

Annales Universitatis Paedagogicae Cracoviensis

Studia ad Didacticam Biologiae Pertinentia II (2012)

Grzegorz Rut, Andrzej Rzepka, Agata Stokłosa-Wojtaś, Grzegorz Migdalek

Wpływ substancji allelopatycznych na kiełkowanie nasion, wzrost i rozwój roślin

Wstęp

Zjawisko allelopatii było znane od bardzo dawna, a mimo to do tej pory nie zostało dokładnie wyjaśnione i zbadane. Nie wiadomo, czy wytwarzanie związków allelopatycznych było celową strategią wykształconą przez rośliny dla przeciwdziałania konkurencji, czy może dziełem przypadku, utrwalonym w kolejnych pokoleniach, pozwalającym uzyskać przewagę roślinom syntetyzującym te substancje.

Istotą oddziaływań allelopatycznych jest wydzielanie do środowiska przez rośliny substancji chemicznych, które modyfikują procesy wzrostu i rozwoju roślin. Modyfikacja ta może mieć charakter stymulujący lub inhibicyjny. Termin allelopatia pochodzi z języka greckiego i jest połączeniem dwóch wyrazów: *allelom* – wzajemnie i *pathos* – oddziaływanie, cierpienie, doświadczenie. Istota oddziaływań allelopatycznych polega na wydzielaniu do otaczającego środowiska przez rośliny, grzyby, mikroorganizmy (donory) związków chemicznych, które modyfikują procesy wzrostu i rozwoju roślin (akceptorów). Podczas pierwszego Światowego Kongresu Allelopatii w 1996 r., przebiegającego pod hasłem „Allelopathy – a science for the future”, zdefiniowano allelopatię jako każdy proces, w którym biorą udział wtórne metabolity wytworzone przez rośliny, mikroorganizmy lub grzyby, mające wpływ na wzrost i rozwój systemów biologicznych i rolniczych, wykluczając zwierzęta (Gniazdowska i wsp. 2004).

Rys historyczny badań nad allelopatią

Jednym z najstarszych przykładów wykorzystania zjawiska allelopatii jest doświadczenie opisane przez Demokryta z Abdery (370 r. p.n.e.), polegające na obumieraniu drzew, wywołane traktowaniem ich korzeni mieszaniną kwiatów łąbinu (*Lupinus sp. L.*) namoczonych w soku szaleju jadowitego (*Cucuta virosa*) (Wójcik-Wojtkowiak i wsp. 1998, Oleszek i wsp. 2001). Wzmianki o zjawisku allelopatii znajdujemy także u Pliniusza Starszego (1 r. n.e.) w dziele *Historia naturalna*. Został tam zamieszczony opis tajemniczych, trujących dla innych roślin właściwości orzecha czarnego (*Juglans nigra L.*) i orzecha włoskiego (*Juglans regia L.*). Jedną z pierwszych prób wyjaśnienia tego zjawiska podjął w latach trzydziestych XIX

wieku szwajcarski botanik de Candolle. Opisał on hamowanie wzrostu i rozwoju niektórych roślin przez wydzieliny korzeni innych gatunków roślin (Kołodziejak-Nieckuła 1994). Pojęcie allelopatii po raz pierwszy zostało wprowadzone do literatury przez fizjologa G. Molischa dla określenia wzajemnych wpływów – zarówno szkodliwych, jak i korzystnych – o charakterze biochemicznym, pomiędzy roślinami, włączając również mikroorganizmy. Począwszy od drugiej połowy XX wieku można było zauważyć wzrost zainteresowań oddziaływaniami allelopatycznymi między chwastami i roślinami uprawnymi.

Podział substancji allelopatycznych

Większość zidentyfikowanych do tej pory związków allelochemicznych, syntetyzowanych przez rośliny wyższe (ponad 10 000), należy do metabolitów wtórnych o relatywnie prostej budowie chemicznej (Kączkowski 1985, Jensen i wsp. 2001, Ciarka i wsp. 2004, Machado 2007). W skład allelopatin wchodzi duża ilość różnorodnych związków organicznych – od najprostszych, występujących w formie gazowej, związków alifatycznych, do wielopierścieniowych związków aromatycznych (Kączkowski 1985).

