. Фізіологічно активні речовини, синтезовані мікроорганізмами, включаються в загальний кругообіг речовин, безпосередньо діють на рослини та їх ризосферну мікрофлору. Активними продуцентами біологічно активних речовин є мікроскопічні гриби, які поширені в ризосфері і на продуктах деградації рослинних решток.

Алелопатична взаємодія культурних рослин і бур'янів

Аналітичний огляд сучасних біологічних методів боротьби з бур'янами показує, що в країнах ЄС, США, Індії, Україні з початку 80-х років ХХ ст. проводяться наукові дослідження з пошуку та застосування алелопатично активних рослин, пошуку серед природних сполук речовин з гербіцидною активністю, виділення мікроорганізмів — продуцентів фізіологічно активних речовин з гербіцидними властивостями, виведення ме-

тодом генної інженерії імуностійких трансгенних рослин [1, 57]. При цьому основна увага вчених спрямована на вивчення структурних модифікацій та компонентного складу природних сполук, які є джерелом перспективних класів гербіцидів. Щодо гербіцидної активності речовин — похідних вищих рослин, то заслуговують на увагу такі класи сполук [46]: 1) алкалоїди — скополамін, гіосціамін, кофеїн, теофілін, теобромін, параксантин, колхіцин та ін.; 2) корічна кислота та її похідні — ферулова, п-кумарова, хлорогенова, кавова, ванілінова, п-гідроксibenзойна; 3) кумарини — ескулін, ескулетин, псорален, скополетин, сколепін. Алелопатично активними сполуками щодо бур'янів є бензоксихінони, терпени, хінони та флавоноїди (флоретин, кверцетин, трицин, вітексин, ізовітексин).

Основними класами речовин мікробіального біосинтезу з гербіцидними властивостями є карбаміди, нігеразіни, макроліти, макроциклічні лактони, аналоги пурину та ін. Значний інтерес з методичних позицій становить також ізолювання та ідентифікація фітотоксинів, що утворюються фітопатогенами [2, 33]. Найбільш біологічно активними є циклічні та тетрациклічні діпептиди, резорциліди, ізокумарини. Вищезазначені сполуки застосовуються у вигляді молекулярної основи для синтезу промислових гербіцидів.

Пошук нативних гербіцидів є одним із перспективних шляхів розробки біологічних методів регулювання чисельності бур'янів в агрофітоценозах, але він потребує сучасного обладнання лабораторій і значних стартових фінансових витрат. Більш ефективним і продуктивним є використання алелопатичних властивостей рослин і мікроорганізмів в агрофітоценозах: суміжні посіви та посадки, використання загущених посівів рослин-фітосанітарів, застосування проміжних та покривних посівів алелопатично активних рослин [20, 24, 34].

Складовими будь-якого агроценозу є культурні рослини і бур'яни. Дослідники давно приділяли увагу взаємодії бур'янів та

культурних рослин, розглядаючи її як конкуренцію між ними за мінеральні речовини, вологу та світло. Проте в останні роки збільшилась кількість досліджень, присвячених біохімічній взаємодії рослин в агроценозах. Безумовно, між бур'янами та культурними рослинами існують конкурентні відносини, але слід враховувати також еколого-біохімічну взаємодію між ними [42, 49].

Зростаючий антропогенний вплив на природні екосистеми й агрофітоценози зумовлює використання методів альтернативної алелопатії, пошук фізіологічно активних речовин, що пригнічують бур'яни і водночас сприяють оптимізації функціонування агроекосистем на основі збагачення ґрунту негуміфікованою органічною речовиною та фізіологічно активними сполуками, які продукуються ризосферними мікроорганізмами.

Алелопатично активні сполуки належать до перспективних фізіологічно активних речовин з молекулярними мішенями для біосинтезу гербіцидів. Саме в цьому напрямі проводить дослідження проф. Ф. Масіас з Кадізького університету (Іспанія), який займається скринінгом біологічної активності сесквітерпенових лактонів — перспективної моделі сучасного покоління гербіцидів.

