Alelopatija

Džidić-Uzelac, Luna

Undergraduate thesis / Završni rad

2014

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:998355

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

ALELOPATIJA

ALLELOPATHY

SEMINARSKI RAD

Luna Džidić-Uzelac
Preddiplomski studij biologije
Mentorica: Prof. dr. sc. Branka Pevalek-Kozlina

Zagreb, 2014.

SADRŽAJ

1. UVOD.....3

2. ALELOPATIJA I EKOSUSTAVI.....4

2.1. UTJECAJ ALELOPATIJE NA VEGETACIJU I SUKCESIJU.....4

2.3. ALELOPATIJA I AGRIKULTURA.....5

3. ALELOKEMIKALIJE.....7

3.1. OTPUŠTANJE ALELOKEMIKALIJA.....9

4. PRIMJERI ALELOPATSKIH INTERAKCIJA.....11

4.1. UTJECAJ VRSTA *ABUTILON THEOPHRASTI* I *DATURA STRAMONIUM* NA RAST KUKURUZA.....11

4.2. ALELOPATSKI UTJECAJ PERŠINA NA KLIJANJE I POČETNI RAST STRELIČASTE GRBICE.....15

4.3. UTJECAJ TERPENOIDA IZ EUKALIPTUSA NA SASTAV FLORNE ZAJEDNICE.....17

4.4. ALELOPATSKO DJELOVANJE ČEŠNJAČE (*ALLIARIA PETIOLATA*).....18

4.5. "TRI SESTRE" SJEVERNOAMERIČKIH INDIJANACA.....21

5. LITERATURA.....23

6. SAŽETAK.....27

7. SUMMARY.....27

1. UVOD

Alelopatija (grč. *αλλήλων* – jedan drugog, *πάθος* – patnja) je biokemijska interakcija među biljkama posredovana kemijskim spojevima, najčešće sekundarnim metabolitima koje izlučuju pojedine biljke. Takve kemikalije, nazvane *alelokemikalije*, omogućavaju utjecaj biljke na rast i razvoj drugih biljaka, bilo u pozitivnom ili negativnom smislu.

Kroz povijest se vrlo rano javljaju zapažanja vezana uz alelopatiju, prvenstveno na mahunarkama i žitaricama, što je rezultat njihovog uzgoja i široke uporabe u ljudskoj prehrani. Primjerice, već grčki učenjak Teofrast u 3. stoljeću prije Krista, u svome djelu *Peri phyton historia* primjećuje da slanutak (*Cicer arietinum*) ne "oživljava" tlo kao ostale mahunarke, već ga umjesto toga "iscrpi". Također je primjetio kako slanutak negativno djeluje na razvoj nekih korova. U 1. stoljeću nakon Krista, rimski autor Plinije zabilježava negativan učinak slanutka, ječma (*Hordeum vulgare*), piskavice (*Trigonella phoenum-graecum*) i lećaste grahorice (*Vicia ervilia*) na rast biljaka na zemljištu[1]. Također opisuje inhibitorno djelovanje oraha na biljke posađene u njegovoj blizini.

Unatoč mnoštvu ranih zapažanja alelopatskih učinaka biljaka, dugo nisu postojali nikakvi konkretni znanstveni dokazi za iste, te je tek početkom 20. stoljeća porastao interes za proučavanjem i objašnjenjem ovog fenomena. Pojam alelopatije prvi upotrebljava austrijski botaničar Hans Molisch 1937. godine u knjizi *Der Einfluss einer Pflanze auf die andere - Allelopathie*, gdje definira alelopatiju kao biokemijske interakcije između svih tipova biljaka te nekih mikroorganizama. Također daje indikaciju kako termin *alelopatija* obuhvaća i inhibitorne i stimulativne biokemijske učinke (Rice, 1984). Na temelju Mollischevog koncepta, Elroy L. Rice 1974. u knjizi *Allelopathy* definira alelopatiju kao bilo kakav izravan ili posredan negativni utjecaj jedne biljke na drugu putem kemijskih izlučevina - alelokemikalija. U drugom izdanju knjige, 1984. godine, proširuje definiciju i na pozitivne, odnosno stimulativne učinke. Naime, mnogi organski spojevi, koji u velikim količinama djeluju na neke procese inhibicijski, mogu u vrlo malim količinama na iste procese djelovati stimulirajuće.

[1] "scorch up" cornland; Chemically Mediated Interactions between Plants and Other Organisms, Recent Advances in Phytochemistry, Volume 19, 1985.

2. ALELOPATIJA I EKOSUSTAVI

Alelopatski učinci među biljkama igraju bitnu ulogu u prirodnim ekosustavima, ali i u onima kontroliranim od strane čovjeka. Svi tipovi biljaka – drveće, grmovi, zeljaste biljke – mogu imati alelopatske učinke na druge biljke, pogotovo one koje rastu u njihovoj neposrednoj blizini. Takva djelovanja imaju utjecaj na uzorke rasta (eng. *patterning of vegetation*), sukcesiju, a vrlo su važni i u šumarstvu te agrikulturi i općenito uzgoju biljaka za čovjekove potrebe jer alelokemikalije mogu utjecati na promjenu sastava korovne flore, na rast i prinos usjeva te se potencijalno mogu koristiti kao mjera borbe protiv korova (Singh i sur., 2001).

2.1. UTJECAJ ALELOPATIJE NA VEGETACIJU I SUKCESIJU

Termin *vegetacijski uzorak* (eng. *patterning*) koristi se u užem smislu kada se govori o matematičkom izrazu prostorne distribucije biljnih organizama u nekoj zajednici, no pojam je također široko korišten pri definiranju jasno vidljivog prostornog rasporeda jedinki, za kakav nije potreban matematički model da bi bio vidljiv čovjeku (primjerice, izostanak ostale flore ispod krošnji nekih drvenastih vrsta).

Specifični vegetacijski uzorci bili su najčešće objašnjavani kompeticijom za hranjive tvari među biljkama, no u novije vrijeme sve se više važnosti na tom području pridaje alelopatskim utjecajima, koji su dugo bili zanemarivani. Oni igraju važnu ulogu u disperziji biljaka na određenom području, budući da rast i razvoj neke biljke može biti uvjetovan alelopatskim učincima druge biljke u njezinoj blizini. Ova se pojava najbolje može pokazati prikladnim uzorkovanjem i statističkim analizama, no u nekim je slučajevima evidentna zbog lako vidljivog rasporeda biljaka na terenu.

Cooper i Stoesz u svojim istraživanjima iz 1931. godine promatrali su kružni uzorak rasta[2] jedne vrste suncokreta (*Helianthus rigidus*), kod kojega je karakteristična forma rasta populacije bila posljedica izražene redukcije broja, veličine i cvjetanja biljaka u središtu populacije; Curtis i Cottam su 1950. promatrali isti fenomen te nizom pokusa pokušavali utvrditi razlog smanjene stope rasta unutar populacije (Rice, 1984). Na nekoliko dijelova

[2] eng. fairy-ring pattern

zamljišta s ovakvim uzorcima rasta populacije suncokreta, koristili su razne metode manipulacije te su zabilježili da, ukoliko se iz tla uklone korijenje i podanci, ili se tlo u središtu zamijeni tlom u kojem nisu rasli suncokreti vrste *Helianthus rigidus*, biljke u središtu pokazuju normalan uzorak rasta i normalan razvoj cvjetova.