Allelopatyny pod względem charakteru oddziaływania można podzielić na stymulatory lub inhibitory. Klasyfikacja ta nie jest wyraźna, gdyż związki stymulujące wzrost roślin mogą w wysokich stężeniach pełnić funkcję inhibitorów, jak również substancje uważane za inhibitory w niskich stężeniach mogą stymulować pewne procesy życiowe (Gniazdowska i wsp. 2004).

Grümmer podzielił związki wydzielane przez rośliny na cztery grupy:

- antybiotyki – wydzielane przez bakterie lub plechowce i oddziaływające na inne mikroorganizmy,
- fitoncyny – wydzielane przez rośliny naczyniowe i oddziaływające na rośliny tej samej grupy,
- koliny – wydzielane przez rośliny wyższe i wpływające na rośliny naczyniowe,
- marazminy – wydzielane przez bakterie lub plechowce i oddziaływające na rośliny wyższe (Zielińska 1986).

Według podziału zaproponowanego przez Gniazdowską i wsp. (2004) substancje wytwarzane przez rośliny można sklasyfikować na podstawie ich znaczenia ekologicznego, w zależności od tego, czy są to relacje między- czy wewnątrzgatunkowe. Do tych pierwszych zaliczamy:

- allomony – to takie związki, które dają korzyść organizmowi wydzielającemu,
- kairomony – substancje dające korzyść akceptorowi,
- depresanty – substancje hamujące wzrost i niszczące organizm akceptora, ale będące obojętne dla donora.

Do substancji będących źródłem oddziaływań wewnątrzgatunkowych zalicza się:

- autotoksyny,
- autoinhibitory adaptacyjne,
- feromony.

W agrosystemach można wyróżnić trzy podstawowe źródła, z których uwalniane są substancje allelopatyczne. Zaliczamy do nich: rośliny uprawne, chwasty oraz mikroorganizmy (Wójcik-Wojtkowiak i wsp. 1998).

Źródła allelozwiązków

Związki allelopatyczne wykryto we wszystkich organach roślin zarówno wegetatywnych, jak i generatywnych. Największe znaczenie allelopatyczne przypisuje się związkom pochodzącym z organów wegetatywnych. Najbogatszym źródłem allelopatin są liście, w których występują one w największym stężeniu i szerokim spektrum jakościowym. Korzenie roślin zawierają niektóre inhibitory, ale zwykle występują one w stężeniach niższych niż w liściach. W niektórych płatkach kwiatów i okwiacie obecne są substancje allelopatyczne, ale niewiele wiadomo o ich budowie chemicznej i częstotliwości występowania, gdyż rzadko badano je pod kątem aktywności allelopatycznej (Viator i wsp. 2006, Ding i wsp. 2007). Również nasiona zawierają liczne inhibitory, które zabezpieczają przed gniciem, a również kontrolują czas kiełkowania poprzez narzucenie spoczynku bezwzględnego. Dzięki temu nasiona chwastów mogą przetrwać przez dziesiątki lat, zachowując przy tym żywotność. Z kolei owoce zawierają inhibitory, które odgrywają ważną rolę w procesie kiełkowania nasion.

Drogi uwalniania allelozwiązków

Allelopatyny mogą być uwalniane do środowiska przy udziale czterech różnych procesów, a mianowicie ewaporacji, czyli uwalniania lotnych substancji, ługowania z części naziemnych, eksudacji z systemu korzeniowego albo rozkładu tkanek roślinnych (Oleszek 1992).

Uwalnianie lotnych substancji (ewaporacja) dotyczy głównie olejków eterycznych należących do terpenoidów, powstających w gruczołach roślinnych, skąd w formie gazowej w podwyższonej temperaturze dostają się do atmosfery. Substancje te mogą być pochłaniane przez tkanki sąsiednich roślin bezpośrednio z atmosfery lub z rosą. Dopuszczalna jest także ich adsorpcja na powierzchni gleby, z której przechodzą do roztworu glebowego i są pobierane przez systemy korzeniowe roślin.

Przez ługowanie (wymywanie) z nadziemnych organów roślin pod wpływem deszczu lub rosy wymywana jest cała gama związków, m.in. alkaloidy, flawonoidy, kwasy organiczne, substancje pektynowe oraz związki fenolowe.

