

DANUTA WÓJCIK-WOJTKOWIAK

Akademia Rolnicza w Poznaniu

ROLA ALLELOPATII W ROLNICZYCH EKOSYSTEMACH

Zainteresowanie allelopatią wybitnie wzrosło w ostatnich latach. Złożył się na to szereg przyczyn, ale za podstawową uznać należy dążność do poznania oraz wyjaśnienia mechanizmów wielu zjawisk, których występowanie w ekosystemach coraz bardziej się nasila. Powstała bogata literatura poświęcona temu zagadnieniu. Jednakże na interpretacji większości prac zaciążyły różnice nomenklaturowe związane z samą definicją przedmiotu.

Molisch (1937) definiując allelopatię określił ją jako współoddziaływanie występujące pomiędzy wszystkimi roślinami, włączając w to mikroorganizmy, które dokonuje się za pomocą wydzielanych przez rośliny — donory, związków chemicznych działających na wzrost i rozwój roślin — akceptorów. Interakcja ta może mieć charakter zarówno dodatni, jak i ujemny. Rice w pierwszym wydaniu monografii [53] zawęził tę definicję, ograniczając allelopatię wyłącznie do szkodliwego oddziaływania jednych organizmów roślinnych na drugie. Wprawdzie wycofał się z tego stanowiska uznając je za nieprawidłowe, ale nastąpiło to dopiero niedawno, bo w 1984 roku [wg 42]. Na skutek tych różnic, w większości prac, jakie ukazały się w ciągu ostatniego 10-lecia, allelopatię rozpatrywano jednostronnie — wyłącznie w aspekcie wpływów ujemnych.

Obećnie allelopatia uznana została za podstawowy proces ekologiczny. Występuje bowiem powszechnie, zarówno w ekosystemach naturalnych, jak i zagospodarowanych. Tłumaczy interakcje pomiędzy organizmami w ich środowisku, pozwala na wyjaśnienie przyczyn takich zjawisk jak sukcesja, dominacja, zmęczenie gleb oraz zmiany ich produktywności.

W artykule zwrócono uwagę na te przejawy allelopatii, które występują w ekosystemach rolniczych. Opracowanie to wydaje się tym bardziej celowe, że ostatnia praca dotycząca tego zjawiska, jaka ukazała się w języku polskim autorstwa M. Nowińskiego pochodzi sprzed 25 lat [44]. Niniejsze opracowanie zostało oparte na przeglądowych artykułach Putnama i Duke [48] oraz Fishera [25] i uzupełnione informacjami zawartymi w bieżących pracach opublikowanych głównie w ciągu ostatnich 10 lat.

Źródła związków allelopatycznych

Związki allelopatyczne wykryto we wszystkich organach rośliny — zarówno wegetatywnych, jak i generatywnych. Nasiona zawierają liczne inhibitory, które chronią je przed gniciem, a równocześnie kontrolują termin ich kiełkowania poprzez narzucanie spoczynku. Dzięki temu nasiona chwastów mogą przetrwać w glebie przez dziesiątki lat, zachowując żywotność. Owoce zawierają inhibitory, które odgrywają ważną rolę w kiełkowaniu nasion. Przykładem tego jest łuska orzecha czarnego zawierająca juglon, który ma silne właściwości fitotoksyczne. Niektóre kwiaty także cechują się obecnością substancji toksycznych. Obecnie niewiele jednak wiadomo o ich budowie chemicznej i częstotliwości występowania. Według opinii większości autorów, substancje pochodzące z nasion, owoców i kwiatów nie są w warunkach naturalnych uwalniane w takich ilościach, aby mogły wpływać na inne rośliny [25].

Największe znaczenie allelopatyczne przypisuje się związkom obecnym w organach wegetatywnych. Najbogatszym ich źródłem są liście, w których występują w największej ilości i w najszerszym spektrum jakościowym. Korzenie zawierają tylko niektóre inhibitory, i to w stężeniu znacznie niższym aniżeli liście. Do inhibitorów zawartych w łodygach nie przywiązuje się szczególnej wagi, mimo iż także w nich występują [25].

Związki o wysokiej aktywności biologicznej zlokalizowane są głównie w liściach, dlatego badania nad ich allelopatycznym oddziaływaniem prowadzone były najczęściej na nadziemnej biomacie roślin, lub na resztkach poźniwnych, w których udział korzeni jest niewielki.

Zainteresowanie resztkami roślinnymi, w tym także resztkami poźniwnymi, jest szczególnie duże. W praktyce rolniczej stanowią one bowiem podstawowe źródło związków allelopatycznych, które dostają się do gleby. Fakt, że są one częstym obiektem badań, wynika z coraz bardziej nasilających się tendencji do bezorkowej bądź zredukowanej uprawy gleby [23, 61, 65]. Wiadomo także, iż zastosowane w formie mulczu, efektywnie zapobiegają erozji wodnej i powietrznej [10, 64], ograniczają również straty wody z gleby oraz obniżają jej temperaturę [61]. Stanowią źródło składników mineralnych i zwiększają zawartość azotu i węgla w glebie [31, 52]. Stosowane są często dla poprawy właściwości fizycznych gleby [24, 56]. Ciągłe aktualne jest także wykorzystywanie ich do produkcji kompostów [62].

Z drugiej jednak strony wiadomo, że wprowadzenie resztek roślinnych do gleby może pociągnąć za sobą poważne skutki ujemne [27, 36, 63], bowiem produkty ich rozkładu wywołują chemiczne modyfikacje środowiska. Prowadzi to do zahamowania wzrostu i rozwoju roślin i jest

przyczyną depresji plonów. Rozmiary tych efektów, w warunkach polowych, mogą być silnie zróżnicowane. Zależy to od wielu czynników, między innymi także od pochodzenia resztek. Poszczególne gatunki roślin różnią się bowiem składem chemicznym związków i uwalniają je w różnej ilości.

Natura chemiczna związków allelopatycznych

Większość zidentyfikowanych związków allelochemicznych nie jest związana z przemianami metabolizmu podstawowego, ale należy do metabolitów wtórnych, szeroko rozpowszechnionych w świecie roślin. Znaczenie ekologiczne tych substancji nie jest jeszcze w pełni poznane. Dotychczas wiadomo, że niektóre z nich pełnią rolę obronną i ochronną przeciwko inwazji patogenów, owadów i zwierząt wyższych, przy czym sądzi się, że to ich działanie zależy bardziej od aktualnego stężenia w danym organie, aniżeli od specyficznej budowy chemicznej [48].

Obszerną klasę substancji swoistych stanowią alkaloidy. Występują one prawie wyłącznie w roślinach okrytozalążkowych. Znane są przede wszystkim ze względu na swe właściwości farmakologiczne oraz jako używki. Niewiele dotąd przeprowadzono badań nad ich aktywnością allelopatyczną. Ostatnio jednak pojawiły się sugestie, że mogą one także uczestniczyć w interferencjach występujących między roślinami [18, 34].

Wiele związków allelopatycznych wykryć można wśród terpenoidów. Należą one głównie do monoterpenów, sekwiterpenów i trójterpenów [25]. Ostatnio stwierdzono, że są one odpowiedzialne za hamowanie wzrostu roślin zielnych rosnących pod koronami *Citrus aurantium* [4, 5]. Wydzielane są także przez *Trichostema lancoelatum* [30].