У США, Японії, Індії та інших країнах проводяться пріоритетні роботи, присвячені використанню алелопатичних властивостей корневих виділень толерантних сортів пшениці. Виділено 8 сортів, що пригнічують бур'яновий компонент агроценозу на 80—85%. Однак найбільшої популярності набувають сорти газонних трав і особливо костриць (*Festuca rubra*, *F. arundinacea*), які своїми корневими ексудатами пригнічують ріст і розвиток бур'янів (Корнуельський університет, США).

В Україні на основі алелопатичних властивостей осоту рожевого (*Cirsium arvense* (L.) Scop.), суріпиці звичайної (*Barbarea vulgaris* R.Br.) і рутки лікарської (*Fumaria officinalis* L.) д-ром с.-г. наук Л.В. Орлом одержано патенти на фіторегулятори з гербіцидною дією: фітобацин, фітобафум та

цирзеїн, а також розроблено технологію отримання фіторегуляторів, діючою речовиною яких є полікомпонентна суміш фенольних сполук.

Таким чином, алелопатію потрібно розглядати як один з фундаментальних напрямів фізіології рослин. Алелопатичний фактор формування фітоценозів у природних екосистемах є визнаним з погляду толерантності їх функціонування. Нині науковими співробітниками відділу алелопатії НБС ім. М.М. Гришка НАН України досліджуються алелопатичні властивості генофонду цінних рослин-інтродуцентів з родів *Allium* (*A. nutans*), *Rhododendron* (*R. luteum* Sweet.), *Echinacea* (*E. purpurea* (L.) Moench, *E. pallida* (Nutt), *E. angustifolia* (DC)), *Tagetes* L. (*T. erecta* L., *T. patula* L., *T. signata* Bartl.). Цінним об'єктом наших досліджень є сорти і гібриди *Syringa* з погляду алелопатичної ґрунтової. У перспективі основна увага буде приділена застосуванню прикладної алелопатії в рослинництві.

1. Атаманюк Ю.А., Головкин Э.А. Биотехнологические основы альтернативного земледелия // *Вісник аграрної науки*. — 1994. — № 1. — С. 80—84.
2. Берестецкий О.А. Фитотоксины почвенных микроорганизмов и их экологическая роль // *Фитотоксические свойства почвенных микроорганизмов*. — Л.: ВНИИСХОМ, 1978. — С. 7—30.
3. Богдан Г.П. Природа защитной реакции растений. — К.: Наук. думка, 1981. — 208 с.
4. Гайдамак В.М., Макаренко П.И., Головкин Э.А. Влияние корневых остатков древесных и кустарниковых растений на рост сеянцев // *Химическое взаимодействие растений*. — К.: Наук. думка, 1981. — С. 71—81.
5. Головкин Э.А. Микроорганизмы в аллелопатии высших растений. — К.: Наук. думка, 1984. — 196 с.
6. Головкин Э.А. Аллелопатия растений: История, теория и приоритеты // *Вестник АН УССР*. — 1989. — № 8. — С. 39—46.
7. Головкин Э.А. Микробиологические аспекты агрофитоценологии // *Круговорот аллелопатических активных веществ в биоценозах*. — К.: Наук. думка, 1992. — С. 9—21.
8. Головкин Э.А. Международный симпозиум "Аллелопатия в сельском хозяйстве, лесоводстве и

окружающей среде" // *Физиол. и биохим. культ. растений*. — 1995. — 27, № 4. — С. 309—310.

9. Головкин Э.А. Приоритеты аллелопатии в аспекте охраны природы в лесостепной и степной зонах. — Самара: Изд-во Самар. ун-та, 1996. — С. 77—87.

10. Головкин Э.А. Информация о Первом Всемирном конгрессе по аллелопатии: наука для будущего (First World Congress on Allelopathy — A Science for the Future, Spain, Cadiz, 16—20 September, 1996) // *Физиол. и биохим. культ. растений*. — 1997. — 29, № 5. — С. 394—395.