Eksudacja (wydzielanie przez system korzeniowy) to mniej wydajna droga dyfuzji związków allelopatycznych do otoczenia, zwykle ograniczona jedynie do ryzosfery. Jak donoszą Curl i Truelove (1986), intensywność wydzielania związków chemicznych z nieuszkodzonych korzeni wynosi jedynie 7–25% zasymilowanego węgla netto. Wydzieliny z korzeni zawierają głównie substancje metabolizmu podstawowego, tj. cukry, kwasy organiczne oraz metabolity wtórne, które służą do obrony przed patogenami oraz mogą również negatywnie oddziaływać na inne rośliny (Ito i wsp. 1998, Bernat i wsp. 2004).

Rozkład obumarłych organów roślin jest podstawowym źródłem substancji allelopatycznych. Według wielu autorów w czasie degradacji resztek roślinnych następuje uwalnianie i wymywanie do gleby różnych substancji pochodzących z tkanek roślinnych, z których wiele wykazuje aktywność biologiczną.

Wpływ substancji allelopatycznych na wzrost i rozwój roślin

Allelopatii nie można analizować jako formy bezpośredniego wpływu jednej rośliny na drugą. Metabolity są wydzielane do środowiska (powietrze, woda, gleba), gdzie mogą podlegać różnego rodzaju transformacjom. Wydzielona przez roślinę–donora substancja nie zawsze dociera do rośliny–akceptora w pierwotnej formie. O aktualnym poziomie toksyczności allelozwiązków decydują trzy ważne procesy, którym mogą podlegać w środowisku, a mianowicie: retencja, transport i transformacja. Ten ostatni proces może być biotyczny lub abiotyczny. Transformacja allelozwiązków przez mikroflorę może dać dwojaki efekt: może doprowadzić do inaktywacji danego związku lub przez jego rozkład spowodować wzrost jego toksyczności (Rice 1984, Oleszek 1992).

Część substancji aktywnych biologicznie może ulec stałej lub okresowej adsorpcji przez koloidy glebowe, w tym także substancje humusowe. Dlatego im większe ilości substancji organicznych gleba zawiera, tym mniejszą wykazuje toksyczność dla roślin w niej rosnących. Substancje, które nie uległy sorpcji ani mikrobiologicznej degradacji, a pozostały w roztworze glebowym, mogą zostać pobrane przez roślinę. Nie musi to oznaczać, iż ujawni się ich działanie toksyczne. W roślinie występują mechanizmy zabezpieczające, takie jak: blokowanie ich transportu lub mechanizmy detoksykacji. Jednym ze sposobów detoksykacji jakiegokolwiek związków fenolowych jest ich wiązanie z cukrami, czyli proces glikolizacji. Jeśli żaden z wymienionych mechanizmów nie funkcjonuje, to allelopatyny pobrane przez roślinę zaburzają szlaki przemian metabolicznych, a przez to wpływają na ontogenezę (Wójcik-Wojtkowiak 1998).

Oddziaływania allelopatyczne, zwane powszechnie allelopatią, można podzielić na dwie grupy, a mianowicie interakcje ujemne i dodatnie. Allelopatia negatywna to oddziaływanie na rośliny poprzez wydzieliny systemu korzeniowego lub lotne związki eteryczne zwane fitoncydami, które są wydzielane z części nadziemnych roślin i ograniczają rozwój gatunków roślin znajdujących się w zasięgu działania roślin wydzielających wspomniane wyżej inhibitory. Bardzo silne oddziaływanie allelopatyczne wykazuje gryka względem roślin synantropijnych, czyli stanowiących pospolite chwasty upraw rolniczych. Natomiast allelopatia dodatnia polega na wydzielaniu przez rośliny takich substancji chemicznych, które wpływają korzystnie na rośliny będące w zasięgu ich oddziaływania, co najczęściej polega na stymulowaniu ich wzrostu i rozwoju. Przykładem takiego pozytywnego oddziaływania jest wpływ pszenicy na mak polny, kąkol polny oraz miotłę zbożową. Inni autorzy wyróżniają dwa odmienne od w/w typy allelopatii, a mianowicie allelopatię prawdziwą i funkcjonalną. Pierwszy typ polega na uwalnianiu do otoczenia takich substancji chemicznych, które są toksyczne bezpośrednio po uwolnieniu przez roślinę. Z kolei allelopatia funkcjonalna dotyczy uwalniania do środowiska związków, które stają się toksyczne w momencie ich przekształcenia przez mikroorganizmy (Wójcik-Wojtkowiak 1998, Gniazdowska i wsp. 2004).