Wyniki licznych badań wykazały, że najwyższą aktywnością allelopatyczną cechują się fenole [25, 48]. Dotyczy to zarówno ich form prostych, jak i złożonych, a także szeregu pochodnych.

Spośród kwasów fenolowych, które wykazują aktywność fitotoksyczną już we względnie niskich stężeniach, najczęściej identyfikowano kwasy: ferulowy, syringowy, p-kumarowy, wanilinowy i p-hydroksybenzoesowy. Występują one w największej ilości w liściach i z nich dostają się do gleby. Wykryto ich obecność także w subtropikalnych trawach [16, 17] oraz w liściach bambusa [19]. Stwierdzono jednak, że najczęściej uwalniają się one z resztek roślinnych podczas ich rozkładu [26, 43, 55, 59, 60]. Kwasy te stosunkowo łatwo ulegają degradacji w glebie [28], jednak podczas rozkładu resztek powstają w dużych ilościach. Gdy więc uwolnienie ich nastąpi w bezpośrednim sąsiedztwie systemu korzeniowego, to powstałe stężenie może być na tyle wysokie, aby ujemnie wpływać na wzrost roślin.

Wysokim potencjałem allelopatycznym cechują się również kwasy: cynamonowy, kawowy, chlorogenowy, synapinowy, a także kumaryny i ich pochodne: skopoletyna, skopolina, eskuletyna, eskulina i metyleskulina. Z chinonów poznany dotąd zostaj jedynie juglon [25]. Ostatnio stwierdzono, że substancją sprawczą toksycznego działania chwastu *Camelina sativa* na wzrost roślin lnu jest benzyloamina [42].

Związki fenolowe zostały również wykryte w składzie chemicznym koniczyny białej. Dzięki ich obecności gatunek ten nie tylko wywoływał efekt allelopatyczny w stosunku do innych roślin pastewnych, ale przejawiał także działanie autoallelopatyczne [40].

Z glikozydów fenolowych, jako inhibitor allelopatyczny znana jest arbutyna, a z glikozydów cyjanogennych — amygdalina [25]. Glikozydy fenolowe, jak się okazało, są także przyczyną ujemnego efektu allelopatycznego, wywieranego przez *Polygonum aviculare* [2], a także przez *Polygonum orientale* [22].

Flawonoidy należą do związków szeroko rozpowszechnionych w roślinach, ale tylko kilka z nich zidentyfikowano jako inhibitory allelopatyczne. Są to florydżyna, kempferol, kwercetyna i myricetyna. Wydaje się jednak, że jest ich znacznie więcej. Podobnie przypuszczać należy, że również wśród skondensowanych i hydrolizujących tanin może występować wiele różnych związków allelopatycznych. Ostatnio stwierdzono, że kwercetyna jest przyczyną ujemnego wpływu chwastów *Cassia sophera* oraz *Crotalaria pallida* na wzrost szeregu gatunków roślin uprawianych w Indiach [21].

W większości gleb powszechnie występują alifatyczne kwasy organiczne. Są one produktami rozkładu resztek poźniwnych. Należą do nich kwasy: dwuhydroksystearynowy, krotonowy, szczawiowy, mrówkowy, masłowy, mlekowy, octowy, bursztynowy. Hamują one kiełkowanie nasion i wzrost roślin. W warunkach tlenowych podlegają szybkiej degradacji i dlatego na ogół nie przejawiają aktywności allelopatycznej [25]. Z takim ich działaniem należy się jednak liczyć w glebach o ograniczonym dostępie tlenu. Wskazują na to wyniki uzyskane przez Elliota i Lyncha [24] oraz przez Harpera i Lyncha [29], a także Rao i Mikkelsena [50, 51]. Autorzy ci stwierdzili, że podczas rozkładu słomy roślin zbożowych w warunkach anaerobowych, powstają produkty toksyczne dla roślin. Głównym z nich był kwas octowy, a w mniejszych ilościach — kwas propionowy i masłowy. O tym, że produkty pochodzące z rozkładu resztek rocznych chwastów w warunkach anaerobowych wykazywały większą toksyczność aniżeli powstałe w warunkach tlenowych, donoszą także Bhowmik i Doll [8].

Omawiane kwasy organiczne, nawet gdy występują w glebie w stosunkowo niskich i pozornie nieszkodliwych stężeniach, mogą przejawiać

silnie ujemny wpływ na wzrost korzeni. Efekt toksyczny wywoływany przez pojedynczy kwas, ulega bowiem pogłębieniu w obecności innego tego rodzaju kwasów [58].

Alsaadawi i in. [3] jako pierwsi stwierdzili, że za inhibicyjny efekt w stosunku do roślin wyższych są odpowiedzialne także długołańcuchowe kwasy tłuszczowe (14—22-węglowe). Obecność ich wykryli w produktach rozkładu resztek poźniwnych *Polygonum aviculare*. Kwasy te są względnie odporne na rozkład, długo zalegają w glebie i dlatego mogą oddziaływać na wzrost roślin uprawianych w następnym sezonie wegetacyjnym.

Amoniokwasy również stanowią produkty rozkładu resztek roślinnych. Znane są przypadki wskazujące, że związki te, podobnie jak i polipeptydy, przejawiały toksyczny wpływ na rośliny [25].

Dowodem na to, że efekty allelopatyczne są wywoływane przez związki organiczne, są wyniki uzyskane przez Luu i in. [38]. Badając aktywność wyciągów wodnych uzyskanych z chwastów przed oraz po ich spopieleniu, wykazali oni, że toksyczne były tylko te, które pozyskano ze świeżego materiału.

Niewiele jeszcze obecnie wiadomo na temat fizycznych właściwości związków allelopatycznych. Badania, które przeprowadzono z substancjami przejawiającymi działanie fitotoksyczne, wykazały, że są one termostabilne i rozpuszczalne w wodzie, nie ulegają rozpuszczeniu w alkaliach ani w rozpuszczalnikach organicznych [20, 63].

Uwalnianie związków allelopatycznych do środowiska

Związki allelochemiczne uwalniane są z roślin różnymi drogami. Często, szczególnie u roślin ze stanowisk suchych i półsuchych, wydzielane są one w postaci związków lotnych, ze specjalnych gruczołów znajdujących się na łodygach lub liściach. Ulatnianiu ulegają głównie olejki eteryczne należące do mono- lub seskwiterpenów. Związki te mogą być absorbowane przez tkankę okrywającą sąsiednich roślin, bezpośrednio z atmosfery, lub w formie zagęszczonej — z rosą [25]. Możliwa jest także ich adsorbcja na powierzchniowych warstwach gleby, z których przechodzą do roztworu glebowego i stamtąd pobierane są przez rośliny — akceptory [5, 30].