Slična zapažanja imali su znanstvenici Wilson i Rice 1968. godine promatrajući sukcesiju starog polja u Oklahomi u prvoj fazi razvoja nove vegetacije (Rice, 1984), gdje je postojao određeni uzorak rasta biljnih vrsta u neposrednoj blizini jedinki običnog suncokreta (*Helianthus annuus*). Primjetili su da je rast vrsta *Erigeron canadensis* i *Rudbeckia serotina*, kao i njihovo klijanje, značajno inhibiran u blizini suncokreta. Također su uočili neznatne promjene u rastu vrsta *Haplopappus ciliatus* i *Bromus japonicus*, koji je također inhibiran u prisutstvu suncokreta te moguću stimulaciju rasta vrste *Croton glandulosus*.[3] Zabilježene promjene u rastu biljaka nisu mogle biti uzrokovane kompeticijom za svjetlošću budući da su iste bile jednake svuda oko jedinki suncokreta, a i udaljenost među jedinkama suncokreta bila je dovoljno velika da sjena koju bacaju na druge biljke bude zanemariva. Analize vrijednosti pH i minerala u tlu pokazale su da su navedeni faktori također bili optimalni te da nisu mogli biti razlog smanjenog rasta. Budući da su inhibirane vrste pokazivale normalan rast na dijelovima istog zemljišta na kojima nisu rasle jedinke vrste *Helianthus annuus*, zaključeno je kako moraju postojati neke tvari koje, izlučene iz korijena suncokreta u tlo, inhibiraju njihov rast.

Iz navedenog, a i mnogih drugih primjera, može se zaključiti da u sukcesiji nemaju ulogu samo promjena fizičkih faktora u tlu (npr. dostupnost mineralnih tvari) i kompeticija, kako je dugo bilo smatrano, već su alelokemikalije koje biljke ispuštaju u tlo također bitan faktor koji određuje tijek ovog ekološkog fenomena.

2.2. ALELOPATIJA I AGRIKULTURA

Alelopatski učinci vrlo su bitni pri uzgoju biljaka za prehranu, te se sve više proučavaju utjecaji korova na usjeve i obratno, kao i alelopatske interakcije između biljaka koje se planiraju posijati, kako zbog tih interakcija ne bi došlo do smanjenja prinosa. Danas se proučavanjem utjecaja alelokemikalija na korove nastoji smanjiti uporaba sintetskih herbicida koji u sve većoj mjeri onečišćuju okoliš. Iz tog razloga istražen je čitav niz biljnih

[3] Promjene bile su male i varijabilne, pa tako i statistički zanemarive

vrsta čije alelokemikalije imaju herbicidno djelovanje, odnosno djeluju inhibitorno na rast korova. Neke od takvih biljaka su *Helianthus annuus*, *Sorghum bicolor*, *Oryza sativa*, *Fagopyrum tataricum*, *Carum carvi*, *Coriandrum sativum***,** *Sorghum sp.* (Šćepanović i sur., 2007). Također je u nekim slučajevima zabilježeno pozitivno djelovanje nekih biljaka na rast usjeva, pa tako, primjerice, kolin iz kukolja (*Agrostemna githago*) pospješuje rast trava, te je to svojstvo iskorišteno u dobivanju prirodnog pripravka Agrostemina koji je danas u komercijalnoj uporabi za tretiranje usjeva pšenice, ali i drugih kultura (www.agrostemin.co.rs/opstipodaci).

3. ALELOKEMIKALIJE

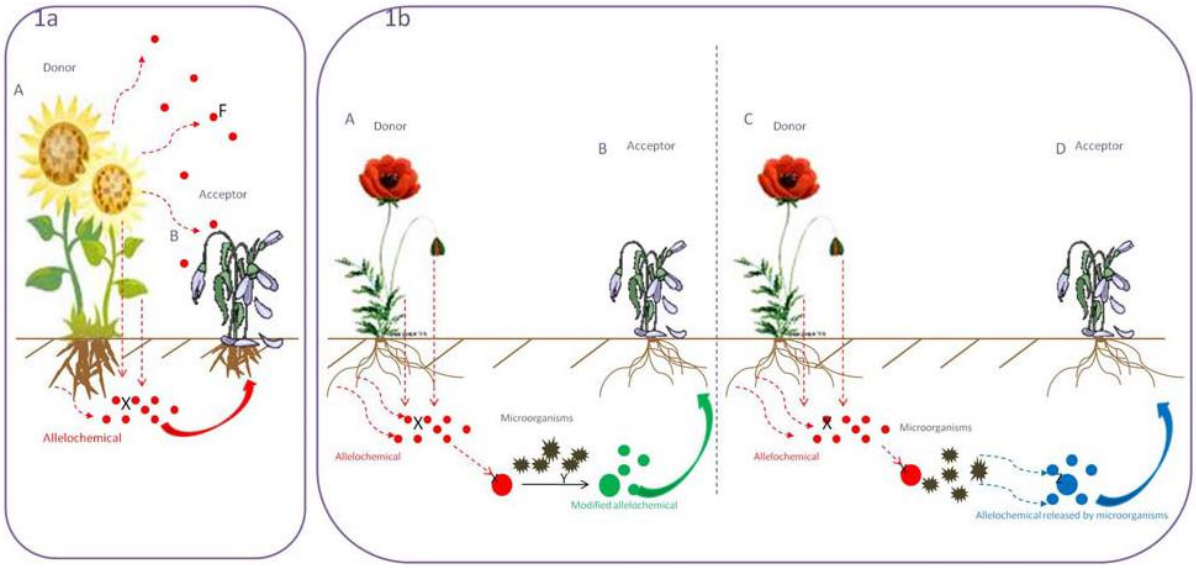
Alelopatsko djelovanje pokazuju različiti tipovi organskih spojeva, a najčešće su to sekundarni metaboliti, koji se mogu svrstati u pet većih kategorija: alkaloidi, terpenoidi, steroidi, fenil-propanski spojevi i acetogenini.

Rice (1984) ih klasificira u sljedeće kategorije:

1. Jednostavne organske kiseline topive u vodi; ravnolančani alkoholi; alifatski aldehidi i ketoni
2. Jednostavni nezasićeni laktoni
3. Dugolančane masne kiseline i poliacetileni
4. Naftokinoni, antrakinoni i složeni kinoni
5. Jednostavni fenoli, benzojeva kiselina i derivati
6. Cimetna kiselina i derivati
7. Flavonoidi
8. Tanini
9. Terpenoidi i steroidi
10. Aminokiseline i polipeptidi
11. Alkaloidi i cijanohidrini
12. Sulfidi i glukozidi
13. Purini i nukleotidi

Odgovori biljaka na alelopatske učinke mnogo su promatrani na morfološkoj razini, no vrlo malo na molekularnoj, tako da su dobro poznate samo evidentne manifestacije alelopatskih interakcija. Tek se u novije vrijeme pokušava eksperimentalnim radom što više prodrijeti u molekularne mehanizme istih.