Aktualny stan wiedzy o mechanizmach działania związków allelopatycznych nie pozwala jeszcze mówić o dogłębnym ich poznaniu. Allelozwiązki mają zdolność oddziaływania na szereg procesów biochemiczno-fizjologicznych zachodzących w roślinach, mogą również zmienić ich przebieg. Procesem szczególnie wrażliwym na obecność allelopatin jest wzrost. Związki te mają szczególnie negatywny wpływ

zarówno na podziały komórek, jak i na ich elongację. Szczególną aktywność w blokowaniu procesu mitozy i hamowaniu wzrostu elongacyjnego komórek wykazują lotne monoterpény. Pod wpływem kumaryny, cyneolu oraz skopoletyny powstawały komórki charakteryzujące się wyraźnie zmienionym kształtem, nieprawidłowo wykształconym jądrem oraz rozbudowanym systemem wakuolarnym. Allelozwiązki mają również niekorzystny wpływ na hormony roślinne; i tak, kwasy hydroksyamowe obniżają zdolność auksyn do wiązania z miejscami receptorowymi błon cytoplazmatycznych (Jankiewicz 1997).

Substancje allelopatyczne wywołują zmiany we właściwościach błon cytoplazmatycznych, które dotyczą przepuszczalności, gdyż związki te działają na strukturę ich komponentów. Skutkiem tego jest podwyższony wpływ substancji z sąsiednich komórek. Powszechnym zjawiskiem są zmiany w błonach wywołane przez związki fenolowe, które są najczęściej pochodnymi kwasu cynamonowego lub benzooesowego. Związki te należą do najczęściej syntetyzowanych w roślinach, a ponadto przejawiają działanie toksyczne w stosunkowo niskich stężeniach od 0,1 mM do 1 mM (Wójcik-Wojtkowiak i wsp. 1998).

Allelopatyny mają zdolność modyfikacji aktywności wielu enzymów, przy czym wywierany efekt może być indukujący lub hamujący. Allelozwiązki mogą być substratami dla pewnych enzymów i wówczas mogą indukować ich aktywność. Taką stymulację stwierdzono w przypadku peroksydazy oraz glukozylotransferazy fenolowej pod wpływem działania związków fenolowych (Oleszek i wsp. 2001). Z kolei przyczyną dezaktywacji enzymów może być tworzenie nierozpuszczalnych kompleksów allelozwiązków z białkami enzymatycznymi. Zdolność do tworzenia takich kompleksów stwierdzono w przypadku działania związków fenoli, a zwłaszcza garbników.

Wiele prac potwierdziło, iż allelozwiązki obniżały potencjał wody w komórkach liści, zwiększały ich oporność dyfuzyjną lub wpływały na stopień otwarcia aparatów szparkowych oraz obniżały intensywność transpiracji. Stwierdzono również, iż allelozwiązki hamują wykształcanie włosników, co jest przyczyną zmniejszenia powierzchni aktywnej korzenia, a tym samym ograniczenia pobierania wody.

Istnieje wiele dowodów świadczących o wpływie substancji allelopatycznych na gospodarkę mineralną roślin. Ograniczają one pobieranie jonów przez komórki, mogą również powodować zwiększony wypływ jonów z tkanek. Efekty te wywierane przez allelozwiązki, zależą od ich budowy chemicznej, stężenia, pH oraz rodzaju jonu (Oleszek i wsp. 2001).

Fotosynteza jest procesem, na który również mają wpływ związki allelochemiczne. Substancje te wpływają na proces w sposób bezpośredni, powodując zmiany w aparacie fotosyntetycznym, a także w sposób pośredni, powodując ograniczenia w pobieraniu i transporcie wody w roślinie (Qasem 2001, Czarnota i wsp. 2003).