Zjawiskiem, które powszechnie występuje w świecie roślin, jest ługowanie. Tą drogą z nadziemnych części roślin, pod wpływem deszczu lub kropel rosy zmywana jest, często w dużych ilościach, szeroka gama związków o dużym znaczeniu ekologicznym. Poza składnikami mineralnymi ługowaniu podlegają węglowodany, substancje pektynowe, aminokwasy

glikozydy, alkaloidy, wiele kwasów organicznych i duże ilości związków fenolowych [25]. Badania nad allelopatią najczęściej przeprowadzane są na wyciągach wodnych, które mają symulować efekt działania deszczu na fragmenty tkanek roślinnych. Wyniki uzyskane przy takim postępowaniu nie odzwierciedlają jednak sytuacji, która panuje w warunkach naturalnych. Dowodzą tego dane otrzymane przez Datta i Dasmahapatra [21], którzy stwierdzili, że działanie toksyczne wyciągów wodnych, z dwóch badanych przez nich chwastów, było znacznie wyższe aniżeli aktywność wypluczyn, które uzyskiwali przez ługowanie roślin.

Innym mechanizmem, który doprowadza do uwalniania związków allelopatycznych, ale funkcjonującym w systemie korzeniowym, jest eksudacja. Jednakże badania nad wydzielinami korzeniowymi prowadzone są obecnie tylko sporadycznie [1, 45, 46]. Wynika to z faktu, że sekrecja związków organicznych z nienaruszonych korzeni nie jest masowa. Dlatego znaczenie ekologiczne tego zjawiska, w odniesieniu do roślin wyższych jest wg opinii większości autorów raczej drugorzędne, bowiem ogranicza się wyłącznie do rizosfery. Istnieją jednak opinie, że nawet małe ilości wydzielin korzeniowych mogą wywierać wpływ na plon roślin rosnących współrzędnie [48].

Najważniejszym źródłem związków allelopatycznych są rozkładające się resztki roślinne. W zagospodarowanych ekosystemach występują one w dużej ilości. Podczas ich rozkładu, na skutek destrukcji tkanek następuje uwalnianie i stosunkowo szybkie wymywanie do gleby integralnych składników roślin, z których wiele wykazuje aktywność biologiczną. Nie wszystkie związki organiczne występujące w roślinach są fizjologicznie czynne, mogą jednak przekształcić się w takie, gdy znajdą się w produktach rozkładu. W żywych tkankach, dzięki kompartmentacji, poszczególne związki są przestrzennie oddzielone od siebie. W obumierających roślinach, dezintegracja tkanek umożliwia ich uwalnianie i wzajemne reagowanie ze sobą. Przykładem może być HCN i aldehyd benzoesowy, które powstają w enzymatycznej reakcji amygdaliny z emulsyną. W przekształcaniu nieaktywnych składników roślinnych w inhibitory może także uczestniczyć mikroflora glebowa. Przykładem tego jest florydzyna, która po mikrobiologicznym rozkładzie przechodzi w produkty toksyczne.

Rozkład resztek roślinnych odbywa się głównie na drodze biologicznej. Z tego powodu w aktywność allelopatyczną włączają się także metabolity mikroflory. W dotychczasowych badaniach, mimo podejmowania takich prób [15] nie udało się jednak oddzielić związków allelopatycznych uwolnionych z tkanek roślinnych, od substancji wytworzonych przez mikroorganizmy biorące udział w rozkładzie tych tkanek. Dlatego nie wiadomo czy efekty obserwowane w badaniach były wynikiem działania antagonistycznego, synergistycznego, czy też addytywnego każdej z tych

substancji. Na istnienie takich możliwości wskazują wyniki uzyskane przez Bluma i in. [13].

O ilości uwalnianych związków allelopatycznych decyduje ich poziom w roślinach, zaś poziom ten jest uwarunkowany szeregiem czynników środowiska. Nasza dotychczasowa wiedza z tego zakresu jest jednak tylko fragmentaryczna i dotyczy głównie kwasów fenolowych, terpenoidów i alkaloidów. Niektórzy autorzy stwierdzili, że pod wpływem promieniowania jonizującego oraz światła ultrafioletowego zwiększa się zawartość związków fenolowych w liściach tytoniu. Podobny efekt stymulacyjny, nie tylko na biosyntezę fenoli, ale także i terpenów, zaobserwowano w następstwie przedłużania dnia, i to zarówno u roślin krótko- jak i długodniowych. Wykazano również, że deficyt takich pierwiastków jak azot, fosfor, siarka, wapń, magnez i bor, zwiększa stężenie większości związków fenolowych w liściach. Natomiast niedobór potasu z reguły obniża ich zawartość [25].

Ogólnie przyjmuje się, że czynniki stresowe wzmagają ujemny efekt allelopatyczny. Zostało to potwierdzone także wynikami badań Bluma i in. [12], którzy wykazali, że regeneracja siewek ogórka po ustąpieniu działania inhibicyjnego kwasu ferulowego zachodziła szybciej w środowisku zasobnym w składniki mineralne, aniżeli w warunkach ich deficytu. Macfarlane i in. [39] na podstawie wyników badań z koniczyną białą konkludują, że inhibicyjny potencjał allelopatyczny tego samego materiału genetycznego może ulec modyfikacji pod wpływem warunków w jakich odbywa się wegetacja roślin — z tendencją do wzrostu, im bardziej te warunki są stresowe.

Na uwalnianie toksycznych związków allelopatycznych do środowiska wpływa także wiek rośliny. Wydaje się jednak, że zależy to również od jej organu. Sugerują to wyniki badań autorów indyjskich. Datta i Dasmahapatra [21] śledząc toksyczność wyciągów wodnych z liści dwóch chwastów — *Cassia sophera* i *Crotolaria pallida*, wykazali, że wzrastała ona w miarę dojrzewania, osiągając maksimum w liściach o pełnej dojrzałości. Natomiast Pandya [45] oraz Pandya i Pota [46] badając reakcję *Pennisetum typhoides* na wydzieliny korzeniowe pochodzące z *Celosia argentea* wykazali, że ich efekt toksyczny był maksymalny u roślin najmłodszych (10—25-dniowych) i malał w miarę ich dojrzewania. Eksudaty z roślin dojrzałych (40—50-dniowych) i starych (75—80-dniowych) wykazywały nawet działanie stymulujące. Autorzy ci podkreślają, że stwierdzona zależność ma istotne znaczenia dla roślin w warunkach naturalnych, bowiem okres wczesnego wzrostu chwastów zbiega się na ogół z terminem kiełkowania nasion roślin uprawnych. Do podobnych konkluzji dochodzą Luu i in. [38], badający efekt allelopatyczny *Festuca arundinacea* w stosunku do *Lotus corniculatus*. Cel ich badań polegał na sprawdzeniu czy

za pomocą wsiewki komosy możliwe byłoby udoskonalenie pastwiska obsianego kostrzewą. Uzyskane wyniki wykluczają tę możliwość. Stwierdzono bowiem, że poziom substancji fitotoksycznych w glebie pod pastwiskiem jeszcze w okresie kwietnia — mają być na tyle wysoki, że mogły one stanowić poważne zagrożenie dla wsiewanej w murawę kostrzewy, której początek wschodów przypada w kwietniu.

Przytoczone przykłady wskazują na potrzebę prowadzenia dalszych badań, szczególnie pod kątem poznania czynników środowiska, które decydują o akumulacji związków allelopatycznych w roślinach, a także dla wyjaśnienia, jak kształtuje się ich zawartość w poszczególnych fazach wzrostu roślin. Poznanie tych zależności jest ważne nie tylko z punktu widzenia teoretycznego, ale również czysto praktycznego.