11. Головкин Э.А., Биляновская Т.М., Воробей И.И. и др. Аллелопатия культурных растений в аспекте проблем агрофитоценологии // *Физиол. и биохим. культ. растений*. — 1999. — 31, № 2. — С. 103—114.

12. Головкин Э.А., Логвинова М.М. Влияние растительных остатков полевых культур на биологические свойства почвы // *Химическое взаимодействие растений*. — К.: Наук. думка, 1981. — С. 123—135.

13. Головкин Э.А., Пыда С.В., Бутницький І.М. Аллелопатичні і симбіотичні особливості люпину при різних рівнях азотного живлення // *Физиол. и биохим. культ. растений*. — 1997. — 29, № 4. — С. 293—298.

14. Головкин Э.А., Старченков Е.П., Пыда С.В., Бутницький І.Н. Влияние ризоторфина и минерального азота на симбиотрофические свойства люпина желтого // *Физиол. и биохим. культ. растений*. — 1993. — 25, № 4. — С. 351—356.

15. Головкин Э.А., Шроль Т.С. Скрининг ґрунтових мікроорганізмів — активаторів біологічно активних речовин // *Мікробіол. журн.* — 1994. — 56, № 4. — С. 55.

16. Головкин Э.А., Шроль Т.С., Еланська Н.Е., Хохлова І.Г. Аллелопатичні аспекти інтродукції і селекції кормових рослин // *Інтродукція і селекція кормових рослин*. — К.: Наук. думка, 1994. — С. 22—24.

17. Головкин Э.А., Еланская Н.Э., Кострома Е.Ю. и др. Функционально-структурный анализ микробиоты заповедника "Михайловская целина" // *Микробиол. журн.* — 1993. — 55, № 4. — С. 3—8.

18. Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. — К.: Наук. думка, 1965. — 198 с.

19. Гродзинский А.М. Проблемы аллелопатического почвоутомления и аллелопатия // *Физиологические и биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах*. — К.: Наук. думка, 1974. — Вып. 5. — С. 3—9.

20. Гродзинский А.М. К вопросу о задачах и предмете агробиоценологии // *Проблемы агробиоценологии*. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. — С. 13—19.