Mało jest prac dotyczących problemu oddziaływania allelozwiązków na proces oddychania. Stwierdzono, iż wpływ dotyczy głównie zmian na poziomie mitochondriów. Badania, które były prowadzone na izolowanych mitochondriach dowiodły, że dużą aktywność, przejawiającą się zaburzeniami w metabolizmie mitochondrialnym, wykazują monoterpény oraz związki fenolowe.

Praktyczne zastosowanie oddziaływań allelopatycznych

Postępująca chemizacja rolnictwa, stanowiąca istotne zagrożenie dla środowiska naturalnego, powoduje ciągły rozwój badań nad praktycznym wykorzystaniem zjawiska allelopatii w zwalczaniu chwastów w uprawach rolniczych (Gniazdowska i wsp. 2004).

Zdaniem Jankiewicza (1997), wykorzystanie zjawiska allelopatii w praktyce rolniczej można realizować trzema drogami. Jedną z nich jest wykorzystanie związków allelochemicznych w ochronie roślin przeciw szkodnikom roślin (owady, nicienie). Odmiernym zagadnieniem jest praktyczne wykorzystanie allelopatii w walce z chwastami i chorobami roślin, przez zwiększenie odporności roślin na te choroby. Z punktu widzenia produkcji rolniczej aspekt zwiększenia odporności roślin na choroby oraz walki z chwastami jest szczególnie ważny. Obecnie w ogrodnictwie i rolnictwie zintegrowanym czy ekologicznym konieczne jest ograniczenie stosowania środków chemicznych i zastąpienie ich substancjami naturalnymi, wytwarzanymi przez różne gatunki roślin. Istnieją liczne dane wskazujące, że allelozwiązki mogą być stosowane jako herbicydy. Zdaniem Wójcik-Wojtkowiak i wsp. (1998), toksyczne właściwości saponin występujących w lucernie siewnej mogą być wykorzystane w ochronie chmielu przed niektórymi patogenami i szkodnikami. W uprawie tej rośliny może również zostać wykorzystany fitosanitarny wpływ żyta. Wykazano negatywne działanie pelargonii i bodziszka na stonkę ziemniaczaną. Aktualnie prowadzone są badania nad aktywnością biologiczną perzu w uprawach roślin zbożowych.

Wykorzystanie dodatnich współzależności allelopatycznych w praktyce stwarzają siewy mieszane. W Polsce wprowadził je pionier allelopatii Stefan z Bronowa. Jego idea zaowocowała opracowaniem systemu upraw pasowych, bardzo popularnych w Stanach Zjednoczonych. W Polsce uprawy pasowe z wsiewką roślin motylkowych prowadzone są w Instytucie Melioracji i Użytków Zielonych w Falentach koło Szczecina.

Zastosowanie rozpuszczalników organicznych umożliwia ekstrakcję związków hydrofobowych należących do produktów metabolizmu wtórnego. Użycie wody do ekstrakcji, chociaż najbardziej zbliżone do warunków naturalnych, pozwala wyekstrahować głównie związki metabolizmu podstawowego. Z badań licznych autorów wynika, że wodne ekstrakty w stężeniu mniejszym niż 1% stymulowały wzrost siewek pszenicy, a ekstrakty etanolowe z tej samej rośliny hamowały wzrost siewek już w stężeniu 0,25%. Na tej podstawie można wnioskować, że zahamowanie kiełkowania może być wywołane związkami allelopatycznymi, które są rozpuszczalne jedynie w etanolu. Istnieje wiele technik wyodrębniania związków allelochemicznych i określenia ich fitotoksycznej aktywności. Jednym z najczęściej wykorzystywanych biotestów jest oznaczenie wpływu tych związków na kiełkowanie nasion. Poszczególne części rośliny dostają się do gleby i w naturalnych warunkach wpływają na rośliny (Wójcik-Wojtkowiak i wsp. 1998, Kato-Noguchi 2004, Kato-Noguchi i wsp. 2008).

Allelopatia jest zjawiskiem bardzo złożonym, wymaga znajomości wielu dyscyplin naukowych. Dlatego ciągle aktualne jest stwierdzenie sformułowane przed laty przez prof. M. Nowińskiego: „Allelopatia stoi dopiero u progu swoich możliwości i osiągnięć, a jej rozwój doprowadzi do rozwiązania wielu zagadnień ważnych dla teorii i praktyki rolniczej” (Zarzecka 2006).