Wpływ związków allelopatycznych na rośliny

Jak dotąd, przeprowadzono niewiele badań fizjologicznych nad poznaniem mechanizmów działania związków allelochemicznych na rośliny. Niemniej jednak ustalono, że inhibitory allelopatyczne zakłócają procesy wzrostowo-rozwojowe, hamują procesy przenoszenia energii oraz pobierania i transportu jonów [25, 30]. Wszystko to w ostatecznym efekcie odbija się ujemnie na plonowaniu roślin [48].

Inhibicję procesów ontogenezy obserwowano u wielu gatunków roślin. Stwierdzono, że mitozę blokują zarówno lotne inhibitory, w tym kumaryna, jak i juglon. Elongację komórek, indukowaną przez gibbereliny, hamują różne taniny i kwasy fenolowe. Inne związki hamowały bądź stymulowały efekt wzrostowy wywoływany przez auksyny [25].

Wielokrotnie konstатовano, że inhibitory allelopatyczne hamują zarówno fosforylację oksydacyjną, jak i fotosyntetyczną. Inhibitorami procesu oddychania są monoterpény, seskwiterpény, kumaryna i związki fenolowe. Natomiast skopoletyna, juglon, a także niektóre związki fenolowe, hamują proces fotosyntezy [25].

W wielu przypadkach obserwowano, że rośliny poddane działaniu związków allelopatycznych cechują się niższą zawartością składników mineralnych aniżeli kontrolne. Najczęściej przypisywano to działaniu kwasów fenolowych. Wykazano bowiem, że w przypadku suspendowanych komórek oraz izolowanych mitochondriów hamują one pobieranie jonów. Ponadto stwierdzono, że liczne kwasy fenolowe, które ograniczały pobieranie jonów, były zdolne do depolaryzacji błon cytoplazmatycznych komórek systemu korzeniowego [25].

Wyniki badań przeprowadzonych w ciągu ostatnich lat dostarczyły dalszych informacji o efektach inhibicyjnych wywoływanych przez zwią-

ki allelopatyczne. Szczególnie interesujące są dane uzyskane przez Bluma i wsp. w cyklu badań na ogórkiem [11, 12, 13, 14], w których stosowali głównie kwas ferulowy. Przyjęli oni, że w warunkach naturalnych kwas ten może szczególnie często pojawiać się w środowisku wzrostu korzeni, ponieważ stanowi jeden z produktów degradacji lignin. Wspomniany kwas poza inhibicją wzrostu wywoływał także zakłócenia w gospodarce wodnej i w przebiegu procesu fotosyntezy. Skutkiem jego działania, świadczącym o ograniczeniu pobierania wody przez system korzeniowy, było więdnienie roślin, obniżenie potencjału wody w liściach i zamykanie aparatów szparkowych. Reakcja szparek była szczególnie długotrwała, bowiem w stanie zamkniętym pozostawały one jeszcze przez wiele dni po zastosowaniu inhibitora.

Istnieją doniesienia świadczące o tym, że związki allelopatyczne biorą udział w przemianach związków azotowych w glebie. Jednoznacznie wykazano, że hamują one proces nitryfikacji [6, 25, 42]. Nie znany jest jednak dotąd ich wpływ na denitryfikację. Wprawdzie Aulakha i in. [7] wykazali, że o rozmiarach strat gazowych decyduje sposób wprowadzenia resztek do gleby — były one 2—3-krotnie wyższe gdy resztki stosowano powierzchniowo, aniżeli gdy wymieszano je z warstwą orną — jednakże autorzy ci działanie resztek odnosili wyłącznie do ich wpływu na zawartość wody w glebie oraz jako źródła energii dla denitryfikatorów. Dowiedziono natomiast, że związki allelopatyczne inhibują wiązanie azotu atmosferycznego przez bakterie *Rhizobium* oraz hamują metabolizm i powstawanie brodawek korzeniowych [25, 46].

Działaniem związków allelopatycznych tłumaczy się obserwowane często, w warunkach naturalnych, występowanie gołych plam wokół roślin, spowodowane ich wypadaniem i tworzenie się wzorów w układach ich populacji. Efekty te niekiedy zależą od stężenia inhibitorów — jeżeli dojdzie do krytycznej ich akumulacji, to następują wypady. Mogą jednak także być warunkowane charakterem inhibitorów, to jest ich auto- czy też heterotoksycznością. Ostatnio stwierdzono, że obydwa typy oddziaływań wykazują wydzieliny korzeniowe koniczyny białej [39, 40], a także produkty rozkładu korzeni szparaga [48, 54]. Olejki lotne wydzielane przez *Thymus capitatus* przejawiają natomiast wyłącznie autotoksyczne działanie i to zarówno w stosunku do nasion, jak siewek [57]. Mechanizm ten zapobiega rozprzestrzenianiu się roślin i reguluje ich gęstość w populacjach, umożliwiając przetrwanie w krytycznych okresach suszy.

Autotoksyczne związki allelopatyczne są przyczyną zmęczenia gleb. Do zjawiska tego dochodzi najczęściej w wieloletnich uprawach monokulturowych. Ujemny wpływ tych upraw na plonowanie roślin ma bogatą literaturę. Ostatnio potwierdzony został także wynikami pracy Alsaadawi i in. [6] nad *Sorghum bicolor*, a także danymi pochodzącymi

z naszych badań nad podłożami wielokrotnie użytowanymi w szklarniowej uprawie ogórka [32]. Za zmęczenie tych podłoży, jak stwierdzono, odpowiedzialne były kwasy fenolowe uwalniane z rozkładających się resztek posprzętnych [47].

Inhibitory allelopatyczne oddziałujące na rośliny w ekosystemach rolniczych pochodzą głównie z gleby. Wg koncepcji Fishera [25], ich losy po uwolnieniu z roślin — donorów mogą być różne. Możliwa jest ich adsorpcja przez koloidy glebowe lub przez poszczególne frakcje związków humusowych; jeżeli proces ten będzie nieodwracalny, to dojdzie do ich dezaktywacji. Może także nastąpić ich degradacja mikrobiologiczna; prowadzić to będzie albo do ich dezaktywacji, albo do powstawania produktów, które także będą toksyczne dla roślin. Wolne substancje fitotoksyczne, które występują w roztworze glebowym, mogą być pobrane przez rośliny. Nie oznacza o jednak, że muszą one wywołać efekt inhibicyjny. O tym czy dojdzie do tego, czy też nie, decydują właściwości rośliny — akceptora. Mogą w niej bowiem podlegać detoksykacji, przechodząc na drodze różnych przemian w związki nietoksyczne. Jako przejaw reakcji obronnej organizmu roślinnego możliwe jest także blokowanie ich transportu do miejsc działania. Jeżeli jednak mechanizmy te nie funkcjonują, to dochodzi do zakłóceń w metabolizmie oraz procesach ontogenezy.

Działanie związków allelopatycznych na rośliny, ma na ogół charakter niespecyficzny. Istnieją jednak doniesienia wskazujące na zróżnicowaną wrażliwość poszczególnych gatunków, a nawet odmian w obrębie gatunku, na te same substancje toksyczne [63]. Przypuszczać należy, że jest to przejaw zdolności detoksykacyjnych, które cechują dane gatunki.