21. Гродзинский А.М. Фитонциды и фитодизайн // Фитонциды. — К.: Наук. думка, 1981. — С. 180—185.
22. Гродзинский А.М. Популяционные и ценогические подходы при интродукции и акклиматизации растений // Folia dendrologica. — Bratislava Veda: vydavatelstvo SAV, 1986. — S. 13—33.
23. Гродзинский А.М. Парадигмы в аллелопатии // Методологические проблемы аллелопатии. — К.: Наук. думка, 1989. — С. 3—14.
24. Гродзинский А.М. Санитарная роль крестоцветных в севообороте // Аллелопатия и продуктивность растений. — К.: Наук. думка, 1990. — С. 3—13.
25. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление: Избр. тр. — К.: Наук. думка, 1991. — 432 с.
26. Гродзинський А.М. Основи хімічної взаємодії рослин. — К.: Наук. думка, 1973. — 205 с.
27. Гродзинський А.М. Знову про фітоценологічну роль фізіологічно активних виділень рослин // Укр. ботан. журн. — 1983. — 40, № 4. — С. 1—10.
28. Гродзинский А.М., Богдан Г.П., Головка Э.А. и др. Аллелопатическое почвоутомление. — К.: Наук. думка, 1979. — 248 с.
29. Гродзинский А.М., Головка Э.А., Безменов А.Я. и др. Взаимодействие летучих выделений в замкнутой экосистеме. — К.: Наук. думка, 1992. — 127 с.
30. Гродзинский А.М., Головка Э.А., Горобец С.А. и др. Экспериментальная аллелопатия. — К.: Наук. думка, 1987. — 233 с.
31. Гродзинский А.М., Горобец С.А. Аллелопатически активные вещества плодов катрана татарского // Методологические проблемы аллелопатии. — К.: Наук. думка, 1989. — С. 104—110.
32. Гродзинский А.М., Макарьчук Н.М., Лецинская Л.С. и др. Фитонциды в эргономике. — К.: Наук. думка, 1986. — 188 с.
33. Гродзинський А.М., Кваша В.В., Кострома О.Ю., Головка Е.А. Генетична активність екзо-метаболітів вищих рослин і ґрунтових мікроорганізмів у зв'язку з алелопатією // Доп. АН УССР. Сер. Б. — 1985. — № 8. — С. 61—64.
34. Гродзинський А.М., Мар'юшкіна В.А., Міркін Б.М. Модифікація аналізу ценологічного режиму в травосумішах // Укр. ботан. журн. — 1984. — 41, № 4. — С. 72—78.
35. Грюммер Г. Взаимные влияния высших растений. Аллелопатия. — М.: Изд-во иностр. литры, 1957. — 261 с.
36. Еланська Н.Е., Головка Е.А., Дерев'янюк В.А. та ін. Еколого-фізіологічний аналіз мікробіоценозів степової рослинності Українського заповідника "Михайлівська цілина" // Мікробіол. журн. — 1997. — 59, № 3. — С. 3—12.
37. Иванченко В.А., Гродзинский А.М., Черевченко Т.М. и др. Фитоэргономика. — К.: Наук. думка, 1989. — 296 с.
38. Исидоров В.А., Зенкевич И.Г. Хроматографическое определение следов органических веществ в атмосфере. — Л.: Химия, 1982. — 135 с.
39. Макарьчук Н.М., Лецинская Л.С., Акимов Ю.А. и др. Фитонциды в медицине. — К.: Наук. думка, 1990. — 215 с.
40. Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. — Самара: Кн. изд-во, 1994. — 206 с.
41. Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология. — М.: Высш. школа, 1978. — 350 с.
42. Мороз П.А. Аллелопатия в плодовых садах. — К.: Наук. думка, 1990. — 208 с.
43. Мороз П.А., Комиссаренко Н.Ф. Аллелопатическая активность некоторых фенольных соединений // Роль токсинов растительного и микробного происхождения в аллелопатии. — К.: Наук. думка, 1983. — С. 18—122.
44. Осичнюк В.В. Деякі особливості заповідного режиму у відділеннях Українського державного степового заповідника // Укр. ботан. журн. — 1979. — 36, № 4. — С. 347—353.
45. Работнов Т.А. Фитоценология. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. — 382 с.
46. Райс Э. Аллелопатия. — М.: Мир, 1978. — 392 с.
47. Ткаченко В.С. О природе луговой степи заповедника "Михайловская целина" и прогноз развития ее в условиях заповедности // Укр. ботан. журн. — 1984. — 69, № 4. — С. 448—457.
48. Токин Б.П. Целебные яды растений. — Л.: Лениздат, 1974. — 343 с.
49. Туганаев В.В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. — М.: Наука, 1984. — 87 с.
50. Холодный Н.Г. Летучие выделения цветков и листьев как источник питания микроорганизмов // Докл. АН СССР. — 1944. — 44, № 2. — С. 75—78.
51. Холодный Н.Г. О летучих органических выделениях почвы // Докл. АН СССР. — 1951. — 80, № 3. — С. 433—435.
52. Часовенная А.А. К вопросу о механизме химического взаимодействия растений // Вестник Ленингр. ун-та. — 1961. — № 3. — С. 19—24.
53. Шроль Т.С., Головка Э.А., Ильченко Н.А. и др. Влияние негумифицированного органического вещества на микробиологические процессы под пшеницей // Некоторые резервы увеличения производства зерна в Украине. — К.: Урожай, 1995. — С. 160—165.
54. Шроль Т.С., Головка Э.А., Хохлова И.Г. и др. Аллелопатический скрининг растений для сидера-

ции // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах. — Самара: Изд-во Самар. ун-та, 1995. — С. 138—143.