Wpływ ekstraktów allelopatycznych ze słonecznika na rośliny

Substancje allelopatycznie aktywne, wydzielane przez korzenie roślin, wymywane z ich części nadziemnych, lub powstające przy rozkładzie resztek roślin mogą wywoływać ograniczenie kiełkowania i wzrostu szczególnie w pierwszych etapach rozwoju roślin (Rice 1984, Wójcik-Wojtkowiak i wsp. 1998, Hunter i Menges 2002).

Kiełkowanie nasion jest procesem złożonym, przebiega w sposób harmonijny, gdy procesy zachodzące w różnych organach i tkankach precyzyjnie współdziałają ze sobą. Kluczową rolę w tej integracji odgrywa przekazywanie informacji i transport metabolitów między poszczególnymi częściami nasiona. Związki allelopatyczne zaburzą prawidłowy przebieg procesów w trakcie kiełkowania nasion. Allelozwiązki, reagując z powierzchniowymi związkami komórek, wpływają na przepuszczalność błon dla wody oraz dla składników mineralnych. Efekt ten to działanie pierwotne, ponieważ uszkodzenie błon wpływa na cały metabolizm i na wszystkie procesy fizjologiczne. Związki o właściwościach allelopatycznych hamują biosyntezę białek, zmniejszają wydajność fosforylacji oksydacyjnej i fotosyntetycznej (Tang i Young 1982, Weston i wsp. 1989). W rozwijających się siewkach powodują hamowanie podziałów i wydłużania się komórek. Jak wykazały badania, *H. annuus* jest bogatym źródłem terpenoidów, wykazujących bardzo szerokie spektrum aktywności biologicznej, włączając aktywność allelopatyczną. Wyciągi ze słonecznika zawierają laktony seskwiterpenowe, które dobrze rozpuszczają się w etanolu i hamują kiełkowanie nasion różnych gatunków roślin. W wyciągach z *H. annuus* wykryto również kwas chlorogenowy i izochlorogenowy przedstawicieli związków fenolowych, które dobrze rozpuszczają się w wodzie. Związki te wykazują szczególnie silne właściwości inhibicyjne na proces kiełkowania. W wyciągach obecne są te kwasy i ich obecnością można wyjaśnić hamowanie procesu kiełkowania nasion roślin. W badaniach nad związkami allelopatycznymi stwierdzono powstawanie stresu oksydacyjnego. Po zastosowaniu allelozwiązków w tkankach roślin wzrasta poziom nadtlenu wodoru oraz zwiększa się aktywność katalazy, enzymu należącego do systemu antyoksydacyjnego (Nilsen i wsp. 1999, Yang i wsp. 2004, Sampietro i wsp. 2006).

Zakłócenia w przebiegu fotosyntezy mogą wywołać laktony seskwiterpenowe. Inhibicyjne działanie tych związków związane jest z uszkodzeniem fotosystemu II. O takiej aktywności laktonów mogą świadczyć obniżające się wartości parametru F_v/F_m u roślin poddawanych działaniu alkoholowych wyciągów z liści lub korzeni *H. annuus*. Wyniki badań Wójcik-Wojtkowiak (1998) potwierdzają, że stosowanie niskiego stężenia substancji allelopatycznych powoduje wzrost stężenia chlorofilu, natomiast zwiększenie stężenia wywołuje efekt odwrotny. Obserwowany spadek wartości F_v/F_m oraz wzrost wartości F_0 w liścieniach roślin wyrosłych z nasion kiełkujących na podłożu z ekstraktami lub podlewanymi ekstraktami z *H. annuus* może świadczyć o uszkodzeniach w obrębie PS II.