Efekt wywoływany przez związki allelopatyczne zależy także od ich stężenia. Jeżeli jest ono niskie, to wykazują działanie stymulujące, natomiast w wysokich — przejawiają aktywność inhibicyjną [25, 63]. Potwierdzają to także wyniki z benzyloaminą, którą wyizolowano ostatnio z *Camelina sativa*. Związek ten, w stężeniach niższych od 100 ppm stymulował, natomiast w wyższych od 200 ppm, hamował wzrost roślin lnu [42].

Jak o tym świadczą wyniki wielu badań, poszczególne części rośliny wykazują różną wrażliwość na związki allelopatyczne. Szczególnie wysoką cechuje się korzeń. W warunkach naturalnych właśnie system korzeniowy poddawany jest głównie ich działaniu. Dlatego w przypadku resztek poźniwnych istotne znaczenie ma sposób ich wprowadzenia do gleby. Ostatnio potwierdzili to także Bhowmik i Doll [9]. Na podstawie danych z 5-letnich badań wykazali bowiem, że przy stosowaniu resztek w formie mulczu, działanie ich było znacznie mniej szkodliwe aniżeli wtedy gdy zostały wymieszane z orną warstwą gleby. Analogiczne wyniki uzyskali Lovett i Jessop [36] porównujący reakcję roślin na te same dwa sposoby wprowadzenia resztek do gleby.

Trudno przewidzieć czy i kiedy, w warunkach naturalnych, poziom inhibitorów allelopatycznych będzie na tyle wysoki, aby mógł stanowić rzeczywiste zagrożenie dla roślin uprawnych. W glebie podlegają one bowiem wielu reakcjom, na które wpływają takie czynniki jak wilgotność, temperatura, poziom składników mineralnych oraz zawartość materii organicznej. Dlatego też, jak podkreśla Fisher [25], losy tego samego związku toksycznego mogą być zupełnie inne w różnych typach gleb, albo nawet w tej samej glebie gdy zostanie wprowadzony do niej w różnym czasie. Według opinii Fishera jest również mało prawdopodobne, aby wszystkie związki o działaniu allelopatycznym, które można wyekstrahować z materiału roślinnego, były tymi, które faktycznie oddziałują na roślinę — akceptora. Działaniem czynników środowiska, a także właściwościami gleby, można wytłumaczyć obserwacje poczynione przez niektórych autorów, że związki, które w testach biologicznych wykazywały nawet wysoką toksyczność, przy wprowadzeniu ich do gleby w warunkach polowych nie przejawiały jej w ogóle, bądź efekty ich były bardzo słabe [30, 48].

Aktywność związków allelopatycznych może być przejściowa lub długotrwała. Zależy to od ich odporności na rozkład, która uwarunkowana jest budową chemiczną. Blum i in. [11] wykazali, że szczególnie łatwo degradacji ulegają proste kwasy fenolowe. W przypadku innych fenoli trwałość ich rośnie wraz ze wzrostem współczynnika polimeryzacji i jest odwrotnie proporcjonalna do stopnia podatności na utlenienie [28]. Dla przeważającej większości związków allelopatycznych nie znany jest okres zalegania w glebie, bowiem brakuje szczegółowych informacji o ich budowie chemicznej. Istnieją tylko obserwacje, wskazujące jakie gatunki nie powinny być uprawiane współrzędnie lub w rotacji i ewentualnie przez jaki okres czasu. Jedynie w niektórych pracach termin ten jest bliżej sprecyzowany. I tak w badaniach Shafera i Garrisona [54] nad rozkładem korzeni szparagów wykazano, że dla detoksykacji gleby, po likwidacji plantacji, niezbędnych jest 90 dni. Wynik ten potwierdza ogólnie przyjęte założenie, że za efekty allelopatyczne odpowiedzialne są raczej związki o krótkim okresie trwałości aniżeli trudno podlegające degradacji [48].

Co się tyczy interakcji występujących między roślinami, to wiele kwestii z tym związanych nie zostało dotąd wyjaśnionych. Nie zawsze bowiem obniżka plonu musi być spowodowana bezpośrednio przez uwolnione związki toksyczne. Jej przyczyną mogą być patogeny, których inwazję do tkanek te związki tylko ułatwiły. Należy przyjąć zasadę, że tam gdzie istnieje niebezpieczeństwo wystąpienia ujemnych efektów allelopatycznych, konieczne jest radykalne zapobieżenie temu poprzez wprowa-

dzenie zmian zarówno w płodozmianie, jak i nawożeniu czy technice upraw lub siewu.

Techniki stosowane w badaniach nad allelopatią

Istnieje bogata literatura dotycząca różnych technik pozwalających na wyodrębnienie związków allelochemicznych z roślin oraz na oznaczenie ich aktywności biologicznej. Szczegółowy wykaz najczęściej stosowanych metod zawarty jest w artykule Putnama i Duke [48].

Metody ekstrakcji

Związki allelopatyczne mogą być ekstrahowane przy użyciu wody zimnej, gorącej lub rozpuszczalników organicznych. Wśród wszystkich metod, wg opinii większości autorów, ekstrakcja zimną wodą najwierniej odzwierciedla sytuację panującą w warunkach naturalnych. Zastosowanie gorącej wody, a szczególnie rozpuszczalników organicznych, pozwala na wydzielenie znacznie szerszego spektrum substancji, jednak nie wszystkie związki wyizolowane w ten sposób będą tymi, które oddziałują na roślinę w jej naturalnym środowisku.

Ekstrakcję przeprowadza się bezpośrednio z żywych, bądź też uprzednio wysuszonych tkanek. Materiał roślinny przed ekstrakcją jest często także mielony. Postępowanie to jest jednak krytykowane, ponieważ dezintegracja komórek prowadzi do uwolnienia wszystkich zawartych w nich związków, które w szczególnych przypadkach mogą wykazać działanie toksyczne, ale nie biorą udziału w interakcji pomiędzy organizmami w ekosystemach.

Po ekstrakcji, która trwa określony czas, wyciągi są zwykle sączone lub wirowane, a otrzymany supernatant służy do biotestów. Potencjał osmotyczny tego rozworu może modyfikować uzyskane wyniki. Niekiedy jest on kontrolowany dla wyeliminowania tej możliwości [48]. Najczęściej jednak nie jest w ogóle brany pod uwagę.

Rodzaje biotestów

Biotesty mogą być przeprowadzane na płytkach Petriego wyłożonych bibułą lub w naczyniach wypełnionych piaskiem, glebą albo innym podkładem. Media te nasyca się określoną ilością uprzednio przygotowanego wyciągu i umieszcza na ich powierzchni nasiona testowanych roślin. Po

określonym czasie inkubacji, która przeprowadzana jest w ciemności lub na świetle, oblicza się ilość skielkowanych nasion i mierzy długość korzeni oraz części nadziemnej siewek.

Istotne znaczenie dla uzyskanych wyników ma czasokres ekspozycji nasion na wyciągu. Niezbędne jest uchwycenie takiego momentu, w którym działanie inhibicyjne czy stymulacyjne będzie najbardziej skuteczne. Datta i Dasmahapatra [21] wykazali bowiem, że testowany wyciąg w ciągu stosunkowo długiego czasu dyfunduje przez okrywą nasienną.