U širem smislu, djelovanje alelokemikalija može se podijeliti na izravno i neizravno (sl. 1). Izravno djelovanje podrazumijeva učinak alelokemikalije izlučene iz jedne biljke na razne aspekte rasta, razvoja i metabolizma druge biljke, dok neizravno uključuje učinke na drugim biljkama kroz promjenu svojstava tla, njegove nutritivne vrijednosti te promjene u veličini populacija i aktivnosti organizama u tlu (npr. oblića, kukaca ili mikroorganizama) koji imaju pozitivan ili negativan utjecaj na rast i razvoj tih biljaka. Izravan utjecaj alelokemikalija na biljke mnogo je bolje proučen od neizravnog.



Slika 1. Izravan (1a) i neizravan (1b) utjecaj alelokemikalija na susjedne biljke

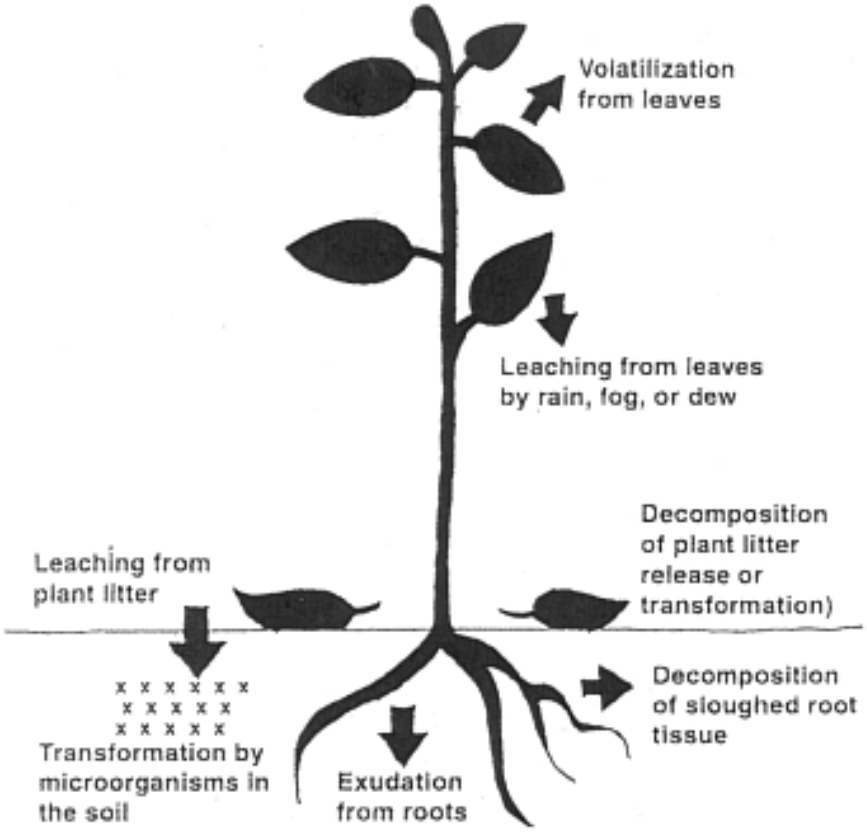
Neki aspekti izravnog utjecaja alelokemikalija na biljke očituju se u promjeni propusnosti staničnih membrana, inhibiciji stanične diobe, promjeni u ravnoteži biljnih hormona, raznim promjenama u klijanju polena i spora, drugačijem unosu mineralnih tvari, promjenama u gibanjima puči, fotosintezi, sintezi pigmenata, disanju, sintezi proteina, leghemoglobina te fiksaciji dušika. Također imaju utjecaj na aktivnost enzima unutar biljke, na genetički materijal biljke te na provodna tkiva.

Smatra se da u prirodnim uvjetima više različitih alelokemikalija djeluje zajedno, provodeći svojevrsni regulatorni proces, kojim se utječe na jedno ili više gore navedenih zbivanja u biljci. Kako bi se u cjelosti razumjela alelopatska interakcija, potrebno je promatrati i niz ostalih faktora, kao što su stvaranje alelokemikalija, njihovo ispuštanje u okolinu i primanje u receptorski organizam, kao i koncentracija na mjestu djelovanja i faktori koji uvjetuju djelotvornost istih nakon njihova ispuštanja u okoliš. U nekim slučajevima alelokemikalije se izlučuju u neaktivnom obliku i trebaju proći određene strukturne promjene kako bi postale biološki aktivne.

Alelokemikalije mogu unutar jedinke biti prisutne u većini organa – cvijetu, polenu, listu, stabljici, korijenu, sjemenci, no ponekad su nađeni samo u jednom ili nekoliko organa. Njihova je raspodjela u biljnom carstvu najčešće specifična, odnosno neke alelokemikalije karakteristične su samo za određenu biljnu porodicu, kao, primjerice, seskviterpenski laktoni za porodicu Asteraceae.

3.1. OTPUŠTANJE ALELOKEMIKALIJA

Biljke najčešće otpuštaju alelokemikalije u okoliš isparavanjem, ispiranjem, izlučivanjem iz korijena ili raspadanjem ostataka tkiva (sl. 2). U prošlosti je, kod proučavanja alelopatije, često zanemarivano otpuštanje kemikalija kroz korijen te je umjesto toga pokazivan veći interes za proučavanje alelopatskih utjecaja nadzemnih dijelova biljke, no u novije vrijeme se sve više proučavaju "podzemni" aspekti, koji su od iznimne važnosti za razumijevanje alelopatskih odnosa između biljaka.



Slika 2. Načini otpuštanja alelokemikalija u okoliš

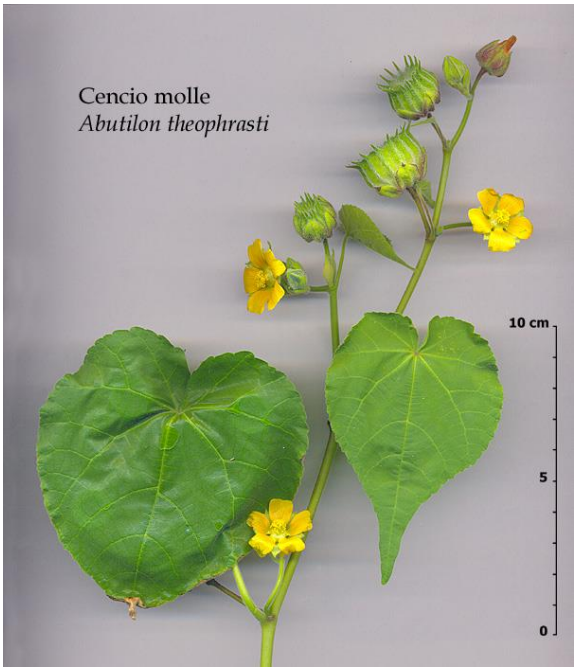
1. Isparavanje: biljke otpuštaju alelokemikalije u plinovitom obliku kroz puči te ih druge biljke u tom obliku apsorbiraju.
2. Ispiranje: biljke često posjeduju alelokemikalije pohranjene u listovima; one se mogu ispirati sa živog lista uslijed djelovanja atmosferskih čimbenika kao što su kiša, rosa ili magla, a moguće je i njihovo ispiranje u tlo nakon opadanja lista.