Chloroza jest jednym z przejawów stresu allelochemicznego, związki fenolowe obecne w ekstraktach *H. annuus*, aby hamowały proces fotosyntezy, powinny występować w stężeniu 0,1 mM do 2 mM. Zakłócenia procesu fotosyntezy mogą wywoływać krótkołańcuchowe kwasy organiczne oraz seskwiterpenowe laktony (Bernat i wsp. 2004, Prati i Bossdorf 2004, Kato-Noguchi i wsp. 2008). Działanie alleloinhibitorów zlokalizowane jest w obrębie centrum aktywnego PS II. Pod ich wpływem

wzrasta także oporność dyfuzyjna szparek. Zaburzenia produkcji i dystrybucji energii wywołane alleloinhibitorami ujawniają się w procesie fotosyntezy i oddychania. Związki fenolowe hamują również aktywność hydrolityczną i transport protonów katalizowany przez plazmolemową H^+ -ATPazę (Janicka-Russak i wsp. 2004, Kato-Noguchi i Ino 2005). Inhibycyjne działanie allelozwiązków polega na zaburzeniach fosforylacji oksydacyjnej, obniżeniu poziomu ATP i zahamowaniu pobierania tlenu. Niedobór energii zakłóca aktywny transport substancji w obrębie rośliny, a także syntezę związków.

Inhibycyjny wpływ substancji allelopatycznych zawartych w wyciągach wodnych lub alkoholowych z poszczególnych organów *H. annuus* jest odmienny na kiełkowanie, wzrost roślin i wartość parametrów fluorescencji chlorofilu siewek roślin i jest uzależniony od rodzaju wyciągu oraz stężenia.

Literatura

- Bernat W., Gawrońska H., Janowiak F., Gawroński S., 2004, *The effect of sunflower allelopathics on germination and seedling vigour of winter wheat and mustard*, Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych, 496, s. 289–299.
- Ciarka D., Gawrońska H., Małecka M., Gawroński S.W., 2004, *Allelopathic potential of sunflower roots and root exudates*, Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych, 496, s. 301–314.
- Curl E.A., Truelove B., 1986, *The rhizosphere*, Springer-Verlag, Berlin, New York.
- Czarnota M.A., Rimando A.M., Weston L.A., 2003, *Evaluation of root exudates of seven sorghum accessions*, J. Chem. Ecol., 29, s. 2073–2083.
- Ding J., Sun Y., Xiao C.L., Shi K.S., Zhou Y.H., Yu J.Q., 2007, *Physiological basis of different allelopathic reactions of cucumber and fig leaf gourd plants to cinnamic acid*, J. Exp. Bot., 58, s. 3765–3773.
- Gniazdowska A., Oracz K., Bogatek R., 2004, *Allelopatia – nowe interpretacje oddziaływań pomiędzy roślinami*, Kosmos, 53, s. 207–217.
- Hunter M.E., Menges E.S. 2002, *Allelopathic effects and root distribution of Ceratiola ericoides (Empetraceae) on seven rosemary scrub species*, Am. J. Bot., 89, s. 1113–1118.
- Ito K., Kobayashi K., Yoneyama T., 1998, *Fate of dehydromatricaria ester added to soil and its implications for the allelopathic effect of Solidago altissima L.*, Ann. Bot., 82, s. 625–630.
- Janicka-Russak M., Kabała K., Pacholicki P., Kłobus G., 2004, *The effect of phenolic acids on the growth and plasma membrane H^+ -ATPase activity in cucumber seedlings*, Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych, 496, s. 325–330.
- Jankiewicz L., 1997, *Regulatory wzrostu i rozwoju roślin*, Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Jensen L.B., Courtois L., Shen Z., Li M., Olofsdotter M., Mauleon R.P., 2001, *Locating genes controlling allelopathic effects against barnyardgrass in upland rice*, Agron. J., 93, s. 21–26.
- Kato-Noguchi H., 2004, *Allelopathic substance in rice root exudates: Rediscovery of momilactone B as an allelochemical*, J. Plant Physiol., 161, s. 271–276.
- Kato-Noguchi H., Ino T., 2005, *Possible involvement of momilactone B in rice allelopathy*, J. Plant Physiol., 162, s. 718–721.