Ostatnio dla biotestów Kuboi oraz Fujii [33] zaproponowali metodę płynnej trzęsawkowej kultury. Polega ona na tym, że nasiona zanurza się w odpowiedniej objętości testowego roztworu i poddaje wytrząsaniu. Po 24 godzinach dokonuje się selekcji siewek, dobierając najbardziej wyrównane pod względem wzrostu. Przenosi się je do nowej porcji roztworu i kontynuuje inkubację przez dalszy określony czas. W porównaniu z konwencjonalnymi metodami, prowadzonymi na stałym podłożu, nowa metoda stwarza korzystniejsze warunki dla początkowego wzrostu rośliny — ujednocila dostęp tlenu i kontakt nasion/siewek z badanym roztworem, eliminuje interakcje między testowanym roztworem a podłożem, na którym znajdują się nasiona/siewki, wyklucza także działanie siły grawitacji, dzięki czemu siewki są proste, co znacznie ułatwia pomiar ich wzrostu. Metoda może być stosowana dla wielu różnych gatunków roślin. W pracy podano przykłady czasu ekspozycji dla poszczególnych gatunków, a także przedstawiono dokładne parametry prowadzenia biotestu.

Metody inne

Niekiedy badania prowadzi się nie na wyciągach, lecz na zmacerowanej tkance. Umieszcza się ją na płytkach zawierających wilgotną gąbkę celulozową, która podtrzymuje bibułę filtracyjną z umieszczonymi nasionami. W ten sposób ekstrakcja zimną wodą i biotest przeprowadzane są jednocześnie.

Dla stymulowania procesu ługowania zaleca się opryskanie wodą wierzchołkowych, aktywnie rosnących części roślin. Zebrane wypluczyny stosuje się do biotestów. Metoda ta, w sposób bardziej bezpośredni niż metody ekstrakcji, pozwala wykryć obecność substancji biologicznie aktywnych.

Do testowania wydzielin korzeniowych stosowanych jest wiele różnych technik. Roślina — donator przez pewien czas rośnie w piasku lub agarze czy innym medium, zaś oceny aktywności eksudatów na roślinie — akceptorze dokonuje się w warunkach biotestu. Efekty allelopatyczne eksudatów korzeniowych można oznaczyć także za pomocą tzw. metody

schodkowej [48]. Polega ona na cyklicznym krążeniu roztworu pożywkowego pomiędzy rośliną-donorem, a rośliną-akceptorem. Ostatnio Lovett i Jokinen [37] zaproponowali modyfikację aparatu do tej metody. W nowej wersji umożliwia ona ocenę aktywności produktów rozkładu resztek roślinnych.

Metody dla testowania lotnych związków allelopatycznych polegają na oznaczaniu kiełkowania nasion roślin wskaźnikowych, które umieszczone są pomiędzy paskami bibuły lub na podkładzie celulozy, w dużych pojemnikach przylegających do pojemników zawierających rośliny — donory. Kontakt między badanymi nasionami a rośliną jest tylko powietrzny. Technika ta stwarza warunki podobne do występujących w ekosystemach.

W zależności od typu doświadczeń, które mogą być laboratoryjne, wegetacyjne czy polowe, dla wyceny efektów allelopatycznych na ogół stosowane są także wskaźniki jak: długość poszczególnych części rośliny, ich świeża czy sucha masa, wysokość plonu, a niekiedy także procent skiełkowanych nasion.

Ostatnio Blum ze wsp. [12, 13, 14] zaproponowali nowy wskaźnik. Jest nim względna szybkość przyrostu powierzchni liścia. Wykazuje ona liniową zależność z suchą masą liścia, przy współczynniku korelacji $R = 0,93-0,98$. Metoda ma tę przewagę nad innymi stosowanymi dotąd, że można się nią posługiwać bez konieczności niszczenia rośliny. Ponadto, jak podkreślają jej autorzy, zahamowanie wzrostu liścia okazało się szybką reakcją na obecność inhibitorów w środowisku wzrostu korzeni.

Z przytoczonych przykładów wynika, że istnieje duża różnorodność metod, którymi można się posłużyć w badaniach nad allelopatią. Wskazane jest, aby w przyszłości dążyć do ich ujednoczenia. Należy przy tym zwrócić szczególną uwagę na to, aby metody te w sposób najbardziej wierny odzwierciedlały sytuacje występujące w warunkach naturalnych. Niezbędne jest także wypracowanie technik pozwalających na izolację oraz identyfikację chemiczną związków allelopatycznych oraz na sprawdzenie czy wyodrębniona substancja rzeczywiście daje przypisywane jej efekty. Końcowe postępowanie powinno polegać na porównaniu działania syntetycznych związków chemicznych z aktywnością składników naturalnych. Generalnie należy przyjąć zasadę, że badania mają udowodnić, iż określony związek chemiczny został wytworzony przez daną roślinę, uwolnił się z niej w dostatecznej ilości i zalegał w glebie tak długo, że mógł wywołać efekt na inne rośliny [48].

Wykorzystanie zjawiska allelopatii w praktyce rolniczej

Wielokrotnie podkreślano znaczenie jakie allelopatia ma dla praktyki rolniczej, a także możliwość zastosowania tego zjawiska do kontroli bio-

logicznej [6, 18, 21, 25, 48]. Według Putnama i Duke [48] istnieją trzy możliwości wykorzystania allelopatycznych związków chemicznych. Mogą być one stosowane w ochronie roślin przeciwko owadom, szkodnikom i nicieniom, w stosunku do których działają odstraszająco bądź toksycznie. Można się nimi posłużyć dla zwiększenia odporności roślin na choroby. Mogą być także włączone do walki z chwastami, które jak wiadomo, w rolniczych ekosystemach stanowią wyjątkowo ważki problem.

Punktem wyjścia dla osiągnięcia tych celów jest wyselekcjonowanie gatunków posiadających wysoki potencjał allelopatyczny. Wydaje się, że cecha ta obecnie występuje wyłącznie u roślin dziko rosnących, umożliwiając im wegetację w fitocenozach zarówno w obecności wpływów allelopatycznych, jak i konkurencyjnych innych gatunków. Nie znany jest potencjał allelopatyczny roślin uprawnych. Przypuszcza się jednak, że jest on raczej niski. Wprawdzie wykryto już pewne gatunki i odmiany, a nawet linie roślin uprawnych, które przejawiały zdolność do tłumienia wzrostu chwastów [48], a ostatnio lista tych gatunków została poszerzona o nowe [6, 35, 41], jednak przykłady te, ze względu na małą liczbę badań, są mimo wszystko nieliczne. W większości przypadków obserwowano bowiem, że określone gatunki chwastów hamują rozwój roślin uprawnych [8, 9, 25]. Konieczne jest więc wzmożenie badań nad poszukiwaniem gatunków roślin uprawnych, których związki toksyczne działałyby jako naturalne herbicydy.

Do walki z chwastami mogłyby zostać wykorzystane także resztki poźniwne [49]. Zastosowane powierzchniowo jako mulcz, tłumią skutecznie wzrost chwastów, a wprowadzone do gleby uwalniają podczas rozkładu substancje fitotoksyczne. Obecnie jednak uważa się, że ze stosowaniem resztek związane jest zbyt duże ryzyko, bowiem wskutek ich obecności może dojść do obniżenia plonowania roślin [48, 61].