3. Razgradnja organskog materijala: uginuli dijelovi, primjerice listovi, ukoliko sadrže alelokemikalije, svojom razgradnjom otpuštaju iste u tlo; često listovi koji otpadnu s matične biljke imaju tendenciju ispuštanja više alelokemikalija nego živi listovi na biljci.
4. Izlučivanje iz korijena: ponekad biljke ispuštaju alelopatske spojeve kroz korijen, te kretanjem vode kroz tlo dospijevaju u korijen ciljne biljke (izravan način), ili svojim djelovanjem modificiraju aktivnost i populacije organizama u tlu, koji utječu na druge biljke (neizravan način). Kroz korijen se najčešće izlučuju različiti fenolni spojevi koji djeluju kao inhibitori rasta.

4. PRIMJERI ALELOPATSKIH UČINAKA

4.1. UTJECAJ VRSTA *ABUTILON THEOPHRASTI* I *DATURA STRAMONIUM* NA RAST KUKURUZA

Kužnjak (*Datura stramonium*) i mračnjak (*Abutilon theophrasti*) su česte korovne vrste koje djeluju alelopatski, inhibirajući klijanje i rast konkurentskih biljaka.



Slika 3. Europski mračnjak (Abutilon theophrasti)



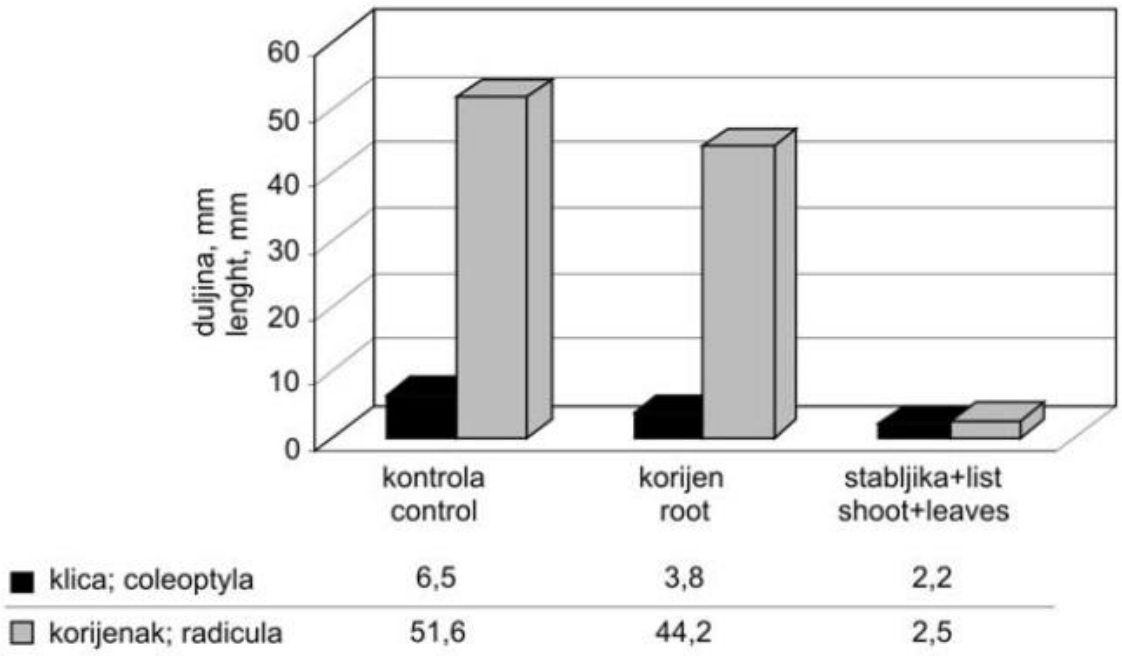
Slika 4. Bijeli kužnjak (Datura stramonium)

Abutilon theophrasti (europski mračnjak) jednogodišnja je zeljasta biljka iz porodice Malvaceae (sl. 3). U hrvatskoj je flori alohtona, a pokazuje izrazite kompetitivne sposobnosti. Osim što svojim habitusom često zasjenjuje usjevne biljke te ima krupne sjemenke neujednačenog perioda klijanja (što otežava suzbijanje ove biljke kao korova), ova vrsta ima visok alelopatski potencijal, zbog čega je često inhibirano klijanje i rast usjevnih biljaka. Iako su alelopatske interakcije mračnjaka s drugim usjevima poznate već više desetljeća, slaba pažnja posvećuje se biokemijskim interakcijama ove korovne vrste (Šćepanović i sur., 2007). Gressel i Holm u svojim istraživanjima iz 1964. godine prikazuju negativan alelopatski utjecaj mračnjaka na usjev soje, kukuruza i rajčice (Quasem i Foy, 2001). Reting, Holm i

Struckmeyer u istraživanjima iz 1972. godine navode da neoštećene sjemenke mračnjaka sadrže regulatore razvoja koji induciraju povećanje stanica parenhima u korijenu kupusa (cit. Colton i Einhellig, 1980).

Datura stramonium (bijeli kužnjak), por. *Solanaceae,* također je jednogodišnja biljka kozmopolitske rasprostranjenosti, najčešće prisutna na ruderalnim staništima te u vrtovima i poljima kao korov (sl. 4). Kao i mračnjak, pokazuje alelopatske učinke na druge biljne vrste te stoga može predstavljati problem u vrtlarstvu ili poljoprivredi.

Šćepanović i sur. (2004, 2005) rade dva pokusa u svrhu istraživanja alelopatskih djelovanja ovih dviju vrsta na usjeve kukuruza. U prvom pokusu istraživali su utjecaj nadzemnog i podzemnog dijela korovne vrste *Abutilon theophrasti* na početni rast i razvoj kukuruza, s ciljem utvrđivanja postoje li alelopatski odnosi između kukuruza i pojedinih dijelova navedene vrste (Šćepanović i sur., 2005). Sjemenke kukuruza bile su u laboratoriju tretirane vodenim ekstraktom podzemnih odnosno nadzemnih dijelova vrste *Abutilon theophrasti* te su promatrani utjecaji pojedinih dijelova korovne vrste na razvoj klicinog izdanka, odnosno korijenka. Iz rezultata je bilo vidljivo da su rast i izdanka i korijenka značajno inhibirani djelovanjem ekstrakta mračnjaka, s time da je inhibicija djelovanjem ekstrakta nadzemnog dijela bila veća.



Slika 5. Utjecaj vodenog ekstrakta korijena, stabljike i lista korovne vrste Abutilon theophrasti Med. na prosječnu duljinu korijenka i klice kukuruza (Šćepanović i sur., 2007.)

Iz grafa (*sl. 5*) je vidljivo kako oba ekstrakta snažno inhibiraju razvoj koleoptile kukuruza, dok je utjecaj ekstrakta korijena mračnjaka na klicin korijenak znatno slabiji nego utjecaj ekstrakta nadzemnog dijela biljke.