- Kato-Noguchi H., Fushimi Y., Shigemori H., 2008, *An allelopathic substance in red pine needles* (*Pinus densi.ora*), *J. Plant Physiol.*, doi:10.1016/j.jplph.2008.06.012.
- Kączkowski J., 1985, *Biochemia roślin, tom II Metabolizm wtórny*, Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Kołodziejak-Nieckuła E., 1994, *Allelopatia*, *Wiedza i Życie*, 10, s. 28–32.
- Machado S., 2007, *Allelopathic potential of various plant species on downy brome, s. implications for weed control in wheat production*, *Agronomy Journal*, 99, s. 127–132.
- Nilsen E.T., Walker J.F., Miller O.K., Semones S.W., Lei T.T., Clinton B.D., 1999, *Inhibition of seedling survival under Rhododendron maximum (Ericaceae), s. could allelopathy be a cause?* *Am. J. Bot.*, 86, s. 1597–1605.
- Oleszek W., 1992, *Techniki badań allelopatii*, *Wiadomości Botaniczne*, 36, s. 17–25.
- Oleszek W., Głowniak K., Leszczyńska B., 2001, *Biochemiczne oddziaływania środowiska*, Wydawnictwo Akademii Medycznej, Lublin.
- Prati D., Bossdorf O., 2004, *Allelopathic inhibition of germination by Alliaria petiolata (Brassicaceae)*, *Am. J. Bot.* 91, s. 285–288.
- Qasem J.R., 2001, *Allelopathic potential of white top and syrian sage on vegetable crops*. *Agron. J.*, 93, s. 64–71.
- Rice E.L., 1984, *Allelopathy*, 2nd ed. Academic Press, New York.
- Sampietro D.A., Vattuone M.A., Isla M.I., 2006, *Plant growth inhibitors isolated from sugarcane (Saccharum officinarum) straw*, *J. Plant Physiol.*, 163, s. 837–846.
- Tang C.-S., Young C.-C., 1982, *Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of bigalga limpograss (Hemarthria altissima)*, *Plant Physiol.*, 69, s. 155–160.
- Weston L.A., Harmon R., Mueller S., 1989, *Allelopathic potential of sorghum–sudangrass hybrid (sudex)*, *J. Chem. Ecol.*, 15, s. 1855–1865.
- Wójcik-Wojtkowiak D., 1998, *Fizjologiczno-biochemiczne reakcje roślin na inhibitory allelopatyczne występujące w glebach oraz podłożach*, *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych*, 461, s. 89–100.
- Wójcik-Wojtkowiak D., Politycka B., Weyman-Kaczmarkowa W., 1998, *Allelopatia.*, Wydawnictwo Akademii Rolniczej, Poznań.
- Viator R.P., Johnson R.M., Grimm C.C., Richard Jr. E.P., 2006, *Allelopathic, autotoxic, and hormonal effects of postharvest sugarcane residue*, *Agron. J.*, 98, s. 1526–1531.
- Yang W., Scheffler B.E., Weston L.A. 2004, *SOR1, a gene associated with bioherbicide production in sorghum root hairs*, *J. Exp. Bot.*, 55, s. 2251–2259.
- Zarzycka K., 2006, *Zjawisko allelopatii – znaczenie w praktyce rolniczej*, *Nasza Rola*, 2, <http://www.naszarola.pl>.
- Zielińska E., 1986, *Wybrane zagadnienia allelopatii*, *Sylwan*, 130, s. 37–42.

Influence of allelopathic substances on the sprouting of seeds, growth and development of plants

Abstract

The effects exerted by allelochemicals on physiological and metabolic processes have been widely treated in various publications on the subject. The key allelopathic impacts consist in plants releasing into the environment chemicals capable of modifying the growth and development of other plants. This modification may have either a stimulating or inhibiting effect. Allelochemicals are capable of affecting a number of biochemical physiological processes occurring in plants, and they may also modify their course. Growth is the process that is particularly vulnerable to the presence of allelochemicals. The latter are capable of having particularly adverse effects on cell divisions and elongation. Photosynthesis is another process affected by allelochemicals. They may either operate directly, by producing alterations in the photosynthetic apparatus, or indirectly, via limiting water uptake and transport within plants. The three basic sources from which allelochemicals are released are as follows: cultivated plants, weeds, and microorganisms. Allelochemicals were discovered in all plant parts, both vegetative and generative. The highest allelopathic effects are attributed to compounds derived from the vegetative parts.

Grzegorz Rut, Andrzej Rzepka, Agata Stokłosa-Wojtaś, Grzegorz Migdałek

Uniwersytet Pedagogiczny

Zakład Fizjologii Roślin, Instytut Biologii

ul. Podbrzezie 3, 31-054 Kraków