Problem chwastów wynika nie tylko z ich ogromnej ilości, ale także z niejednoczesności kiełkowania. Spoczynek bezwzględny warunkowany obecnością inhibitorów chroni nasiona przed przedwczesnym kiełkowaniem i w ten sposób zapobiega ich zamieraniu. Należałoby zatem wypracować postępowanie, które doprowadziłoby do inaktywacji inhibitorów. Inaktywacja taka, przeprowadzona na drodze biologicznej przez wyselekcjonowaną mikroflorę lub zastosowanie określonych substancji chemicznych, prowokowałaby kiełkowanie nasion i stworzyłaby warunki do niszczenia chwastów jeszcze przed wysiewem roślin uprawnych. Możliwe jest również wykorzystanie stymulatorów kiełkowania, które podobnie jak etylen, stosowane w formie szczepionek glebowych doprowadzałyby do samobójczego kiełkowania nasion [48]. Znane są liczne przykłady roślin, których związki allelopatyczne, zwane dawniej blastokolinami, wydzielane przez korzenie lub pochodzące z części nadziemnych, przyspieszają

lub hamują kiełkowanie nasion [44]. Należałoby zatem dokonać selekcji w obrębie tych gatunków, których związki działają efektywnie w stosunku do określonej grupy najbardziej uciążliwych chwastów.

Putnam i Duke [48] podkreślają, że przyszłe badania powinny objąć te gatunki chwastów, które przejawiają właściwości allelopatyczne i oznaczenie faz rozwojowych, w których następuje wytwarzanie związków toksycznych. Późniejsza izolacja oraz identyfikacja tych toksyn może stworzyć nową chemię, która wykorzystana w walce z chwastami, przyczyni się do ograniczenia ich liczebności w polu.

Wiele związków wytwarzanych przez rośliny należy do naturalnych pestycydów. Szereg z nich uczestniczy także w odporności roślin na patogeny. Szczególnie duże możliwości stają więc przed hodowlą nowych odmian. Jeżeli jednak podwyższona odporność uzyskana zostanie przez zwiększenie zawartości substancji swoistych, fakt ten musi być brany pod uwagę ze względu na ogólne działanie tych substancji w ekosystemach. Hodowla odpornościowa może napotykać także jeszcze na inne trudności. Dziedziczenie pożądanej cechy może bowiem być wyjątkowo trudne do włączenia w daną odmianę bez zmiany jej charakteru. A ponadto naturalna toksyna może być nieselektywna i może wywołać efekty toksyczne u ludzi lub u karmionych zwierząt [48].

Jak podaje Putnam i Duke [48], istnieje bogata literatura, wskazująca, że mechanizmy allelopatyczne włączają się w różne korzystne asocjacje roślin. Stwierdzono, że substancje wydzielane przez jedne rośliny mogą stymulować absorpcję i akumulację jonów przez drugie. Wielokrotnie obserwowano dodatni wpływ wielu gatunków na wzrost innych, a także zwiększenie plonowania roślin uprawianych w siewie mieszanym. Badania z roślinami znakowanymi ^{14}C , rosnącymi w kulturach mieszanych, wykazały, że wymiana ich wydzielin korzeniowych była 1,5—7 razy większa niż u roślin rosnących w czystych kulturach.

Korzyści wynikające z upraw mieszanych eliminuje uprawa monokulturowa. Ostatnio potwierdziły to także wyniki badań Alsaadawiego i in. [6] na przykładzie *Sorghum bicolor*. Najskuteczniejszym sposobem pozwalającym uniknąć ujemnych efektów monokulturowych, jest wprowadzenie rotacji, która umożliwia ograniczenie do minimum akumulacji substancji fitotoksycznych w glebie.

W uprawach wieloletnich (łąki, pastwiska) allelopatia może być wykorzystana do utrzymania odpowiedniego składu gatunków. Jednak w tych warunkach związki toksyczne mają wyraźną tendencję do akumulacji. Przeciwdziałać temu możnaby przez zastosowanie różnego rodzaju adsorbentów. Obecnie wykorzystywane są one do inaktywacji pestycydów, przy czym wiele z nich jest pochodzenia roślinnego [48].

Materia organiczna gleby cechuje się dużą zdolnością adsorpcyjną

i wysoką aktywnością mikrobiologiczną, dlatego jest wysoce efektywną w detoksykacji gleby. Należy więc dążyć do podwyższenia jej poziomu np. przez zastosowanie w uprawie roślin towarzyszących. Inna możliwość polega na inokulacji gleby. Wprowadzona w szczepionkach mikroflora ma bowiem zdolność do szybkiego metabolizowania związków toksycznych. Obydwa sposoby mogą okazać się użyteczne w wieloletnich ekosystemach roślinnych [48].

* * *

Z przedstawionego przeglądu wynika, że allelopatia może być pomocna nie tylko dla wytłumaczenia wielu zjawisk ekologicznych oraz interakcji występujących między roślinami w warunkach naturalnych, ale że również istnieje możliwość praktycznego jej wykorzystania. O randze tego zjawiska i jego perspektywach najlepiej świadczy fakt, że jak podaje Moore [42], jedna trzecia objętości nowo wydanej monografii Rice poświęcona jest właśnie możliwości praktycznego zastosowania allelopatii zarówno w produkcji rolniczej, jak i ogrodniczej oraz leśnej.

Ostatnie zintensyfikowane badania nad allelopatią pozwoliły na odróżnienie jej od zjawiska konkurencji. Ostatecznie wyjaśniono bowiem, że współzawodnictwo jest procesem, przez który jedne rośliny obniżają poziom niezbędnego czynnika, takiego jak woda, światło, składniki mineralne i inne, na szkodę innych roślin bytujących w tym samym środowisku. Nie związane jest więc ono z uwalnianiem związków chemicznych.

Wprawdzie w ostatnich latach literatura w zakresie allelopatii wzbogaciła się o niemały dorobek, jednak na większości prac zaciążyło odejście od pierwotnej definicji przedmiotu, wprowadzonej przez Molischa. Obecnie więc istnieje pilna potrzeba prowadzenia dalszych badań, głównie nad poznaniem przyczyn zjawiska allelopatii. Studia te jednak przekraczają granice wielu dyscyplin. Dlatego dla prawidłowego ich kontynuowania niezbędna jest integracja wielu specjalności. Problem allelopatii może być bowiem rozwiązywany jedynie na drodze badań interdyscyplinarnych. Podobnie więc jak przed 25 laty, ciągle aktualne jest stwierdzenie sformułowane przez prof. M. Nowińskiego, że allelopatia stoi dopiero u progu swych osiągnięć i możliwości, a jej rozwój prędzej czy później doprowadzi do rozwiązania wielu zagadnień ważnych dla teorii i praktyki rolniczej.

LITERATURA

1. Alsaadawi I.S., Rice E.L.: *J. Chem. Ecol.*, 8, 993—1009, 1982.
2. Alsaadawi I.S., Rice E.L.: *J. Chem. Ecol.*, 8, 1011—1023, 1982.
3. Alsaadawi I.S., Rice E.L., Karns T.K.B.: *J. Chem. Ecol.*, 9, 761—774, 1983.
4. Alsaadawi I.S., Alrubea A.J.: *J. Chem. Ecol.*, 11, 1515—1525, 1985.