U drugom pokusu (Šćepanović i sur., 2005) korišteni su vodeni ekstrakti nadzemnih dijelova vrsta *Abutilon theophrasti* i *Datura stramonium*, kojima su opet tretirane sjemenke kukuruza. Ekstrakt mračnjaka značajno je inhibirao razvoj kako korijenka tako i klice kukuruza u odnosu na kontrolu s destiliranom vodom. Prosječna duljina korijenka tretiranog ekstraktom mračnjaka bila je gotovo upola manja u odnosu na kontrolu (Šćepanović i sur., 2007.). Nasuprot tome, ekstrakt kužnjaka imao je stimulativan utjecaj na rast korijenka te je zabilježeno njegovo povećanje od čak 36% u odnosu na kontrolu. Pozitivno djelovanje korovnih vrsta na nicanje kultiviranih vrsta također navode Kadioglu i sur. (2005) koji u svojim pokusima utvrđuju značajno stimulirajuće djelovanje ekstrakta *Sorghum halapense* (L.) na klijanje sjemenki slanutka. Nasuprot tome, ekstrakti korovnih vrsta *Solanum nigrum* L., *Chenopodium album* L. i *Matricaria chamomilla* L. inhibirali su klijanje slanutka (Šćepanović i sur., 2007). Kazinczi i sur. (2004) istraživali su utjecaj vodenog ekstrakta bijelog kužnjaka na klijavost sjemenki suncokreta te su zabilježili negativne učinke, odnosno klijanje je bilo inhibirano te su koleoptile bile 86% manje od onih na kontrolnim uzorcima. Karper i sur. u svojim istraživanjima na istom području iz 1971. godine, kao i Narwal 1994., navode kako su za negativne alelopatske učinke vrste *Datura stramonium* zaslužni terpenoidi, fenoloidi i alkaloidi (hiosciamin i skopolamin - tipični spojevi prisutni u porodici *Solanaceae*) nađeni u toj vrsti (Kazinczi i sur. 2004).



Slika 6. Utjecaj vodenih ekstrakata kužnjaka (DATST) i mračnjaka (ABUTH) na razvoj korijenka (1.-3.) i koleoptile (4.-6.) kukuruza (preuzeto od Šćepanović i sur., 2007.)

Iz opisanih pokusa utvrđeno je kako postoje alelopatske interakcije između korovnih vrsta *Datura stramonium* odnosno *Abutilon theophrasti* i kukuruza. U laboratorijskim uvjetima ekstrakt vrste *Abutilon theophrasti* djeluje inhibirajuće na klijanje sjemenki kukuruza, dok ekstrakt nadzemnog dijela vrste *Datura stramonium* djeluje stimulirajuće na razvoj korijenaka, iako su za navedenu vrstu zabilježeni i inhibitorni učinci na drugim biljkama, primjerice suncokretu. Kemijske tvari i molekularni mehanizmi navedenih alelopatskih djelovanja nisu istraženi. Također treba uzeti u obzir kako je ovo istraživanje provedeno u laboratorijskim uvjetima te da u uvjetima *in situ* postoje i razni drugi čimbenici, kao što su temperatura, vlaga, kemizam tla i dr., koji bi mogli utjecati na prirodu alelopatske interakcije

4.2. ALELOPATSKI UTJECAJ PERŠINA NA KLIJANJE I POČETNI RAST STRELIČASTE GRBICE

Peršin (*Petroselinum crispum*) je dvogodišnja zeljasta biljka iz porodice štitarki (*Apiaceae*), čiji se korijen i list koriste u ljudskoj prehrani kao povrće ili začin (sl. 7). Jia i sur. (2007.) bilježe negativan alelopatski utjecaj ekstrakta sjemenki peršina na vrstu askomicete *Fusarium oxysporum*, dok su istraživanja znanstvenika Valcheva i Popov (2013.) pokazala da ekstrakt vegetativne biomase peršina alelopatski djeluje na rast klijanaca paprike. Dhima i sur. (2009.) zabilježili su inhibitorni učinak peršina na neke vrste korova.

Streličasta grbica (*Lepidium draba*) je višegodišnja samonikla zeljasta vrsta iz porodice *Brassicaceae*, česta je kozmopolitska vrsta prisutna na ruderalnim staništima i na oranicama kao korov (sl. 8).



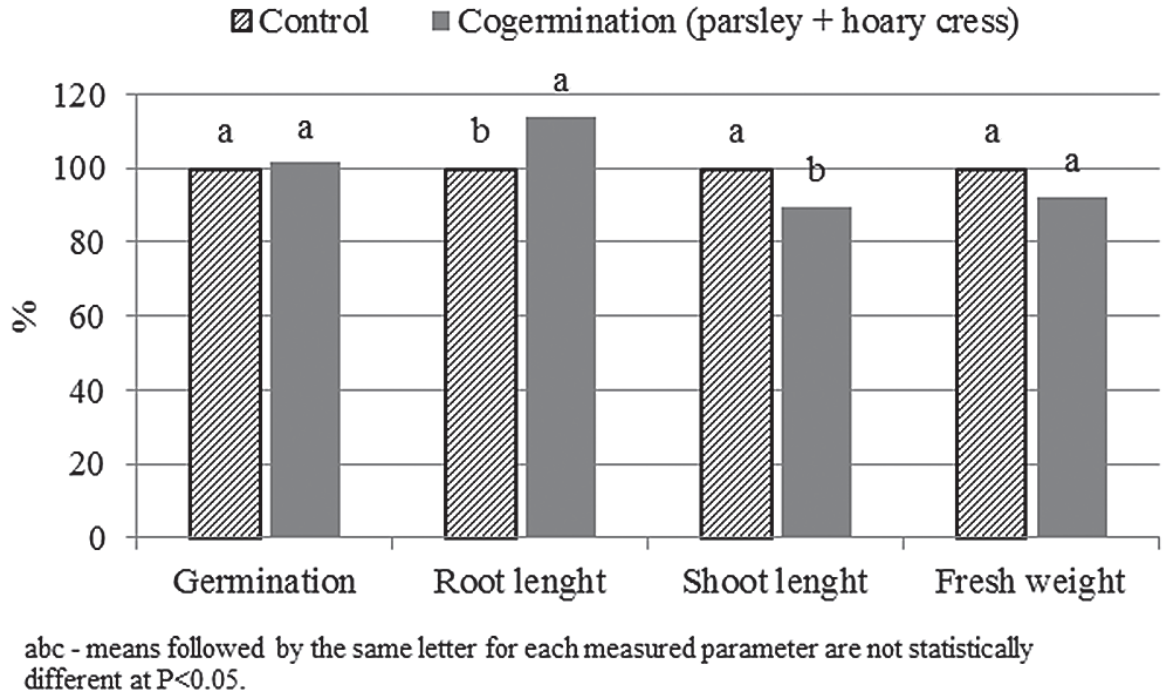
Slika 7. Peršin (Petroselinum crispum)



Slika 8. Streličasta grbica (Lepidum draba)