55. Шроль Т.С., Головки Э.А., Элланская Н.Э., Холлова И.Г. К проблеме оптимизации почвенных условий агроценоза с помощью сидератов // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. — Самара: Изд-во Самар. ун-та. — 1996. — С. 181—187.

56. Golovko E.A. Experimental allelopathy: theory of evolution and methodology // Allelopathy in sustainable agriculture forestry and environment. — Hisar: Haryana Agric.Univ., India, 1994. — P. 3.

57. Golovko E.A. Allelopathic screening of donor plants of biologically active compounds of saponins // Abstracts of 210th ACS National Meeting American Chemical Society. Division of agricultural and Food Chemistry. — Chicago, 1995. — P. 35.

58. Golovko E.A. Bases of physiological and biochemical interactions between plants and microorganisms in agroecosystems // Plant nutrition for sustainable food production and Environment / Ed. Tadao Ando. — Tokyo, Japan: Hiroshima Univ., 1997. — P. 779—780.

59. Golovko E.A. Allelopathy — a History, Past, Present and Future // Recent Advances in Allelopathy. Vol. 1. A Science for the future. — Printed in Puerto Real, Cadiz, Spain: Servicio de publicaciones-universidad de Cadiz, 1999. — P. 485—491.

60. Golovko E.A., Grakhov V.P., Moroz P.A., Ilienko A.A. Functions of phenolic compounds in allelopathy of higher plants and microorganisms // First World Congress on Allelopathy. A Science for the future. — Puerto Real (Cadiz), Spain: SAI (Univ. of Cadiz), 1996. — P. 212.

61. Golovko E.A., Roshina V.V., Narval S.S. Andrei M. Grodzinsky // Allelopathy J. — 1995. — 2, N 1. — P. 1—7.

62. Grakhov V.P., Didyk N.P. Study of the properties of allelopathic of various species and approaches for their control // Biodiversity and Allelopathy: from organisms to ecosystems in the Pacific. — Academia Sinica, Taipei, 1999. — P. 325—343.

63. Grakhov V.P., Kozeko V.G., Golovko E.A. Modeling of allelopathic interactions in laboratory tests // Укр. ботан. журн. — 1993. — 50, № 1. — С. 88—95.

64. Molish H. Der Einfluss einer Pflanze auf die andere. Allelopathic. — Jena, 1937. — 102 S.

65. Rice E.L. Allelopathy. — New York ets., 1974. — 353 p.

66. Rice E.L. Allelopathy — an update // Bot. Rev. — 1979. — 45, N 1. — P. 15—109.

67. Rice E.L. Allelopathy. — 2nd ed. — London: Acad. Press., 1984. — 422 p.

68. Rice E.L. Biological control of selected plants diseases by microorganisms // Allelopathy J. — 1994. — 1, N 2. — P. 77—89.

69. Willis R. Terminology and trends in allelopathy // Allelopathy J. — 1994. — 1, N 1. — P. 7—28.

Э.А. Головки

Национальный ботанический сад
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ПАРАДОКСЫ В АЛЛЕЛОПАТИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ: РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ ВЗГЛЯД

Представлен историко-аналитический обзор становления и развития фундаментальной аллелопатии в Украине. Обобщены теоретические и экспериментальные исследования акад. А.М. Гродзинского и его сотрудников. Рассмотрены приоритетные разработки аллелопатии: от описания экологических механизмов взаимодействия высших растений и микроорганизмов до выделения и идентификации физиологически активных веществ.

E.A. Golovko

N.N. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

REGULARITIES AND PARADOXES IN ALLELOPATHY: RETROSPECTIVE VIEW

Historical and analytical review of formation and development fundamental allelopathy in Ukraine have been given. Theoretical and experimental studies by academician A.M. Grodzinsky and his co-workers have been generalized. The most priority elaborations in modern allelopathy from description of ecological mechanisms between higher plants and microorganisms to isolation and identification of physiologically active substances have been considered.