5. Alsaadawi I.S., Arif M.B., Alrubeaa A.J.: *J. Chem. Ecol.*, 11, 1527—1534, 1985.
6. Alsaadawi I.S., Al-Uqaili J.K., Alrubeaa A.J., Al-Hadithy S.M.: *J. Chem. Ecol.*, 12, 209—219, 1986.
7. Aulakh M.S., Rennie D.A., Paul E.A.: *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 48, 790—794, 1984.
8. Bhowmik P.C., Doll J.D.: *Agron. J.*, 74, 601—606, 1982.
9. Bhowmik P.C., Doll J.D.: *Agron. J.*, 76, 383—388, 1984.
10. Bilbro J.D., Fryrear D.W.: *J. Soil and Water Cons.*, 40, 358—360, 1985.
11. Blum U., Dalton B.R., Rawlings J.O.: *J. Chem. Ecol.*, 10, 1169—1191, 1984.
12. Blum U., Dalton B.R.: *J. Chem. Ecol.*, 11, 279—301, 1985.
13. Blum U., Dalton B.R., Shann J.R.: *J. Chem. Ecol.*, 11, 619—641, 1985.
14. Blum U., Dalton B.R., Shann J.R.: *J. Chem. Ecol.*, 11, 1567—1582, 1985.
15. Chapman S.J., Lynch J.M.: *Plant and Soil*, 74, 457—459, 1983.
16. Chou C.T., Young C.C.: *J. Chem. Ecol.*, 1, 183—193, 1975.
17. Chou C.H.: *Bot. Bull. Acad. Sinica*, 18, 131—141, 1977.
18. Chou C.H., Waller G.R.: *J. Chem. Ecol.*, 6, 643—654, 1980.
19. Chou C.H., Hou M.H.: *Proc. Natl. Sci. Council. B, ROC*, 5, 284—292, 1981.
20. Cochran V.L., Elliott L.F., Papendick R.I.: *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 41, 903—908, 1977.
21. Datta S.C., Dasmahapatra S.: *Comp. Physiol. Ecol.*, 9, 285—289, 1984.
22. Datta S.C., Chatterjee A.K.: *Comp. Physiol. Ecol.*, 5, 54—59, 1980.
23. Doran J.W., Wilhelm W.W., Power J.F.: *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 48, 640—645, 1984.
24. Elliot L.F., Lynch J.M.: *Plant and Soil*, 78, 335—343, 1984.
25. Fisher R.F.: *Allelopathy. Plant Disease*, 4, 313—330, 1979.
26. Glenn S., Williams G.H.: *Soil and Tillage Res.*, 6, 45—51, 1985.
27. Graham J.P., Ellis F.B., Christiam D.G., Cannell R.Q.: *J. Agric. Engng Res.*, 33, 39—49, 1986.
28. Haider K., Martin J.P.: *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkol.*, 142, 456—475, 1979.
29. Harper S.H., Lynch J.M.: *Plant and Soil*, 65, 11—17, 1982.
30. Heisey R.M., Delwiche C.C.: *J. Ecol.*, 73, 729—742, 1985.
31. Helal H.M., Sauerbeck D.: *Landwirtsch. Forschung*, 38, 104—109, 1985.
32. Kaczmarek W., Wójcik-Wojtkowiak D., Politycka B.: Wpływ czynników biotycznych oraz abiotycznych na fitotoksyczność podłoża użytkowanych wielokrotnie w uprawie szklarniowej ogórka I. Rozwój mikroflory i tworzenie się substancji fitotoksycznych. *Biul. Warzywn. — w druku.*
33. Kuboli T., Fujii K.: *Soil Sci. Plant Nutr.*, 30, 209—218, 1984.
34. Levitt J., Lovett J.V.: *Biol. Agric. and Horticult.*, 2, 289—301, 1985.
35. Liebl R.A., Worsham A.D.: *J. Chem. Ecol.*, 9, 1027—1043, 1983.
36. Lovett J.V., Jessop R.S.: *Aust. J. Arigc. Res.*, 33, 909—916, 1982.
37. Lovett J.V., Jokinen K.: *J. Agricult. Sc. Finland*, 56, 1—7, 1984.
38. Luu K.T., Matches A.G., Peters E.J.: *Agron. J.*, 74, 805—808, 1982.
39. Macfarlane M.J., Scott D., Jarvis P.: *New Zealand J. Agric. Res.*, 25, 503—510, 1982.
40. Macfarlane M.J., Scott D., Jarvis P.: *New Zealand J. Agric. Res.*, 25, 511—518, 1982.
41. Mikulás J.: *Acta Agronom. Acad. Scientiarum Hungaricae*, 33, 423—428, 1984.
42. Moore P.D.: *Nature*, 314, 648, 1984.

43. Myśków W., Martyniuk S., Rybka-Woźniakowska A.: Polish J. Soil Sc., 11, 63—72, 1978.
44. Nowiński M.: Postępy Nauk Roln., 3, 39—57, 1961.
45. Pandya S.M.: Sc. and Culture, 43, 343—344, 1977.
46. Pandya S.M., Pota K.B.: Nat. Acad. Sci. Letters, 1, 56—58, 1978.
47. Politycka B., Wójcik-Wojtkowiak D., Pudelski T.: Acta Hort., 156, 89—94, 1984.
48. Putnam A.R., Duke W.B.: Ann. Rev. Phytopathol., 16, 431—451, 1978.
49. Putnam A.R., DeFrank J.: Crop Protection, 2, 173—181, 1983.
50. Rao D.N., Mikkelsen D.S.: Agron. J., 68, 752—755, 1976.
51. Rao D.N., Mikkelsen D.S.: Plant and Soil, 47, 303—311, 1977.
52. Rasmussen P.E., Allmaras R.R., Rohde C.R., Roager N.C., jr.: Soil. Sc. Soc. Am. J., 44, 596—600, 1980.
53. Rice E.L.: Academic Press, New York, 1974.
54. Shafer W.E., Garrison S.A.: Hort. Sc. 21, 82—84, 1986.
55. Shindo H., Kuwatsuka S.: Soil Sci. Plant Nutr., 19, 219—227, 1973.
56. Skidmore E.L., Layton J.B., Armbrust D.V., Hooker M.L.: Soil Sci. Soc. Am. J., 50, 415—419, 1986.
57. Vokou D., Margaris N.S.: Acta Ecol./Ecol. Plant., 7, 157—163, 1986.
58. Wallace J.M., Whitehand L.C.: Soil Biol. Biochem., 12, 445—446, 1980.
59. Whitehead D.C., Dibb H., Hartley R.D.: Soil. Biol. Biochem., 13, 343—348, 1981.
60. Whitehead D.C., Dibb H., Hartley R.D.: Soil Biol. Biochem., 15, 133—136, 1983.
61. Wilhelm W.W., Doran J.W., Power J.F.: Agrom. J. 78, 184—189, 1986.
62. Wong M.H.: Environmental Pollution (Series A), 37, 159—174, 1985.
63. Wójcik-Wojtkowiak D.: Postępy Nauk Roln., 4/5, 61—74, 1980.
64. Yagle G.A., Cruse R.M.: Canad. J. Plane Sci., 63, 871—877, 1983.
65. Žugec I.: Soil and Till. Res., 7, 19—28, 1986.

Materiały nadesłano do redakcji w grudniu 1986 r.