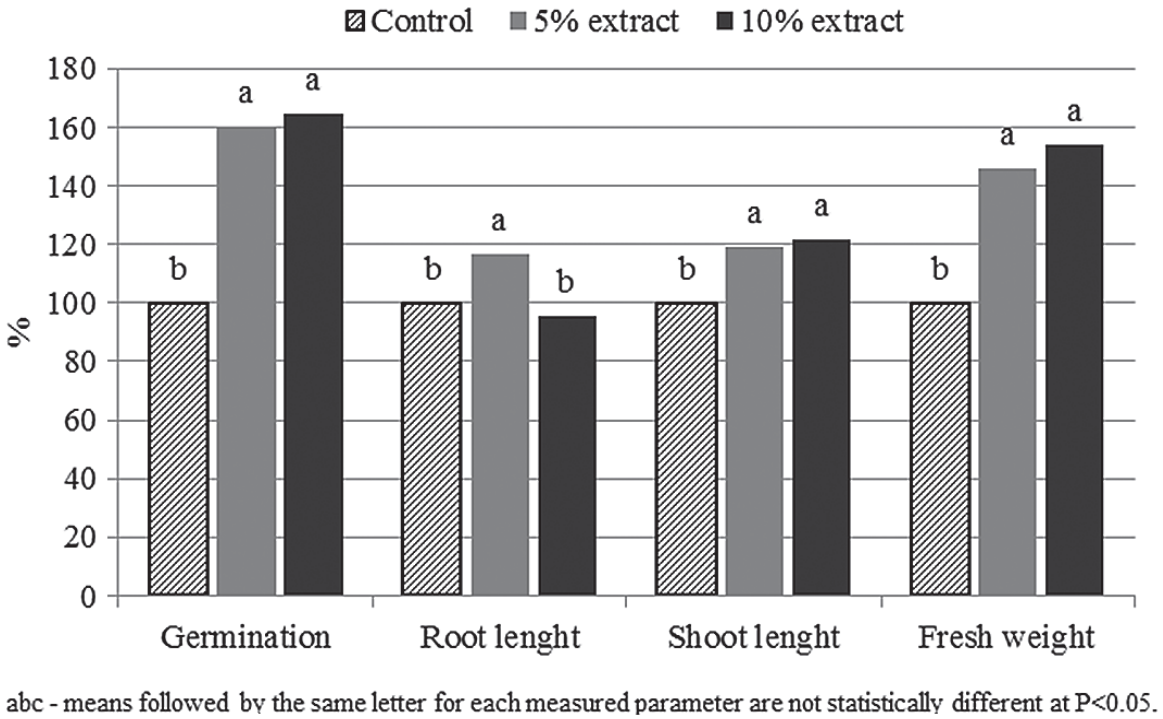
Ravlić i sur. (2014) istraživali su alelopatski utjecaj peršina na rast i razvoj streličaste grbice (*Lepidium draba*) kroz paralelno klijanje tih dviju vrsta te uporabom vodenih ekstrakata peršina (živog i mrtvog materijala) pri tretiranju sjemenki streličaste grbice. Zajedničko klijanje sjemenki peršina i streličaste grbice nije imalo efekta na samu klijavost sjemenki, no prosječna dužina korijenka streličaste grbice koja je klijala na istoj podlozi kao i peršin bila je 14% veća nego u kontrolnih biljaka. Također, prosječna dužina izdanka grbice bila je 10% manja nego u kontroli (sl. 9). Očito je, dakle, da klijanci peršina imaju alelopatski utjecaj na klijance streličaste grbice.

Zabilježeno je i da ostale vrste iz porodice Apiaceae alelopatski utječu na klijanje streličaste grbice. Prema nekim istraživanjima, korijandar (*Coriandrum sativum*) i ljupčac (*Levisticum officinale*) pokazuju inhibitorno djelovanje te smanjuju klijavost streličaste grbice između 22% i 27%, no korijandar također ima pozitivan učinak na dužinu koleoptile (Ravlić i sur., 2013). Đikić (2005) bilježi inhibirajuće učinke kopra (*Anethum graveolens*), kima (*Carum carvi*) i korijandra na klijavost i masu svježe tvari streličaste grbice, te navedene parametre smanjuju i do 65%. Zajedničko klijanje streličaste grbice i raznih usjeva može imati različite učinke na klijavost i rast streličaste grbice.



Slika 9. Utjecaj zajedničkog klijanja sjemena peršina i streličaste grbice na klijavost, dužinu korijena i izdanka streličaste grbice (Ravlić i sur., 2014)

Vodeni ekstrakti svježeg i suhog peršina imali su negativan učinak na klijanje streličaste grbice; ekstrakt svježeg peršina inhibirao je klijanje oko 18%, dok je ekstrakt osušenog peršina imao znatno jače djelovanje i inhibirao klijanje čak 98 do 100% sjemenki. Ekstrakti svježeg peršina imali su pozitivan učinak na količinu mase svježe tvari klijanaca streličaste grbice, koja je nakon tretmana istima bila povećana, kao i stimulativan učinak na produžni rast klicinih izdanaka. Dužina klicinih korijenaka, s druge strane, bila je pod inhibitornim učinkom ekstrakta peršina te je smanjena do 40%. Ekstrakti suhog peršina u manjim koncentracijama negativno su utjecali na količinu mase svježe tvari klijanaca streličaste grbice i dužinu njihovih izdanaka i korijenka, dok je pri većim koncentracijama klijanje bilo potpuno inhibirano.



Slika 10. Utjecaj vodenih ekstrakata svježeg peršina na klijavost, dužinu korijena i izdanka strjeličaste grbice u tlu (Ravlić i sur., 2014)

Druga istraživanja pokazuju inhibitorne učinke ekstrakta peršina na klijanje, količinu biomase i dužinu korijenka trave roda *Echinochloa* (Đikić M., 2005), dok isti ekstrakti kod klijanaca paprike imaju stimulativan učinak na dužinu klicinog izdanka, a inhibitoran na

masu svježe tvari klijanaca (Valcheva i Popov 2013). Ekstrakt osušenog peršina općenito ima znatno jači inhibitorni utjecaj na druge biljke nego ekstrakt svježeg peršina (Ravlić i sur. 2013).

4.3. UTJECAJ TERPENOIDA IZ EUKALIPTUSA NA SASTAV FLORNE ZAJEDNICE

Rod *Eucalyptus*, por. *Myrtaceae* zastupljen je s mnogo vazdazelenih drvenastih vrsta, čiji su listovi iznimno bogati eteričnim uljima koja su poznata po svojoj primjeni u farmaciji, aromaterapiji i industriji hrane. Ta su ulja od velikog značaja za samu biljku budući da određene tvari u njima imaju alelopatska svojstva te utječu na širok spektar biološke aktivnosti jedinke. Ulja su bogata trepenoidima koji imaju alelopatski utjecaj na zeljastu vegetaciju oko jedinke, pa stabla eukaliptusa na određeni način reguliraju i sastav okolne vegetacije. Također, neki monoterpeni iz eteričnih ulja eukaliptusa imaju nematicidan učinak, dok neke tvari djeluju antibakterijski i antifungalno, te se na taj način biljka štiti od patogena u tlu.

Sastav eteričnog ulja eukaliptusa može varirati ovisno o vrsti, geografskom području, okolišnim uvjetima, kakvoći tla, starosti biljke, godišnjem dobu itd. no najčišće su to složene mješavine monoterpena, seskviterpena, fenolnih spojeva, aldehida, estera, etera, alkohola i ketona, koji mogu djelovati sinergijski ili antagonistički. Biološka aktivnost ulja također ovisi o svim navedenim parametrima. Listovi su vrlo bogati različitim terpenoidima, od kojih je najznačajniji 1,8-cineol. Koncentracija različitih terpenoida u listovima razlikuje se od vrste do vrste, ali i između svježih i suhih listova iste vrste, što uvjetuje njihove učinke na druge organizme i niže slojeve vegetacije. Pokazalo se da plantaže eukaliptusa imaju negativan utjecaj na ekosustav, budući da često inhibiraju rast bilo kakve vegetacije u nižim slojevima, dovode do degradacije tla te svojim alelopatskim djelovanjem uništavaju autohtonu floru (usp. Kaur i sur. 2012).

Baker (1966) primjećuje kako određene tvari izlučene isparavanjem iz listova vrste *Eucaliptus urophylla* inhibiraju razvoj korijena i hipokotila klijanaca krastavca. Također, tvari koje isparavaju iz listova navedene vrste pokazuju izuzetnu sposobnost inhibicije razvoja sadnica vrsta *Acacia confusa* i *Albizia falcataria*, dok je vrsta *Acacia auricoliformis* jedina mogla rasti u blizini eukaliptusa. Također, monoterpeni nađeni u eteričnim uljima

eukaliptusa pokazuju snažne inhibitorne učinke na klijanje mnogih usjeva i korova. Kordali i sur. (2007) istraživali su inhibitorne učinke monoterpenskih ugljikovodika i oksigeniranih monoterpena na klijanje i rast klijanaca vrsta *Amaranthus retroflexus, Rumex crispus* i *Chenopodium album*. Oksigenirani monoterpenski spojevi beta-citronelol, terpenin-4-ol i nerol potpuno su inhibirali klijanje i rast klijanaca svih testiranih biljaka, te su općenito takvi spojevi imali puno jači fitotoksični učinak nego terpenski ugljikovodici. Inhibitoran učinak para iz listova eukaliptusa zabilježen je i kod klijanja i razvoja klijanaca graha (*Phaseolus aureus*), ječma (*Hordeum vulgare*) i zobi (*Avena sativa*). Također je primjećena inhibicija rasta usjeva u tlu koje je sadržavalo kemikalije iz eteričnih ulja eukaliptusa. Eukaliptus izlučuje i niz alelokemikalija koje inhibiraju rast mnogih vrsta korova.

4.4. ALELOPATSKO DJELOVANJE ČEŠNJAČE (*ALLIARIA PETIOLATA*)

Alliaria petiolata (češnjača) dvogodišnja je zeljasta biljka iz porodice krstašica (*Brassicaceae*) autohtona za područje Europe, Azije i sjeverne Afrike, te je šezdesetih godina devetnaestog stoljeća uvezena u Sjevernu Ameriku kao prehrambena biljka (sl. 11). U šumama Sjeverne Amerike danas pokazuje invazivne karakteristike jer na tim staništima izostaju organizmi iz tla koji se prirodno hrane navedenom vrstom, što joj izrazito povećava bioprodukciju.



Slika 11.Češnjača (*Alliaria petiolata*, preuzeto s http://dnr.state.il.us/stewardship/cd/biocontrol/29garlicmustard.html)

Vrsta također pokazuje neposredno i posredno alelopatsko djelovanje na neke autohtone vrste prizemnog sloja iz zajednica sjevernoameričkih šuma u kojima je prisutna. Naime, svojim alelokemikalijama djeluje u nekim slučajevima direktno na konkurentske biljke, inhibirajući njihov rast i razvoj (Anderson i sur. 2010), a u nekim slučajevima na smanjenje ili izostanak mikorizne simbioze drugih biljaka, što im bitno smanjuje uspješnost preživljavanja, razvoja i reprodukcije. Češnjača pokazuje puno jače inhibitorne učinke na mikorizne zajednice autohtonih sjevernoameričkih biljaka, nego što to pokazuje u Europi (Callaway i sur. 2008), što je posljedica različitih ekoloških uvjeta u navedenim područjima. Pretpostavlja se da između 70% i 90% biljaka stupa u mikorizne odnose (Anderson i sur. 2010), a njihovo narušavanje može za biljku značiti smanjenje rasta, reprodukcije i kompetitivnih sposobnosti. Gustoća populacija češnjače pokazala se obrnuto proporcionalna mikoriznom potencijalu šumskog tla (Roberts i Anderson, 2001).



Slika 12. Gusta populacija vrste Alliaria petiolata u šumskoj zajednici Sjeverne Amerike (preuzeto s http://dnr.state.il.us/stewardship/cd/biocontrol/29garlicmustard.html)

Mikorizni potencijal tla ovisi o koncentraciji spora mikoriznih gljiva u tlu, količini hifa u korijenju biljaka te količini slobodnih hifa. Svi navedeni oblici, ukoliko dođu u dodir s nekolonijaliziranim korijenom, iniciraju novu mikoriznu zajednicu. Kako raste naseljenost nekog područja alohtonim populacijama češnjače, smanjuju se populacije nekih autohtonih mikoriznih biljaka i mikorizni potencijal tla. Smatra se da zbog smanjenog mikoriznog potencijala tla i zbog utjecaja alelokemikalija iz češnjače na formiranje arbuskularne mikorize dolazi do smanjenja stope mikorizne kolonizacije (Roberts i Anderson, 2001).

Neki od kemijskih spojeva koji pokazuju inhibirajući učinak na uspostavljanje arbuskularne mikorize su različiti glukozinolati i produkti njihove razgradnje te neki flavonoidni glikozidi, čije je vrijeme poluraspada često kraće od deset dana. Unatoč tako kratkoj stabilnosti u okolišu, pokazalo se da ekstrakti češnjače mogu inhibirati aktivnost spora gljiva koje stupaju u arbuskularnu mikorizu između 53% i 89% (Callaway i sur., 2008.). Mikorizni potencijal tla u kojem rastu bogate populacije češnjače najčešće je znatno smanjen.

Anderson i sur. (2010) istraživali su utjecaj uklanjanja vrste *Alliaria petiolata* iz biljne zajednice šume u prirodnom rezervatu Merwin u Illinoisu u SAD-u. Rezultati su pokazali da,

po uklanjanju češnjače s promatranih staništa, nakon nekog vremena dolazi do obnavljanja autohtone flore, koja je alelopatskim djelovanjem češnjače bila inhibirana. Brži oporavak zabilježen je na biljnim vrstama koje ne stupaju u mikorizu nego na mikoriznim vrstama, no oba tipa biljaka pokazala su povećanje u veličini i razvoju populacija.

4.5. "TRI SESTRE" SJEVERNOAMERIČKIH INDIJANACA

U tradiciji sjevernoameričkih Indijanaca postoji način sađenja njihovih najvažnijih usjeva, "tri nerazdvojne sestre" – graha, kukuruza i bundeve – koji im je stoljećima osiguravao plodno tlo i održiv uzgoj (sl. 13). Kukuruz je zbog oblika svoga habitusa služio kao prirodni "kolac" za prihvaćanje graha, dok je grah, zbog sposobnosti vezanja dušika korijenom, pružao bolju kvalitetu tla za sljedeće nasade kukuruza. Grah je svojim rastom oko jedinki kukuruza također pružao svojevrsnu fizičku zaštitu. Bundeva je svojim oblikom rasta pružala sjenu koja je činila nepovoljne uvjete za korovne vrste u nižim slojevima te također činila sloj pri tlu koji je sprječavao evaporaciju i čuvao vlagu tla. Bundeva je služila i kao zaštita ovih triju biljaka od predatora budući da je nekim tvarima koje ispušta odbijala herbivorne organizme. Na kraju sezone korišteni su biljni ostaci svih triju vrsta kao organski materijal za obogaćivanje tla za sljedeću godinu (usp. blogs.cornell.edu/garden/get-activities/signature-projects/the-three-sisters-exploring-an-iroquois-garden).

.



Slika 13. Zajednički rast kukuruza, graha i bundeve

Navedeni primjer tradicionalne sadnje pokazuje kako su ljudi vrlo rano bili svjesni da postoje neke tvari iz biljaka koje imaju učinak na druge biljke koje rastu u njihovoj okolini te su ta svojstva praktično iskorištavali u vrtlarstvu (usp. Anaya i sur., 1987). Danas je poznato da grah, kao i većina ostalih biljaka iz porodice mahunarki (*Fabaceae*) stupa u simbiozu s bakterijama fiksatorima dušika, što je korisno u vrtlarstvu ili poljoprivredi jer će tlo u kojem su rasle mahunarke biti obogaćeno dušikom za sljedeće usjeve (usp. Lallyee i Facknath, 2000). Također je zabilježen negativan alelopatski utjecaj bundeve na korove (Rizvi 1992), što povećava njezin doprinos navedenoj zajednici.

5. LITERATURA

ANDERSON, M., Anderson, R., Bauer, J. T., Baumhardt, P., Borowitz, V., Herold, J., Salter, M. (2010): Effect of Removal of Garlic Mustard (*Alliaria petiolata*) on Arbuscular Micorhizal Funghi Inoculum Potential in Forest Soils; The Open Ecology Journal, 2010, 3, 41-47

ANAYA,, A. L., Cruz, R., Hernándes, J. G., Nava, V., Ramos, V. (1987): Perspectives of Allelopathy in Mexican Traditional Agrosystems: A Case Study in Tlaxcala; Journal of Chemical Ecology 1987 Nov;13(11):2083-101

BAKER, H. G. (1966): Volatile growth inhibitors produced by *Eucalyptus globulus*; Madroño, 18, 207-210

CALLAWAY, R. M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G. C., Hallett, S. G., Prati, D., Stinson, K., Klironomos, J. (2008): Novel Weapons: Invasive Plants Suppress Fungal Mutualists in America But Not in its Native Europe; Ecology, 89, 1043-55

COLTON, E., Einhellig, A. (1980): Allelopathic Mechanisms of Velvetleaf (*Abutilon theophrasti* Medic. Malvaceae) on Soybean; American Journal of Botany 67 (10):1407-1413

DHIMA, K.V., Vasilakoglou, I.B., Gatsis, Th.D., Panou-Pholotheou, E., Eleftherohorinos, I.G. (2009): Effects of Aromatic Plants Incorporated as Green Manure on Weed and Maize Development; Field Crops Research 110: 235-241

ĐIKIĆ M. (2005): Allelopathic Effect of Aromatic and Medicinal Plants on the seed germination of *Gallinsoga parviflora, Echinochloa crus-gallii* and *Gallium molugo*; Herbologija 6 (3); 53-59

FACKNATH S., Lalljee B. (2000): Allelopathic Interactions in Soil; Allelopathy in Ecological Agriculture and Forestry, 48-55, ISBN: 0-7923-6348-5

JIA, J., Zhang, L., Yun, X. (2011): Allelopathy of Parsley Seed Extracts on Fusarium oxysporum f. sp. cucumeris; Chinese Journal of Ecology 30(7): 1473-1478

KADIOGLU, I., Yanar, Y., Asav, U. (2005): Allelopathic Effects of Weeds Extracts Against Seed Germination of Some Plants; Journal of Environmental Biology. 26 (2): 169-173

KAUR, S., Singh, H., Batish, D., Kohli, R. (2012): Role of Monoterpenes in *Eucalyptus* Communities; Current Bioactive Compounds 2012, 8, 101-107

KAZINCZI, G., Beres, I., Horvath, A.P. (2004): Sunflower (Helianthus annuus) as Recipient Species in Allelopathic Research; Herbologija, 5 (2):1-9

KORDALI, S.; Cakirb, A.; Sutaya, S. Inhibitory effects of monoterpenes on seed germination and seedling growth; Zeitschrift für Naturforschung, 62c, 207-214.

QUASEM, J. R., Foy, C. L. (2001): Weed allelopathy, Its Ecological Impacts and Future Prospects: A review; Allelopathy in Agroecosystems

RAVLIĆ M., Baličević R., Lucić I. (2014): Allelopathic Effect of Parsley (*Petroselinum crispum* Mill.) Cogermination, Water Extracts and Residues on Hoary Cress (*Lepidum draba* (L.) Desv.), Poljoprivreda 20:2014 (1) 22-26

RICE, Elroy L. (1984): Allelopathy, Second Edition (Physiological Ecology)

RICE, Elroy L. (1985): Allelopathy – An Overview, Chemically Mediated Interactions between Plants and Other Organisms; Recent Advances in Phytochemistry, Volume 19, ISBN: 978-1-4757-9660-5

RIZVI, S.J. (1992): Allelopathy: Basic and applied aspects

ROBERTS, K. J., Anderson, R. C. (2001): Effect of Garlic Mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara & Grande)] Extracts on Plants and Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungi; American Midland Naturalist, 146, 146-52

SINGH, H., Batish, D., Kohli, R. (2001): Allelopathy in Agroecosystems: An Overview. Journal of Crop Production. Vol 4 Issue 2, 1-41

ŠĆEPANOVIĆ M., Barić K., Galzina N., Goršić M., Ostojić Z. (2007): Alelopatski utjecaj korovnih vrsta *Abutilon theophrasti* Med. i *Datura stramonium* L. na početni razvoj kukuruza

VALCHEVA, E., Popov, V. (2013): Role of the Allelopathy in Mixed Vegetable Crops in the Organic Farming; Scientific Papers; Series A. Agronomy 56: 422-425

blogs.cornell.edu/garden/get-activities/signature-projects/the-three-sisters-exploring-an-iroquois-garden

www.agrostemin.co.rs/opstipodaci.php

6. SAŽETAK

Alelopatija je pojava neposrednih ili posrednih interakcija među biljkama posredovana kemijskim spojevima (alelokemikalijama) koje izlučuju pojedine vrste biljaka. Molekularni mehanizmi fenomena nisu još detaljno proučeni zbog velikog broja različitih spojeva koji mogu sudjelovati u takvim procesima te zbog raznovrsne prirode reakcija. Alelopatija je bitno područje interesa u poljoprivredi zbog međudjelovanja usjeva i korova odnosno različitih usjeva, ali i zbog moguće budućnosti u proizvodnji prirodnih herbicida i drugih pripravaka.

Cilj ovog rada je dati kratak uvid u pojavu alelopatije među biljkama te iznjeti neke primjere za to. U biljnom svijetu postoji niz alelopatskih interakcija koje su potvrđene laboratorijskim pokusima, no potrebno ih je detaljnije proučiti s biokemijske strane.

7. SUMMARY

Allelopathy is a phenomenon in which plants make dirrect or indirect influence on each other through produced allelochemicals. Molecular mechanisms od this process have not been so minutely studied yet because of many different types of those chemicals and many possible mechanisms of the reactions. It is an important field of research in agriculture because of interactions between crops and weeds or interactions among two different crops. Also it could play a role in future production of natural herbicides.

The goal of this work is to give a short insight in what allelopathy is and to present a couple of natural examples of the phenomenon. There is quite a few allelopathic interactions that have been reported and proved through experiments, but further biochemical studies on that field are still needed to complete our understanding of allelopathy.